

В.П.Тыщенко

ФИЗИОЛОГИЯ НАСЕКОМЫХ

Допущено Министерством высшего
и среднего специального образования СССР
в качестве учебного пособия
для студентов высших учебных заведений,
обучающихся по специальности «Биология»



МОСКВА
«ВЫСШАЯ ШКОЛА» 1986

ББК 28.691.89 Т93
УДК 595.7

Рецензенты:

кафедра энтомологии Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова
(зав. кафедрой проф. Г. А. Мазохин-Поршняков) чл.-корр. АН СССР, проф. В. Л.
Свидерский (зав. лабораторией нейрофизиологии беспозвоночных Института
эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова АН СССР)

Тыщенко В. П.

Т 93 Физиология насекомых: Учеб. пособие для студентов ун-тов, обучающихся по спец. «Биология».—М.: Высш. шк., 1986.—303с.: ил.

В книге излагаются основные представления о функциональной организации всех систем органов и тканей насекомых. Рассматриваются функции покровных тканей, органов дыхания, пищеварения и выделения, кровеносной системы и жирового тела, нервной системы, нервно-мышечного аппарата и органов свечения, органов чувств, гормональной системы и органов размножения.

В пер.: 90 к.

2005000000-133 107-86
001(01)-86

ББК 28.691.89 592

Издательство «Высшая школа», 1986

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящая книга — первое учебное пособие по физиологии насекомых, изданное у нас в стране.

Физиология насекомых представляет теоретический фундамент современных знаний об общих свойствах насекомых и является также научной основой прикладных энтомологических дисциплин — сельскохозяйственной, лесной, медицинской и ветеринарной энтомологии. К ним близко примыкают пчеловодство и шелководство.

Мир насекомых отличается поистине бесконечным разнообразием свойств и играет выдающуюся роль в круговороте веществ в природе, деятельности человека. Максимальное использование всех разнообразных полезных свойств насекомых и рациональная борьба с вредителями составляют одну из существенных задач современности. Это потребует прежде всего глубоких теоретических знаний о насекомых в первую очередь в области физиологии.

В учебном пособии представлены почти все основные разделы физиологии насекомых. В введении сформулированы задачи, стоящие перед этими направлениями энтомологии. Первая часть книги (первая — пятая главы) посвящена метаболическим системам. В ней последовательно излагаются современные представления о функциях покровных тканей, дыхательных органах, пищеварительной и выделительной систем, гемолимфы, жирового тела и органов кровообращения. Далее рассматриваются «информационные системы», т. е. нервная система и органы чувств, эндокринная система, нервно-мышечный аппарат и органы свечения. Заключительная глава посвящена размножению.

Учебное пособие соответствует программе курса «Физиология насекомых», читаемого в университетах.

Энтомологическая наука и один из ее ведущих разделов — физиология насекомых вносят свой вклад в реализацию решений майского (1982 г.) Пленума ЦК КПСС по дальнейшей интенсификации сельскохозяйственного производства. Ведется серьезная подготовка кадров — высококвалифицированных энтомологов и агрономов. Физиологический подход к изучению насекомых позволяет совершенствовать мероприятия по защите растений, правильно определять сроки посевов, обработки сельскохозяйственных культур и выполнять решения партии, направленные на повышение благосостояния народа.

Автор надеется, что издание пособия облегчит усвоение студентами соответствующего курса, поможет познакомиться с основными фактами и достижениями физиологии насекомых специалистам, которые работают в смежных с энтомологией отраслях биологической науки.

Все замечания о содержании учебного пособия будут приняты автором с большой признательностью.

Автор

ВВЕДЕНИЕ

Первоначальными стимулами к зарождению физиологии насекомых послужили запросы прикладной энтомологии и первые попытки дать функциональную трактовку морфологических признаков членистоногих, отличающихся от привычных для физиологов объектов из мира позвоночных животных. В первой четверти нашего столетия энтомологами и гистологами уже были созданы необходимые предпосылки для таких трактовок. Классические исследования академика А. А. Заварзина (1911, 1913, 1916, 1924) заложили морфологические основы для изучения функций нервной системы и органов чувств насекомых. Эволюционные концепции, разработанные А. А. Заварзиным (1941) и академиком Л. А. Орбели (1947, 1954), составили теоретический базис для подлинно научного сопоставления функциональной организации насекомых и высших позвоночных.

К середине 30-х годов физиологическое направление превратилось в полноправную область энтомологии, и в лучших энтомологических учебниках того времени физиология насекомых выделяется в самостоятельный раздел наряду с морфологией, экологией и систематикой. Как в нашей стране, так и за рубежом появляются первые сводки и методические разработки, относящиеся к физиологическим аспектам энтомологии. Но особенно бурное и всестороннее развитие физиология насекомых получила в послевоенные годы, когда были осознаны ее важные прикладные задачи и наглядно выявилась ее тесная связь с развитием фундаментальных направлений биологической науки. В этот период возрастают требования к технической оснащенности энтомологических исследований, их точности, методической и методологической обоснованности. Неуклонно продолжается накопление фактов, но определяющее значение приобретает их трактовка, стремление к обобщениям и выработке системного знания, опирающегося на научные теории и строго доказанные концептуальные положения. Большие успехи были достигнуты в изучении гормонов, органов чувств и нервной системы насекомых.

Для развития физиологии насекомых в нашей стране наиболее важное значение имели фундаментальные исследования по физиологии нервной системы и нервно-мышечного аппарата. (А. К. Воскресенская, Ю. Е. Мандельштам), нейрофизиологии полета

(В. Л. Свидерский), физиологии зрения (Г. А. Мазохин-Поршняков, Ф. Г. Грибакин, Л. И. Францевич) и физиологии слуха (Р. Д. Жантиев, А. В. Попов), хеморецепции (Ю. А. Елизаров, А. В. Скиркявичюс).

Начиная с 50-х годов, в СССР изучается поведение пчел на основе учения академика И. П. Павлова об условных рефлексах (М. Е. Лобашев, А. К. Воскресенская, Н. Г. Лопатина). Новые экспериментальные и теоретические подходы к изучению поведения насекомых с позиций теории информации разрабатываются Г. А. Мазохиним-Поршняковым. Некоторые биохимические аспекты физиологических процессов у насекомых рассматриваются Ю. Б. Филипповичем. Сформулированные академиком М. С. Гиляровым эволюционные представления о переходе членистоногих к наземному образу жизни дали новое освещение многим физиологическим особенностям этой самой обширной группы беспозвоночных.

Физиология насекомых — один из основополагающих разделов общей энтомологии, поскольку она дает функциональную трактовку тех структур и признаков, которые выявляются морфологами. Сочетание физиологических и морфологических исследований составляет необходимую предпосылку плодотворного развития современной энтомологии. Только на основе такого сочетания создается полноценное представление о деятельности организма насекомого в целом и отдельных его органов.

Основная задача физиологической науки заключается в выяснении механизмов, определяющих и объединяющих работу органов и тканевых систем. В решении этой задачи физиология насекомых вступает во взаимодействие с общей и сравнительной физиологией. Многие функции, свойственные животным, открываются у насекомых с новой неожиданной стороны или же оказываются наиболее доступными для экспериментального анализа. Поэтому насекомые вполне могут быть использованы (и уже используются) в качестве объектов для решения некоторых сложных вопросов общей физиологии, а сравнительная физиология, конечно, не может не рассматривать такую обширную и своеобразную группу животных, как насекомые. Изучение насекомых представляет также большой интерес для биологической кибернетики и бионики.

С первых лет существования физиология насекомых координируется с прикладной энтомологией. Значителен вклад физиологов в обоснование научных принципов шелководства и пчеловодства, в исследования механизмов действия инсектицидов, в повышение эффективности разнообразных средств борьбы с вредными насекомыми и клещами.

В настоящее время система защиты растений от вредителей переживает новый период, когда прежняя истребительная стратегия сменяется поисками экологических способов управления численностью полезных и вредных насекомых в биоценозах. В преодолении трудностей этого переходного периода физиологическая

энтмология может оказать существенную помощь. Физиологами предложено и обосновано применение гормональных аналогов в качестве «инсектицидов третьего поколения», обладающих строго избирательным действием по отношению к определенным вредителям и не затрагивающих полезные организмы. Выяснение химической природы и механизмов действия половых феромонов позволило использовать их в качестве эффективных средств массового привлечения насекомых и контроля за их численностью в природных условиях. Исследования питания и пищеварения насекомых тоже находят практическое воплощение. Особые надежды в этом отношении вселяет поиск антифидантов — веществ, подавляющих пищевые реакции фитофагов, и антиметаболитов, нарушающих обмен витаминов, стероидов и жирных кислот.

Выяснение эколого-физиологических потребностей насекомых при их культивировании позволило разработать искусственные питательные среды и методы разведения объектов для решения задач биотехнологии. Промышленное культивирование насекомых необходимо для массового получения энтомофагов и энтомопатогенных микроорганизмов, используемых в биологической борьбе с вредителями. В последние годы начаты работы по созданию культур насекомых с целью использования их биомассы в качестве высокоценного корма в животноводстве, птицеводстве и рыбоводстве.

Глава первая

ПОКРОВНЫЕ ТКАНИ

СТРОЕНИЕ ПОКРОВОВ

Покровы насекомых состоят из двух разнородных образований — живых клеток *эпидермиса* и мертвой неклеточной *кутикулы* — продукта выделения этих клеток. Аморфная *базальная мембрана* подстилает эпидермис снизу, отграничивая его от *гемолимфы*. Она

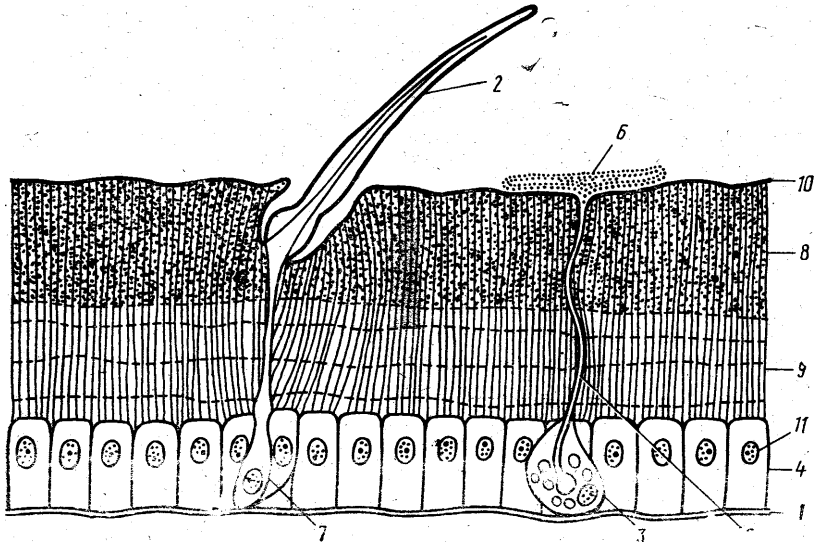


Рис. 1. Схема покровов насекомых (по Wigglesworth, 1967):

1 — базальная мембрана, 2 — волосок, 3 — кожная железа, 4 — неспециализированная клетка эпидермиса, 5 — проток кожной железы, 6 — секрет кожной железы, 7 — специализированная клетка эпидермиса, образующая волосок, 8 — экзокутикула, 9 — эндокутикула, 10 — эпикутикула, 11 — ядро клетки эпидермиса

имеет мезодермальное происхождение и поэтому не относится к покровным тканям.

Эпидермис представлен непрерывным рядом столбчатых или многогранных клеток, снабженных крупными ядрами (рис. 1, 4). Примыкающая к кутикуле поверхность каждой клетки несет микроворсинки, которые можно увидеть только в микроскоп. Такое

строение эпидермиса характерно для кутикулярного эпителия, представляющего одну из разновидностей кожных эпителиев.

Кроме обычных неспециализированных клеток в эпидермисе насекомых есть *специализированные клетки*, образующие *волоски* и *сенсиллы* (рис. 1, 7), своеобразные *полиплоидные клетки* — *эоциты* и одноклеточные или многоклеточные *кожные железы* (рис. 1, 3). Выделения этих желез могут участвовать в растворении и формировании кутикулы, но нередко они не имеют отношения к функциям покровных тканей, так как используются насекомыми в качестве строительного материала, отпугивающих или привлекающих веществ.

Кутикула образует наружный скелет, покрывающий все тело. Она подразделяется на два основных слоя. Толстый внутренний слой *прокутикулы* отличается высоким содержанием воды (до 30—40%) и состоит из белков, связанных с хитином. Тонкий наружный слой *эпикутикулы* лишен хитина; в световом микроскопе он выявляется как полупрозрачная поверхностная линия толщиной от одного до нескольких микрометров, (рис. 1, 10). Проницаемая для воды прокутикула выполняет в основном функцию механической защиты тканей и клеток, а водонепроницаемая эпикутикула — функцию защиты от высыхания.

Степень развития эпикутикулы зависит от режима влажности в естественных местообитаниях насекомых и определяет их способность противостоять иссушению. Почти все крылатые насекомые во взрослом состоянии могут длительное время находиться в воздухе, для них, характерно наличие сплошного слоя эпикутикулы. Личинки насекомых, которые ведут открытый наземный образ жизни, также имеют сплошную эпикутикулу. В то же время личинки, живущие в воде, почве, гнилой древесине и других влажных субстратах, где исключена возможность быстрой потери воды в результате испарения, как правило, лишены эпикутикулы на всей поверхности тела или на отдельных его участках. Так, эпикутикула полностью отсутствует в личиночной стадии у почвенных комаров-долгоножек (Tipulidae), а у личинок жуков-щелкунов (Elateridae) она исчезает на значительной площади тела, в особенности на мягких межсегментных мембранах. Частичное сохранение эпикутикулы на дорсальной поверхности сегментов у личинок стрекоз, по-видимому, представляет адаптацию к обитанию во временных и пересыхающих водоемах.

КУТИКУЛЯРНЫЕ СЛОИ

Основные слои кутикулы (про- и эпикутикула) подразделяются на вторичные слои.

Прокутикулу делят на примыкающую к эпидермису мягкую *эндокутикулу* и расположенную над ней более прочную *экзокутикулу* (рис. 1, 8, 9). В области эндокутикулы процессы затвердевания и пигментации не выражены. Полимерные молекулы хитиново-протеинового комплекса образуют здесь чередующиеся слои,

составленные из тончайших пластинок — *ламелл*, которые хорошо видны на гистологических срезах. Пластинчатая структура эндокутикулы обуславливается ритмической активностью эпидермальных клеток, продуцирующих кутикулярные ламеллы. В области экзокутикулы хитиново-протеиновые молекулы стабилизируются хинонами и пропитываются пигментами. Следовательно, экзокутикула может рассматриваться как затвердевшая, окрашенная прокутикула, утратившая свое первоначальное пластинчатое строение. Между экзо- и эндокутикулой иногда выделяют промежуточную зону слабо пигментированной, но стабилизированной и гомогенной *мезокутикулы*.

Вся прокутикула снизу доверху пронизана многочисленными *поровыми канальцами*, которые начинаются от эпидермиса и обеспечивают связь с наружной поверхностью покровов. Внутри поровых канальцев проходят нитевидные отростки эпидермальных клеток. У личинок мух каждая клетка связана с 50—70 канальцами и их общее число достигает 15000 на 1 мм² покровов.

Поровые канальцы участвуют в синтезе и транспортировании веществ, формирующих эпикутикулу. В типичных случаях *эпикутикула* насекомых состоит из четырех вторичных слоев, различающихся по характерным химическим компонентам (рис. 2).

При эмбриональном развитии и образовании новой кутикулы во время линьки первым появляется самый внутренний *протеиновый слой*, который продуцируется клетками эпидермиса и эпидермальными энцитами. Верхняя часть этого слоя состоит из задубленного хинонами липопротеина — *кутикулина* (рис. 2, 4). Более внутренняя часть слоя плотная, гомогенная, более толстая, чем кутикулиновая пластинка (рис. 2, 5). Обладая высокой проницаемостью, протеиновый слой вряд ли служит эффективным барьером, ограничивающим проникновение через кутикулу молекул воды или других химических соединений. В протеиновом слое, наряду с белками, содержатся полифенолы и дифенолы, принимающие участие в затвердевании и окрашивании кутикулы. В незатвердевших и светлых покровах только что перелинявшего насекомого фенольные соединения изливаются на поверхность кутикулиновой пластинки и образуют полужидкий

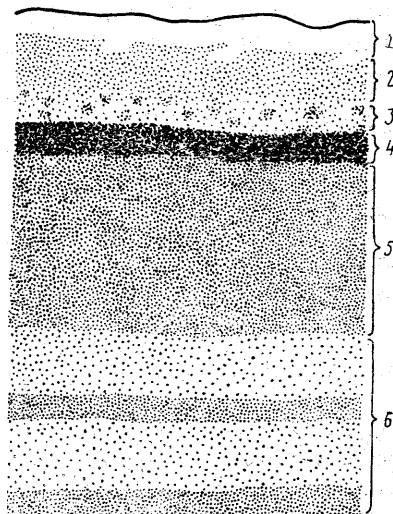


Рис. 2. Схема расположения слоев в эпикутикуле насекомых:

1 — цементный слой, 2 — восковой слой, 3 — полифеноловый слой, 4 — кутикулиновая пластинка, 5 — гомогенная протеиновая эпикутикула, 6 — экзокутикула

полифеноловый слой (рис. 2, 5). Однако этот слой существует недолго и после линьки бесследно исчезает.

Над белками и полифенолами располагаются липидные соединения эпикутикулы в виде обособленного *воскового слоя* (рис. 2, 2). Воска, образующие этот слой, синтезируются в эпикутикуле из водорастворимых предшественников воска, которые выделяются эпидермальными клетками и достигают поверхности покровов либо через поровые каналцы, либо путем непосредственной диффузии через прокутикулу. Восковой слой играет роль барьера, ограничивающего транспирацию и защищающего насекомых от потерь воды.

Воска эпикутикулы обычно прикрываются сверху тонким *цементным слоем*, который выделяется многочисленными кожными железами (рис. 2, 7). В состав этого слоя входят вещества, сходные с шеллаком. Они создают лаковое покрытие эпикутикулы и обеспечивают механическую защиту легко повреждаемого воскового слоя.

ЭПИДЕРМИС И ФОРМИРОВАНИЕ КУТИКУЛЫ

Одна из самых важных функций эпидермиса — это *секреторная функция*, которая отчетливо проявляется в растворении старой кутикулы и продуцировании новых кутикулярных слоев *во время линьки*. Эпидермальные клетки выделяют ферменты, разрушающие старую кутикулу, всасывают продукты, возникающие в ходе ее разрушения, и синтезируют химические вещества новой кутикулы. Они также определяют пространственную ориентацию шипов, щетинок, волосков, чешуек, ребрышек, морщинок, углубленных точек и борозд, создающих характерную микроскульптуру покровов насекомых.

Перед началом линьки эпидермальные клетки увеличиваются в размерах и приступают к митотическому делению. Признаком скорого наступления линьки служит отслаивание кутикулы от эпидермальных клеток и появление свободного пространства между клетками и кутикулой. В это пространство изливается *экзувиальная жидкость*, которая выделяется кожными железами (рис. 3, А, Б). В экзувиальной жидкости содержатся ферменты, растворяющие белки и хитин старой кутикулы. Полагают, что эти ферменты первоначально выделяются в неактивном состоянии и становятся активными после образования протеинового слоя новой кутикулы. Экзувиальная жидкость, не содержит ферментов, способных растворять липиды и липопротеины эпикутикулы. Поэтому во время линьки разрушается лишь прокутикула, а эпикутикула, иногда вместе с поверхностным слоем экзокутикулы, формирует *экзувиальную шкурку*, которая сбрасывается насекомыми.

Одновременно с выделением экзувиальной жидкости эпидермальные клетки начинают формирование новой кутикулы (рис. 3, В, Г). Вначале продуцируется эпикутикула в виде тонкой плен-

ки, гладкой или сильно складчатой. Затем образуется прокутикула, причем синтез хитина и белка осуществляется вокруг нитевидных выростов эпидермальных клеток. Новая кутикула отделена от старой тонкой экзувиальной мембраной, составленной из липопротеинов с высоким содержанием стерина. Эта мембрана отличается высокой устойчивостью к действию экзувиальной жид-

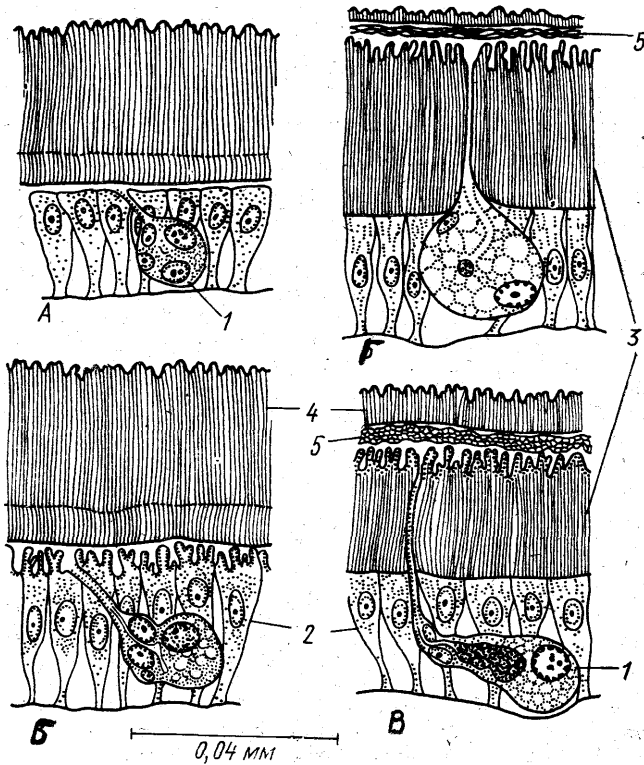


Рис. 3. Формирование кутикулы и изменения кожных желез во время линьки личинок кровососущего клопа *Rhodnius prolixus* (по Wigglesworth, 1933):

личинки *R. prolixus* линяют спустя 14—15 дней после насыщения крови. Поперечные срезы через покровы на 8-й (А), 14-й (Б), 11-й (В) и 13-й (Г) день; 1 — кожная железа, 2 — клетки эпидермиса, 3 — новая кутикула, 4 — старая кутикула, 5 — остатки растворяющейся старой кутикулы

кости. По-видимому, она препятствует растворению вновь образующихся кутикулярных слоев.

Сбрасывание экзувиальной шкурки происходит только тогда, когда процесс отложения новых слоев кутикулы в основном заканчивается. При этом старая кутикула, растрескивается в строго

определенных местах — вдоль «линочных линий», которые обычно находятся на голове и груди. После сбрасывания экзувиальной шкурки молодая кутикула затвердевает и окрашивается под влиянием атмосферного кислорода.

Секреторная функция клеток эпидермиса проявляется не только во время линьки, но и *при заживлении* ран на покровах. Первой реакцией на повреждение покровов является образование *ложной соединительной ткани*, которая, как подушка, закупоривает рану. Эта ткань формируется клетками гемолимфы и жирового тела. Она носит временный характер и постепенно исчезает по мере восстановления эпидермиса за счет миграции и размножения эпидермальных клеток. После затягивания раны эпидермисом начинается формирование новой кутикулы, которое происходит так же, как при линьке.

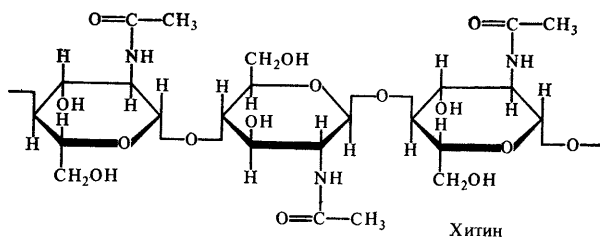
Как известно, линька насекомых вызывается специальным гормоном линьки — экдизоном. В то же время митотические деления эпидермальных клеток и секреция кутикулы при заживлении раны не связаны с действием экдизона. Показано, что после удаления проторакальных желез, продуцирующих этот гормон, сохраняется способность насекомых восстанавливать поврежденные покровы. Выжигание нейросекреторных клеток мозга, которые являются источником гормона, активирующего проторакальные железы, тормозит линьку, но не препятствует заживлению раны. Очевидно, линька и заживление ран регулируются независимо, причем последний процесс стимулируется, главным образом, местными факторами, возникающими в зоне повреждения.

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ КУТИКУЛЫ

Кутикула насекомых построена в основном из *органических веществ*, а *неорганические соединения* составляют менее 1% по отношению к ее сухой массе. Только у некоторых видов (например, у водных личинок двукрылых) в кутикуле высокая концентрация углекислого кальция принимает участие в затвердевании покровов. Наиболее важными органическими соединениями кутикулы являются хитин, белки, липиды и фенолы.

Хитин составляет от одной трети до половины всего сухого материала кутикулы; совместно с белками он формирует основную часть наружного скелета членистоногих. Хитин — белый порошок, который в ультрафиолетовом свете дает голубую флуоресценцию. Физико-химические свойства этого вещества подробно изучены. Хитин нерастворим в воде, щелочах и органических растворителях, но растворяется в крепких минеральных кислотах. В концентрированных растворах солей он растворяется, превращаясь в коллоидную массу. При нагревании его с едким кали образуется *хитозан*, который легко растворяется даже в сильно разбавленных кислотах.

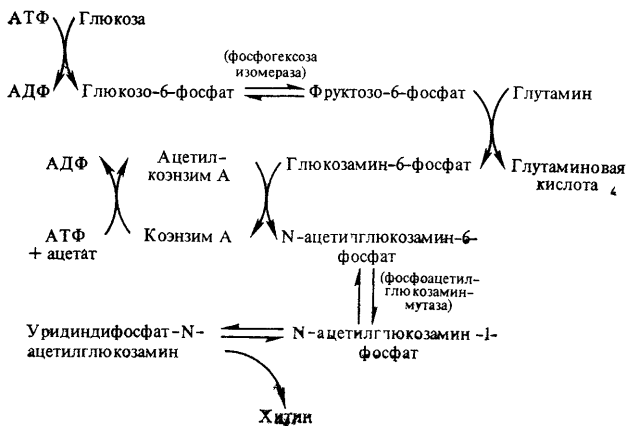
По химической природе хитин — высокомолекулярный полисахарид, который напоминает гликоген или целлюлозу, но в отличие от этих соединений содержит аминогруппу NH_2 , связанную с ацетильной группой $\text{O}=\text{C}-\text{CH}_3$:



Полное химическое название хитина — поли-N-ацетил-*d*-глюкозамин. Гексозные кольца в молекуле хитина связаны друг с другом β -связью (от первого атома углерода к четвертому атому) и атомы кислорода занимают промежуточное положение в соседних гексозных кольцах. Такая же β -связь имеет место в молекуле целлюлозы, а молекула гликогена построена на основе α -связи, которая создает одностороннее расположение атомов кислорода всех гексозных колец.

В природных условиях разрушение хитина в основном осуществляется почвенными бактериями, которые выделяют фермент *хитиназу*, гидролизующую хитин до N-ацетилглюкозамина. Кроме бактерий хитиназа продуцируется грибами, почвенными простейшими, наземными моллюсками и самими насекомыми. Благодаря совокупной деятельности всех этих организмов хитин в природе разрушается достаточно быстро и никогда не образует больших скоплений.

Наиболее вероятный путь биосинтеза хитина насекомыми был установлен Кэнди и Килби (Candy, Kilby, 1962). По данным этих авторов исходным продуктом для синтеза хитина служит глюкоза, которая превращается во фруктозо-6-фосфат с последующим аминированием и ацетилированием. Образующийся в результате этих реакций фосфорилированный N-ацетилглюкозамин затем соединяется с уридинфосфатом и полимеризуется. В реакциях синтеза хитина участвуют макроэргические молекулы АТФ, коэнзим А в качестве переносчика ацетильных групп и глутамин в качестве поставщика аминогрупп.



В кутикуле членистоногих молекулярные цепочки хитина объединяются в строго организованные нитчатые или пластинчатые мицеллы. По-видимому, каждая полимерная молекула хитина включает от одной сотни до нескольких сот остатков N-ацетилглюкозамина. Природа сил, удерживающих такие длинные молекулы в обособленных кристаллических мицеллах, изучена недостаточно. Вероятно в формировании крупных фибрилл из отдельных молекул хитина принимают участие водородные связи, возникающие в результате электростатического взаимодействия между ядром атома водорода и электронами атомов кислорода.

Белки составляют от одной четверти до половины сухого материала кутикулы членистоногих. Используя в качестве растворителя теплую воду, можно разделить кутикулярные белки на две фракции, имеющие сходный набор аминокислот.

Растворимая в воде фракция белков кутикулы — *артроподин*. В составе ее обнаруживается несколько белковых соединений, которые можно разделить с помощью электрофоретических методов. В соединении с хитином артроподин формирует полимерный комплекс, составляющий наиболее характерный компонент прокутикулы.

Нерастворимая в воде фракция белков кутикулы изучена недостаточно. В ней содержится несколько белковых соединений, в том числе своеобразный белок *резилин*. По механическим и оптическим свойствам резилин сходен с каучуком и отличается от него только отсутствием текучести. Этот белок накапливается в наиболее эластичных участках покровов, например в скелете крыловых сочленений. Функциональное значение скоплений резилина, по-видимому, заключается в создании необходимой гибкости и растяжимости кутикулы при работе крылового аппарата. К числу кутикулярных белков, неспособных растворяться в теплой воде, относится и *кутикулин*.

Липиды, сосредоточенные главным образом в восковом слое эпикутикулы, представлены широким набором химических соединений. В составе кутикулярных липидов обнаружены свободные жирные кислоты, эфиры жирных кислот, углеводороды, диоловые спирты и стерины, но алифатические спирты в кутикуле, как правило, отсутствуют. У разных насекомых восковой слой эпикутикулы формируется различными липидами.

Дезаминированные и азотсодержащие фенолы, входящие в состав кутикулы, синтезируются из тирозина и его производного — дигидроксифенилаланина (ДОФА). Биосинтез фенолов, их превращение в хиноны и значение в процессах затвердевания кутикулы рассматриваются ниже.

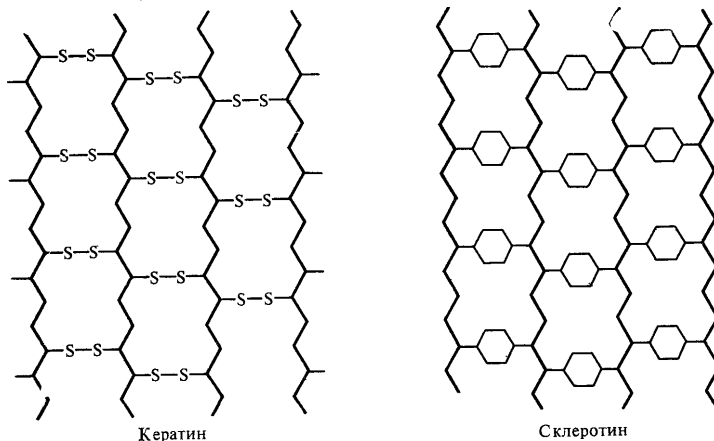
СКЛЕРОТИЗАЦИЯ КУТИКУЛЫ

Каждый раз во время линьки членистоногих кутикула сбрасывается и образуется заново. Только что сформировавшаяся кутикула мягка и бесцветна. Ее затвердевание — *склеротизация* — тес-

но связано с окрашиванием — *пигментацией*. В результате склеротизации гибкая и податливая кутикула затвердевает, образуя прочный каркас, одевающий все тело насекомого. Пигментация обусловлена синтезом меланина и других пигментов, откладываемых в экзокутикуле.

Прочность кутикуле насекомых придают белки, тесно связанные с хитином. В полностью затвердевшей кутикуле они утрачивают гибкость и способность к растяжению, превращаясь в особо прочные *склеротины*. Следовательно, склеротизация кутикулы может рассматриваться как процесс формирования склеротинов.

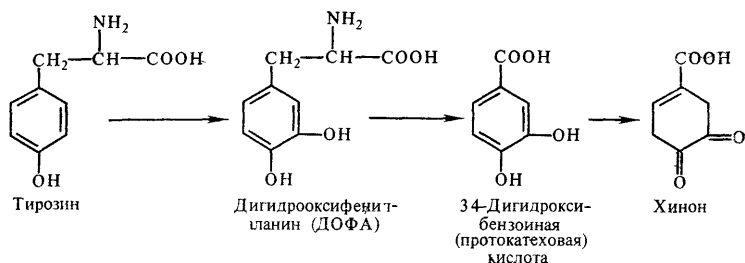
Переход белка в склеротин напоминает производственный процесс дубления кожи. Как известно, кожа задубливается под влиянием дубильных веществ, например, танина. Вещества, вызывающие затвердевание кутикулы насекомых, называют *склеротизирующими агентами*. В составе молекулы любого склеротизирующего агента имеется бензольное кольцо. За счет таких колец формируются поперечные мостики между цепочками кутикулярных белков, подобно тому как белковые цепочки кератина соединяются дисульфидными мостиками —S—S¹. Ниже представлена схема поперечных связей между молекулярными цепочками кератина и склеротина (по Wigglesworth, 1964).



В результате формирования межмолекулярных белковых связей создается сплошная, плотная сшитая кутикулярная структура. Кроме того, полимерные молекулы склеротизирующего агента заполняют пустоты между белками или мицеллами хитина и стабилизируют кутикулу в механическом отношении.

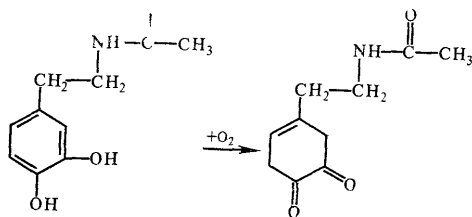
¹ В белках кутикулы крылатых насекомых нет серосодержащих аминокислот, поэтому дисульфидные связи не участвуют в стабилизации покровов. Лишь у некоторых первичнобескрылых насекомых в кутикуле содержится органическая сера и склеротизация сопровождается образованием дисульфидных связей между молекулами кутикулярных белков.

При затвердевании кутикулы, образующей стенку оотеки у тараканов, основным склеротизирующим агентом является хинон протокатеховой кислоты, который синтезируется из растворенного в гемолимфе тирозина:



Исходные продукты для склеротизации поступают из придаточных желез, расположенных на конце брюшка самок. Правая придаточная железа вырабатывает фермент β-глюкозидазу; секрет левой железы содержит β-глюкозид дифенилпротокатеховой кислоты, фермент фенолазу и кутикулярный белок. Когда формируется оотека, секреты обеих желез смешиваются, и β-глюкозидаза разрушает связь между β-глюкозидом и дифенилпротокатеховой кислотой, освобождая фенол, который в присутствии кислорода воздуха окисляется фенолазой до соответствующего хинона. Процесс затвердевания оотеки начинается с поверхности и распространяется вглубь, захватывая протеиновую эпикутикулу и ту часть прокутикулы, которая потом становится экзокутикулой.

При образовании пупария у мух семейства Calliphoridae кутикула личинки последнего возраста подвергается особенно сильной склеротизации. В этом случае основным склеротизирующим агентом является азотсодержащий хинон N-ацетилдофамина:



Это соединение тоже синтезируется из тирозина. Усиленное накопление склеротизирующего агента происходит за сутки до окукливания личинок.

Склеротизация кутикулы вызывается специальным гормоном — *бурсиконом*. У тараканов основными источниками этого гормона являются нейросекреторные клетки брюшных участков нервной

системы. Поэтому наложение лигатуры между грудью и брюшком у только что отливших имаго тараканов предотвращает склеротизацию покровов в переднем участке тела, а позади от лигатуры склеротизация протекает нормально. Методом биопроб установлено, что бурсикон начинает выделяться вскоре после сбрасывания экзувиальной шкурки и через 1,5 ч содержание его в гемолимфе тараканов дожигает максимума.

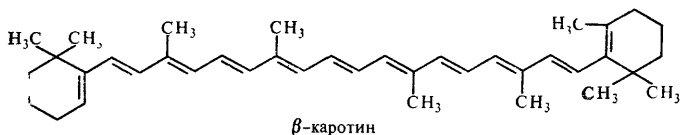
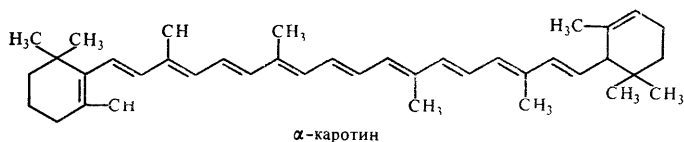
ОКРАСКА И ПИГМЕНТЫ ПОКРОВОВ

В окраске тела и крыльев насекомых можно найти почти все известные в природе цвета и цветовые оттенки. Нередко их разнообразные сочетания создают сложный рисунок, который ярко контрастирует с окружающей обстановкой (предостерегающая, апосематическая окраска) или, наоборот, сливается с фоном, маскируя самих носителей окраски (покровительственная, криптическая окраска).

Различают *структурную* и *пигментную* окраски насекомых. Структурная окраска покровов связана с некоторыми специфическими особенностями микроскопического строения кутикулы, которая создает эффекты интерференции, дифракции и рассеивания света. Структурная окраска обнаруживается не у всех насекомых, чаще всего она свойственна тропическим жукам и бабочкам. Пигментная окраска создается красящими веществами — пигментами, которые откладываются в экзокутикуле (*кутикулярная окраска*), существуют в виде гранул в клетках эпидермиса (*эпидермальная окраска*) или же находятся в гемолимфе, жировом теле и кишечнике (*субэпидермальная окраска*).

По химической природе пигменты насекомых неоднородны. Они принадлежат к разнообразным химическим соединениям, которые по чисто формальному признаку присутствия или отсутствия атомов азота можно разделить на две категории. *Безазотистые пигменты*, как правило, заимствуются насекомыми из растительной пищи и подвергаются лишь незначительным перестройкам в организме насекомого. *Азотсодержащие пигменты*, как правило, синтезируются самими насекомыми. Ниже приводится краткая характеристика некоторых пигментов, относящихся к этим категориям.

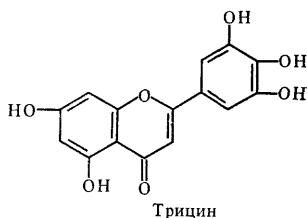
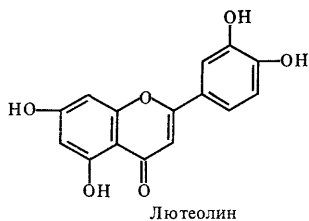
Каротиноиды принадлежат к числу безазотистых пигментов, широко распространенных в живой природе. Они сходны с жирами, но в действительности представляют алициклические соединения терпенового ряда. К каротиноидам относят лишенные кислорода каротины с общей формулой $C_{40}H_{56}$ и их гидроксильированные производные — ксантофиллы. Наиболее обычные каротиноиды насекомых — это оранжево-желтый каротин, существующий в виде двух изомеров (α и β), красный ликопин и желтый лютеин:



В организме насекомого каротиноиды могут вступать в соединения с белками и формировать сложные красящие вещества — каротин-альбумины. Окраска каротин-альбуминов зависит от природы белка. Так, голубая или красная расцветка задних крыльев у разных видов саранчовых из рода *Oedipoda* определяется вариациями в структуре белков, связанных с одним и тем же каротиноидом.

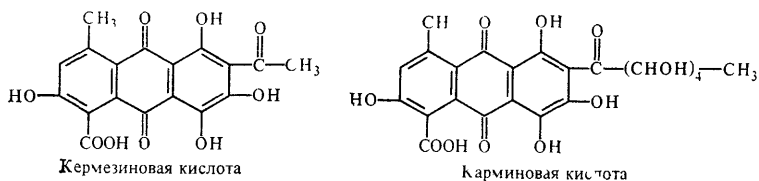
Подобно многим другим пигментам каротиноиды заимствуются насекомыми из растений. При поедании колорадским жуком (*Leptinotarsa decemlineata*) листьев картофеля содержащиеся в листьях каротиноиды не перевариваются, а в неизменном состоянии проходят через стенки кишечника и накапливаются в гемолимфе или в надкрыльях. Хищный клоп *Perillus*, который нападает на колорадского жука, поглощает каротиноиды вместе с его гемолимфой. Этот пример показывает, как хищные насекомые, не имеющие прямых пищевых контактов с растениями, могут получать каротиноиды, синтезированные в растениях, а затем использовать их в качестве собственных пигментов.

Флавоноиды тоже заимствуются насекомыми из растительной пищи. Бабочки-сатириды дают демонстративные примеры использования флавоноидов для формирования сложного рисунка на покровах. Два желтых пигмента из этой группы — лютеолин и трицин — присутствуют в наиболее высокой концентрации в крыльях бабочек:



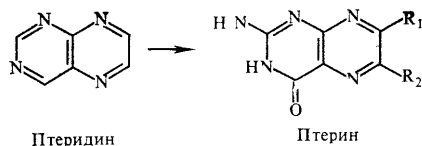
Антрахиноны функционируют в качестве пигментов у представителей отряда равнокрылых (Homoptera). Они принадлежат к числу широко распространенных растительных пигментов, но, несмотря на это, синтезируются насекомыми самостоятельно. У кок-

цид отмечается даже видовая специфичность синтезируемого пигмента. *Kermesococcus ilicus* синтезирует кермезиновую, а *Dactylopius coccus* — карминовую кислоты.

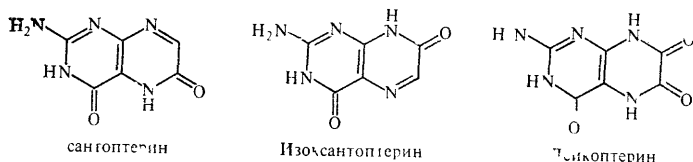


Антрахиноны накапливаются в жировом теле и в гемолимфе насекомых, создавая карминово-красную окраску, просвечивающую через покровы. До того как дешевые синтетические красители получили широкое распространение, красный пигмент кошенили (*D. coccus*) добывался в виде калиевой соли из жирового тела насекомого и использовался в качестве красителя.

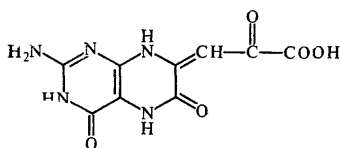
Птерины являются азотсодержащими пигментами, производными гетероциклического соединения — птеридина:



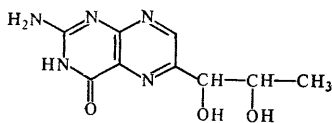
Радикалы R_1 и R_2 в молекуле птерина могут быть представлены разными группировками атомов. В ряду пигментов, относящихся к группе лейкоптерина, оба радикала или один из них замещены атомами кислорода. Три флуоресцирующих пигмента этой группы — белые лейкоптерин и изоксантоптерин, желтый ксантоптерин — были выделены из крыльев бабочек-белянок (*Pieridae*), подробно изучены, а затем синтезированы:



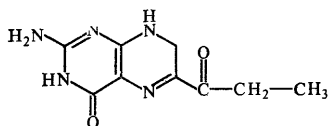
В пигментах группы эритроптерина один из радикалов представлен разными химическими группировками, содержащими три атома углерода:



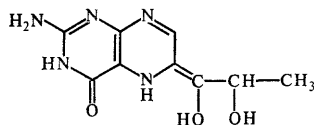
Эритроптерин



Биоптерин

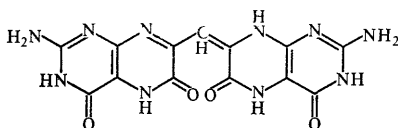


Сепсиаптерин



Дрозоптерин

Пигменты этой группы красные (эритроптерин, биоптерин, дрозоптерин) или желтые (сепсиаптерин). Молекула другого красного пигмента — птерородина, который выделяется в особую группу птериновых соединений, образуется из двух объединившихся молекул птеридина:

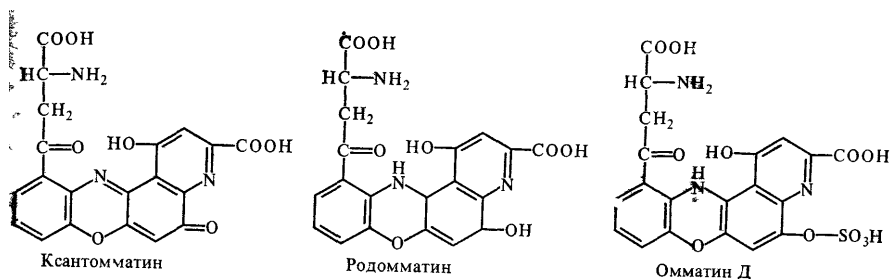


Птерородин

Птерины могут быть пигментами покровов и фасеточных глаз. Покровные птерины либо соединяются с белками и образуют окрашенные гранулы в цитоплазме эпидермальных клеток, либо в свободной кристаллической форме откладываются в волосках и чешуйках, покрывающих тело и крылья насекомых. Особенно велика роль покровных птеринов в формировании окраски крыльев у бабочек-белянок. Птерины фасеточных глаз находятся в виде птериново-белковых гранул в пигментных клетках. Наряду с оммохромами они выполняют функцию светозащитных пигментов.

Биосинтез птеринов осуществляется из пуриновых соединений, таких как аденин и гуанин. Доказательством синтеза ксантоптерина из гуанозина — ^{14}C служит интенсивное включение углеродной метки в молекулу птерина в период формирования крыльев у куколок чешуекрылых. Полагают, что ксантоптерин и эритроптерин могут синтезироваться в самих крыловых зачатках, в то время как лейкоптерин и изоксантоптерин синтезируются в жировом теле, а затем транспортируются гемолимфой к формирующимся крыльям.

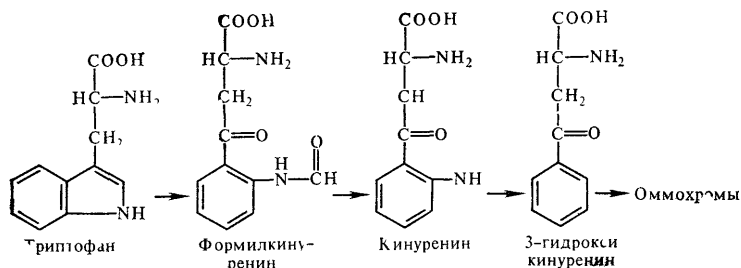
Оммохромы образуют единую группу желтых, коричневых или красных пигментов — производных аминокислоты триптофана. К наиболее часто встречающимся пигментам этой группы относятся ксантомматин, родомматин и омматин Д:



Любой оммохром может существовать в двух формах — окисленной или восстановленной. При окислении пигмента темная окраска, свойственная восстановленному состоянию, сменяется светлой окраской.

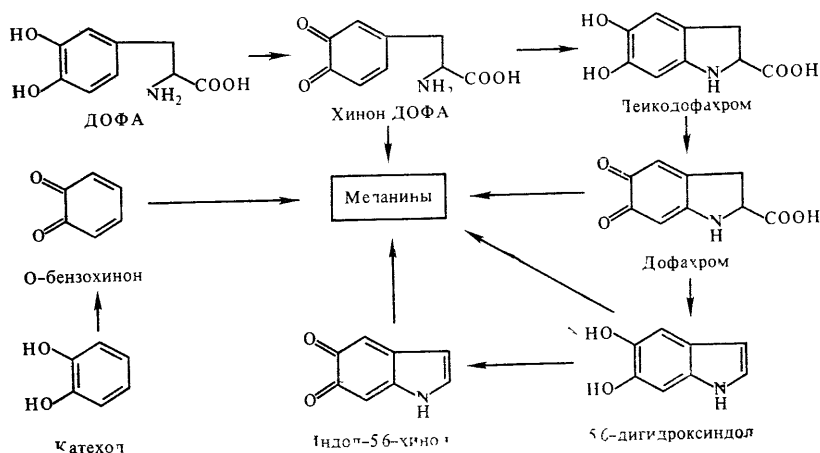
В комплексе с белками оммохромы образуют светозащитные гранулы в пигментных клетках фасеточных глаз. У белоглазых мутантов мух, лишенных таких гранул, значительно понижается острота зрения. Аналогичные хромопротеиновые гранулы обнаруживаются в эпидермальных клетках у многих насекомых. Основной фон окраски тела стрекоз, прямокрылых и гусениц обычно создается оммохромами, находящимися в клетках эпидермиса. Изменения содержания оммохромов в их локализации в эпидермальных клетках объясняют некоторые случаи изменений окраски насекомых. У бабочек-нимфалид (*Nymphalidae*) оммохромы откладываются в чешуйках и обуславливают красную или желтую окраску крыльев.

Использование меченых атомов позволило расшифровать основной путь биосинтеза оммохромов. На первом этапе этого пути триптофан превращается в формилкинуруенин, а затем в кинуруенин, который гидроксилируется и после конденсации молекул 3-гидроксинуруенина дает оммохромы:



Мутации, различающиеся по цвету фасеточных глаз, обусловлены блокированием отдельных этапов биосинтеза оммохромов из-за отсутствия соответствующих ферментов. Меланины — полимерные азотсодержащие пигменты, возникающие на основе тех фенольных соединений, которые участвуют в склеротизации кутикулы. Подобно другим азотсодержащим пиг-

меланины могут вступать в связь с белками. Однако в отличие от птеринов и оммохромов они не образуют окрашенные гранулы в цитоплазме живых клеток, а пропитывают экзокутикулу, создавая темно-коричневую, коричневатую-красную или черную окраску покровов. Меланизация кутикулы протекает особенно интенсивно в наиболее толстых и склеротизованных ее участках. Полагают, что синтез меланинов служит средством избавления организма насекомого от ядовитых фенольных соединений, вырабатываемых при кутикулярной склеротизации. В водных растворах и в присутствии кислорода воздуха фенолы окисляются до хинонов, а затем самопроизвольно (без участия ферментов) полимеризуются, превращаясь в меланины. Основные пути биосинтеза меланинов:



МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ОКРАСКИ

Почти у всех животных окраска покровов принадлежит к числу сильно варьирующих признаков, подверженных индивидуальной, возрастной, популяционной или сезонной изменчивости. Это утверждение справедливо и в отношении насекомых, у которых мы встречаемся с двумя типами изменений окраски — медленным морфологическим и быстрым физиологическим.

Морфологическое изменение окраски обусловлено синтезом, разрушением или изменением молекулярной структуры пигментов в определенные моменты жизненного цикла. Именно эти процессы, связанные с изменением набора пигментов, приводят к широкому разнообразию внутривидовых форм, различающихся по расцветке и рисунку покровов. Типичными примерами морфологических изменений могут служить зеленые и коричневые варианты окраски в природных популяциях прямокрылых, богомолов и цикадовых. У саранчовых смена зеленой окраски на коричневую обусловли-

вается накоплением оmmoхромов в эпидермисе и меланинов в экзокутикуле. Гусеницы гарпии (*Dicranura vinula*) перед окукливанием приобретают красный цвет. В этом случае смена зеленой окраски на красную связана с переходом окисленного ксантомматина в восстановленную форму.

Морфологические изменения окраски насекомых могут возникать под влиянием биотических и абиотических факторов. Повы-

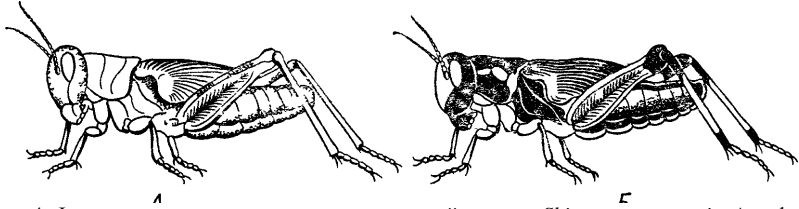


Рис. 4. Фазовая изменчивость окраски у пустынной саранчи *Shistocerca gregaria*. А — фаза *solitaria*; Б — фаза *gregaria*

шенная плотность популяции вызывает потемнение покровов у прямокрылых и гусениц. Подобный «эффект группы» особенно наглядно проявляется у мигрирующих саранчовых, у которых при изолированном воспитании получается одиночная фаза (*solitaria*), окрашенная в зеленый цвет, а при скученном воспитании возникает стадная фаза (*gregaria*), отличающаяся оранжевой или светло-коричневой основной окраской с контрастными черными пятнами (рис. 4). Освещение, температура, влажность, даже окраска субстрата тоже контролируют синтез определенных пигментов. Среди перечисленных абиотических факторов наибольшее влияние на пигментацию покровов оказывают условия освещения. При этом окраска насекомых зависит как от спектрального состава или интенсивности света, так и от длины дня (фотопериода).

В природе фотопериод определяет различную окраску сезонных форм. Например, у цикадок рода *Stirellus* зимующая форма однотонно серая, а летняя — разноцветная. Первоначально эти цветовые формы считались даже разными видами, и лишь воспитание цикадок в контролируемых фотопериодических условиях доказало их полную видовую идентичность. У голубянки *Lycaena phlaeas daimio* весенние и осенние бабочки характеризуются ярким оранжевым фоном крыла, а летние — почти совсем темными крыльями. При воспитании гусениц голубянки в условиях длинного дня вылетающие бабочки имели преимущественно темную окраску, а при коротком дне почти все особи были светлыми. В этих случаях, как и у большинства других насекомых, влияние фотопериода на пигментацию покровов тесно связано с фотопериодической регуляцией диапаузы.

Влияние спектрального состава света на окраску покровов изучалось на куколках дневных чешуекрылых. Было показано, что окраска куколки зависит от количественных соотношений разных

пигментов, синтез которых контролируется освещением гусениц перед окукливанием. Естественно, что эффективность спектрального состава света в отношении пигментации покровов сказывается и тогда, когда гусеницы подвергаются воздействию отраженных лучей света от различно окрашенных субстратов. Например, окраска куколок парусника *Papilio polyxenus asterius* определяется фотопериодом и цветом фона, на котором находились гусеницы перед окукливанием. В условиях короткого дня на любом фоне получаются коричневые диапаузирующие куколки. В условиях длинного дня куколки не диапаузируют, а их окраска зависит от цвета фона: на светлом фоне куколки зеленые, на темном — коричневые.

Влияние отраженного света на пигментацию покровов лежит в основе *хроматической адаптации*, позволяющей насекомым выработать маскирующую окраску, в наибольшей степени отвечающую фону. Способность к хроматической адаптации хорошо проявляется у одиночных фаз саранчовых, но она не свойственна стадным фазам. Личинки одиночной фазы в состоянии приспосабливать свою окраску к широкому спектру цветов — белому, серому, черному, желтому, оранжевому или коричневому. Изменение окраски происходит во время линьки после нескольких дней содержания личинок на цветном фоне. Поразительный пример хроматической адаптации дают африканские прямокрылые, которые живут на участках саванн и степей, почерневших от пожаров. В течение нескольких дней после пожара насекомые приобретают темную окраску, отвечающую их новому окружению.

Хроматическая адаптация является следствием индивидуального приспособления насекомых к окраске субстрата. Ее необходимо отличать от *индустриального меланизма* — почернения насекомых, обитающих в загрязненных промышленностью районах, когда темная окраска возникает в результате естественного отбора и формирования локальных генетических линий. Экспериментально показано, что темные (меланистические) формы бабочек в промышленных районах выживают гораздо успешнее, чем типичные более светлые особи.

Морфологические изменения окраски регулируются гормональными стимулами. Наиболее важными источниками этих стимулов являются прилежащие тела (*corpora allata*), которые продуцируют ювенильный гормон, участвующий в гормональном контроле развития и размножения насекомых. Было показано, что ювенильный гормон обладает хромативным действием, и его выделение в гемолимфу способствует смене коричневой окраски саранчовых на зеленую окраску. У африканской саранчи *Acanthacris sp.* имплантация дополнительных прилежащих тел во время личиночной стадии приводит к возникновению зеленых имаго, никогда не встречающихся в природе.

Процесс выделения хромативного гормона контролируется воздействием экологических факторов на рецепторы и центральную нервную систему. Освещение и цвет субстрата, например, влияют на пигментацию покровов исключительно через фоторе-

цепторы. Значение органов зрения для хроматической адаптации четко выявляется при ослеплении гусениц: при этом исчезает зависимость окраски от цвета субстрата. У саранчовых *Oedipoda coerulescens* закрашивание фасеточных глаз черным лаком лишает насекомых способности адаптироваться к цвету почвы. Таким образом, процесс хроматической адаптации, основывающийся на морфологических изменениях окраски, осуществляется по рефлекторной цепи, в состав которой входят рецептор, нервный центр и прилежащие тела или другие источники хромактивных гормонов, влияющие на накопление соответствующих пигментов в покровах.

Физиологическое изменение окраски происходит в результате перемещения гранул пигментов в эпидермальных клетках или изменения объема специальных клеток (хроматофор), заполненных пигментами.

У австралийской стрекозы *Austrolestes annulosus* перемещения гранул оммохрома в эпидермальных клетках создают суточные изменения окраски. Днем тело стрекозы ярко-синее, а с наступлением сумерек оно постепенно темнеет и становится совсем темным на рассвете. Полагают, что эти изменения окраски связаны с процессами терморегуляции, и утреннее потемнение способствует быстрому согреванию стрекоз в лучах солнца.

В эпидермальных клетках палочника *Carausius morosus* можно найти гранулы четырех пигментов. Зеленые и желтые гранулы равномерно распределены по всей цитоплазме, а оранжевые и коричневые способны перемещаться и занимать разное положение в клетке (рис. 5, А, Б). Физиологические изменения окраски обусловлены перемещениями крупных гранул коричневого пигмента — оммохрома. Когда эти гранулы находятся у основания клетки, тело палочника приобретает светлую окраску. Перемещение гранул к вершине клетки вызывает потемнение покровов. Палочник изменяет свою окраску в ответ на множество стимулов, в том числе на изменение температуры или осмотического давления гемолимфы, механические воздействия и зрительные восприятия. Увеличение влажности ведет к потемнению, а уменьшение — к посветлению

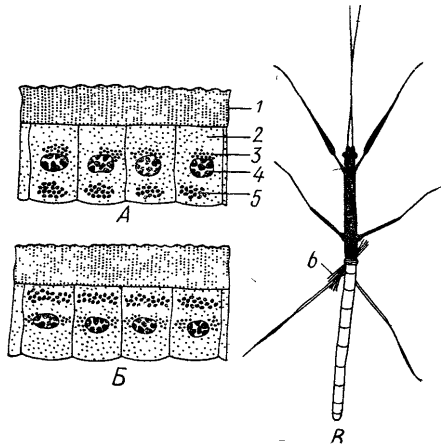


Рис. 5. Физиологические изменения окраски палочника *Carausius morosus* (по Giersberg, 1928):

А, Б — положение пигментных гранул в эпидермальных клетках «светлого» (вверху) и «темного» (внизу) палочника; В — доказательство гормональной регуляции физиологического изменения окраски; 1 — кутикула, 2 — мелкие гранулы неподвижного пигмента, 3 — средние по величине гранулы пигмента, перемещающиеся горизонтально, 4 — ядро эпидермальной клетки, 5 — крупные гранулы пигмента, перемещающиеся вертикально (изменения окраски покровов обусловлены перемещениями этих гранул), 6 — лигатура

насекомого. Окраска палочника подвержена суточному ритму: днем он становится более светлым, а ночью темнеет.

Процессы перемещения пигментных гранул в эпидермальных клетках регулируются хромактивными гормонами. Если поместить брюшко палочника во влажную камеру, оставив голову и грудь вне этой камеры, то возникает «волна потемнения», распространяющаяся от головы к брюшку. Наложение лигатуры на тело останавливает движение этой волны (рис. 5, В). В таком же опыте потемнения не происходит после перерезки окологлоточных коннектив. Если, однако, перевернуть оперированное насекомое и поместить его голову во влажную камеру, то опять-таки вначале потемнеет голова, а затем возникнет «волна потемнения», распространяющаяся спереди назад. Очевидно гормон, вызывающий перемещения пигментных гранул в эпидермисе, выделяется в голове, а затем распространяется по телу с током гемолимфы. В серии опытов с использованием экстрактов, полученных из разных ганглиев нервной системы, было показано, что основными источниками этого гормона являются нейросекреторные клетки, расположенные в тритоцеребральных долях мозга. После удаления мозга палочник утрачивает способность к изменению окраски, и его тело приобретает однотонный серый цвет.

Повышенная или пониженная влажность влияет на окраску палочника через рецепторы и нервные пути. Освещение, вызывающее быстрое посветление покровов, также действует только через глаза и зрительный тракт. Следовательно, и физиологические изменения окраски насекомых контролируются по рефлекторной цепи, в состав которой входят рецептор, нервный центр и нейросекреторные клетки мозга, выделяющие хромактивные гормоны.

ПРОНИЦАЕМОСТЬ КУТИКУЛЫ

Проникновение веществ через кутикулу осуществляется в результате *пассивного или активного транспорта молекул*. Испарение воды через поверхность тела насекомого составляет наиболее изученный пример пассивного переноса вещества. С другой стороны, свойственная насекомым способность к поглощению жидкой или парообразной влаги непосредственно через поверхностную кутикулу может служить примером активного переноса воды.

При пассивном транспорте молекул силы, обеспечивающие прохождение вещества через систему кутикулярных слоев, локализованы во внешней среде и не связаны с биологической активностью клеток эпидермиса. Одна из основных действующих сил в данном случае обусловлена градиентом концентрации проникающего вещества. Пусть мы имеем два раствора разной концентрации, но одного и того же состава, разделенных слоем кутикулы, который в большей или меньшей степени затрудняет диффузию. Тогда вследствие градиента концентрации проникающих молекул

они будут проходить через кутикулу в направлении более разбавленного раствора пока не произойдет выравнивание концентраций (рис. 6, А). Следовательно, проницаемость кутикулы для данного вещества должна оцениваться как скорость его диффузии через кутикулу, т. е. в количестве вещества (в количестве молекул, в молях и т. д.), перенесенного за единицу времени через единицу площади кутикулы.

Для удобства сравнения проницаемости разных мембран может быть выражена числом кубических микрометров воды, проходящих через 1 мкм^2 клеточной или кутикулярной мембраны за 1 мин под действием разности концентраций, создающих осмотическое давление $\sim 10^5 \text{ Па}$ (1 атм). При таком способе выражения константы проницаемости покровов у насекомых и клещей будут составлять около 0,1, т. е. проницаемость наружной кутикулы крайне незначительна. Только в области трахеол проницаемость кутикулы достаточно велика и может достигать 6 единиц. Если кутикула проницаема для растворителя и непроницаема для растворенного вещества, то возникает явление осмоса: растворитель переходит через кутикулу в направлении более концентрированного раствора (рис. 6, Б). Как правило, более сложные молекулы растворенного вещества проникают через кутикулу насекомых с меньшей скоростью, чем более простые молекулы растворителя. Поэтому проницаемость кутикулы часто оценивается на основе осмотических явлений, и силы, обеспечивающие выравнивание концентраций раствора по обе стороны кутикулы, называют *осмотическими*.

Активный транспорт молекул через кутикулу происходит в направлении, противоположном концентрационному градиенту (рис. 6, В). Он требует затрат энергии, освобождаемой эпидермальными клетками в ходе дыхательного обмена. Такие факторы как недостаток кислорода, накопление избыточных количеств углекислоты или воздействие дыхательных ядов, не затрагивая пассивного транспорта молекул, сильно затрудняют и замедляют активный транспорт.

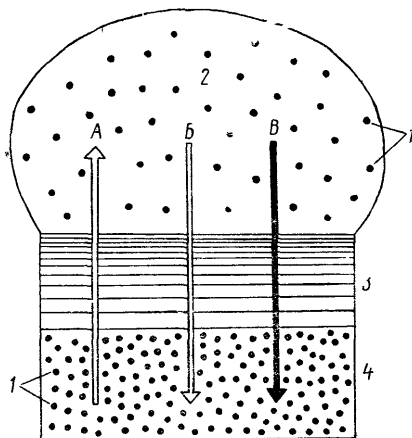


Рис. 6. Схема пассивного (белые стрелки) и активного (черная стрелка) переноса, веществ через кутикулу:

А — пассивный транспорт молекул, обусловленный градиентом концентрации растворенного вещества; Б — пассивный транспорт молекул растворителя на основе осмотических явлений; В — активный транспорт молекул растворенного вещества; 1 — молекулы в растворе, 2 — наружная среда, 3 — кутикула, 4 — полость тела насекомого

ИСПАРЕНИЕ ВОДЫ ЧЕРЕЗ ПОКРОВЫ

Испарение жидкости происходит только с поверхностного слоя её, поэтому увеличение площади при одинаковом объеме влечет за собой повышение скорости испарения. У членистоногих из-за их малых размеров отношение площади тела к его объему во много раз выше, чем у позвоночных, и при наземном образе жизни защита от высыхания превращается для них в фатальную необходимость.

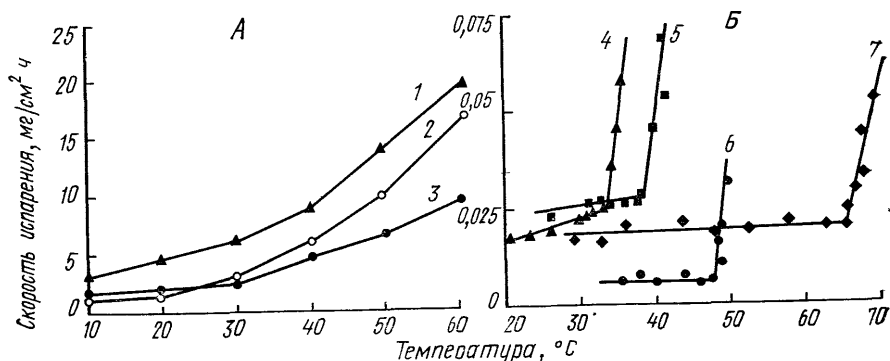


Рис. 7. Влияние температуры на скорость испарения воды через кутикулу мокриц (А), насекомых и клещей (Б) (по Edney, 1951; Beament, 1959):

1 — *Philoscia*, 2 — *Porcellio*, 3 — *Armadillidium*, 4 — клещ *Ixodes*, имаго, 5 — личинка мухи *Calliphora*, 6 — куколка жука *Tenebrio*, 7 — клещ *Ornithodoros*, имаго

Для этого наземные насекомые приобрели водонепроницаемую эпикутикулу, которая, сильно ограничивая транспирацию, позволила им выжить и приспособиться к существованию в условиях дефицита влаги.

Значение эпикутикулы для ограничения транспирации наглядно выявляется при сравнении членистоногих, имеющих развитую эпикутикулу и лишенных ее. В сухой атмосфере скорость испарения воды с поверхности тела значительно выше у лишенных эпикутикулы водных и почвенных членистоногих, чем у снабженных эпикутикулой открыто живущих наземных насекомых. У мокриц, которые хотя и являются наземными членистоногими, но не имеют эпикутикулы, скорость испарения равномерно растет с повышением температуры (рис. 7, А). Наличие развитой эпикутикулы у наземных насекомых и клещей существенно меняет зависимость транспирации от температуры: вначале повышение температуры слабо влияет на водопроницаемость покровов, но когда достигается «критическая температура», скорость испарения резко возрастает (рис. 7, Б). Конкретное значение «критической температуры» варьирует в зависимости от условий обитания насекомых. Наиболее высокие ее значения, достигающие $63\text{--}65^{\circ}\text{C}$, были отмечены у обитателей пустынь.

Защиту наземных насекомых от испарения воды в основном

создает восковой слой эпикутикулы. Эта идея, впервые высказанная Рамсеем (Ramsay, 1935), получила убедительное экспериментальное обоснование. Подробный анализ феномена «критической температуры» позволил установить его тесную связь с изменениями свойств воскового слоя. Оказалось, что «критическая температура», при которой водопроницаемость покровов резко возрастает, совпадает с температурой плавления воскового слоя.

Сцарапывание воскового покрытия кутикулы или растворение восков жировыми растворителями ведет к быстрой гибели насекомых от иссушения. Если насекомые после сцарапывания или растворения воскового слоя содержатся во влажной среде, эпикутикула постепенно регенерирует и одновременно все яснее проявляется способность насекомых противостоять иссушению.

Нарушение защитных свойств воскового слоя объясняет так называемый «эффект Цахера» — гибель амбарных вредителей от опудривания зерна порошками неядовитых веществ. Этот эффект основан на способности некоторых порошков поглощать воск. В результате воздействия порошка нарушается целостность воскового слоя: он превращается в «молекулярное сито», через которое легко испаряется вода, и насекомое погибает от иссушения через 10—15 мин.

Изложенные факты позволяют считать вполне доказанным решающее значение воскового слоя в ограничении пассивного транспорта молекул воды через покровы насекомых. В значительно меньшей степени скорость испарения зависит от общей толщины кутикулы и ее склеротизации. Как правило, сильно склеротизованная кутикула менее проницаема, чем слабо склеротизованная. Поэтому полагают, что у пустынных чернотелок (Tenebrionidae) адаптация к дефициту влаги обеспечивается не только восковым слоем эпикутикулы, но и сильно склеротизованной толстой экзокутикулой.

АКТИВНЫЙ ТРАНСПОРТ ВОДЫ ЧЕРЕЗ ПОКРОВЫ

Кутикулярные воска служат эффективным барьером для молекул воды, проникающих в направлении от прокутикулы к эпикутикуле. Однако обратный транспорт этих молекул (в направлении от эпикутикулы к прокутикуле) осуществляется гораздо легче и быстрее. Именно благодаря функциональной асимметрии кутикулы становится возможным активное поглощение воды через покровы насекомых.

У многих наземных членистоногих, имеющих развитую эпикутикулу, отмечается способность к поглощению паров воды из влажной атмосферы. Иксодовые клещи могут абсорбировать воду только при относительной влажности воздуха выше 92%, а личинки крысиной блохи *Xenopsylla cheopis* — выше 65%. Способность к поглощению влаги из воздуха не исчезает после закупорки дыхалец. Очевидно вода насасывается не через трахейную систему, а непосредственно через кутикулу.

Функциональная асимметрия кутикулы проявляется и при насыщении воды через покровы насекомых. Так, если капельку воды поместить на поверхность кутикулы таракана *Periplaneta americana*, то уже через 10 мин она полностью проникает внутрь организма. Этот простейший опыт может служить удобной моделью для изучения активного транспорта молекул H_2O через покровы.

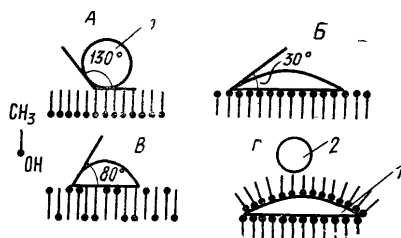


Рис. 8. Зависимость гидрофобных и гидрофильных свойств эпикутикулы от ориентации липоидных молекул в поверхностном монослое:

A — максимально гидрофобная поверхность, *B* — максимально гидрофильная поверхность; *B* — эпикутикула таракана с помещенной на нее капелькой воды; *Г* — проникновение первой капельки воды (1) и поведение второй капельки (2) на поверхности эпикутикулы

Насыщение воды в данном случае не связано с действием осмотических сил, потому что капелька 1%-ного раствора поваренной соли поглощается с такой же скоростью как и капелька дистиллированной воды. Даже из насыщенного раствора соли вода всасывается тоже через 10 мин, оставляя на поверхности кутикулы сухие кристаллы хлористого натрия. Когда используется насыщенный раствор соли, молекулы воды транспортируются против градиента концентрации, создающего осмотическое давление $\sim 3 \cdot 10^7$ Па (300 атм).

Согласно гипотезе Бимента (Beament, 1954) феномен насыщения воды через покровы наземных насекомых связан с некоторыми особенностями поведения липоидных молекул, входящих в состав эпикутикулы.

Водопроницаемость покровов, покрытых снаружи воском,

зависит от ориентации молекул поверхностного мономолекулярного слоя, который можно рассматривать как *восковой монослой* кутикулы. Если все молекулы воскового монослоя ориентированы так, что их гидрофобные группы CH_3 обращены наружу, а гидрофильные группы OH обращены к полости тела насекомых, то кутикула проявляет максимальную гидрофобность. Капелька воды, помещенная на такую поверхность, собирается в шарик, а контактный угол между данной поверхностью и водой составляет 130° (рис. 8, *A*). При обратной ориентации молекул в восковом монослое кутикула проявляет максимальную гидрофильность, капелька воды растекается по ней, а контактный угол составляет 30° (рис. 8, *B*).

Следовательно, по величине контактного угла мы можем судить об ориентации молекул воскового монослоя. У таракана в этом слое находятся различно ориентированные молекулы, поэтому контактный угол для капельки воды, помещенной на поверхность кутикулы вначале составляет около 80° (рис. 8, *B*). Однако сразу же после нанесения капельки воды на кутикулу, контактный угол начинает уменьшаться, так как гидрофильные концы молекул поворачиваются наружу, формируя организованный монослой.

Через 3 мин после нанесения капельки на покровы процесс переворачивания молекул завершается: контактный угол составляет 30° . Капелька воды растекается по гидрофильной поверхности, а липоидные молекулы обволакивают ее со всех сторон (рис. 8, Г). В результате вода проникает внутрь организма в окружении монослоя организованных липоидных молекул.

Подтверждением гипотезы Бимента могут служить опыты, в которых капелька воды наносится дважды на один и тот же участок покровов таракана, причем второй раз сразу после насыщения предыдущей капельки. В этом случае из-за односторонней ориентации молекул воска в месте поглощения воды (рис. 8, Г) контактный угол для второй капельки первоначально составляет около 130° (а не 80° как для первой!), через 3 мин уменьшается до 80° , а затем (опять через 3 мин) — до 30° . Липоидные молекулы, следовательно, переворачиваются для «захвата» новой порции воды, но это переворачивание занимает вдвое больше времени, чем в контроле.

Предложенная гипотеза может, однако, объяснить лишь феноменологическую картину активного транспорта воды через покровы наземных членистоногих. Для объяснения физической природы этого процесса необходимо допустить существование какой-то помпы (насоса), обеспечивающей непрерывный ток воды против градиента концентрации. Работа этой помпы требует затрат энергии на преодоление осмотических сил.

По мнению Бимента, активный перенос молекул воды осуществляется белками кутикулы. Моделью этой системы может служить белковая пластинка, разделяющая два водных раствора. Белок первоначально поглощает из растворов определенное количество воды в соответствии со способностью его к гидратации при данной изоэлектрической точке, а затем устанавливается равновесное состояние. Если, однако, к белку будет приложен внешний источник энергии, способный изменить его состояние, то степень гидратации белковых молекул может измениться. Внешний источник энергии может, следовательно, вызвать поглощение новых порций воды белком. Но как только мы прекратим энергетическое снабжение белка, будет восстановлена его начальная степень гидратации, и белковые молекулы отдадут воду, которую они успели поглотить.

Аналогичные явления, вероятно, происходят в покровах насекомых, где роль белковой пластинки выполняет гидрофильная, обогащенная водой прокутикула. Однако в отличие от описанной выше модели кутикула членистоногих имеет на своей поверхности систему клапанов, затрудняющих движение воды изнутри—наружу. Такими клапанами могут быть организованные липоидные молекулы поверхностных слоев эпикутикулы. Поэтому при гидратации белка вода насыщается с обеих сторон кутикулы (в том числе и с наружной поверхности или даже из влажного воздуха), но при дегидратации белок отдает воду главным образом внутрь организма. Цикл гидратации—дегидратации может многократно повторяться, если на белок прокутикулы периодически воздейст-

вует какой-либо источник энергии, вызывающий изменение его свойств (изоэлектрической точки, степени гидратации и т. д.). Поставщиками этой энергии могут служить живые клетки эпидермиса. Действительно, показано, что эпидермальные клетки могут изменять степень гидратации белков кутикулы. Возможно, что в процессе поглощения воды принимают участие поровые каналцы, снабженные длинными цитоплазматическими отростками эпидермальных клеток. В связи с этим интересно отметить, что способность к активному транспорту воды не обнаружена у тех крылатых насекомых, в кутикуле которых нет поровых каналцев. Первичнобескрылые насекомые, тоже не имеющие поровых каналцев, по-видимому, поглощают воду не через покровы, а через анальное отверстие и заднюю кишку.

ПРОНИЦАЕМОСТЬ КУТИКУЛЫ И ДЕЙСТВИЕ ИНСЕКТИЦИДОВ

Многие инсектициды являются контактными ядами, поэтому изучению способов их проникновения через покровы насекомых уделяется большое внимание.

Наличие развитой эпикутикулы ограничивает проницаемость покровов для большинства инсектицидов, но хлорорганические и другие контактные инсектициды могут растворяться в кутикулярных восках. Полужидкая и мягкая консистенция воскового слоя эпикутикулы облегчает растворение инсектицида и создает пониженную устойчивость насекомых к его токсическому действию. Растворенный в восках инсектицид легко проникает в организм насекомого через наиболее проницаемые участки покровов. Такими участками, играющими роль «входных ворот» для растворенного яда, служат межсегментные мембраны, основания щетинок и очень тонкие площадки эпикутикулы над нервными окончаниями. В процессе проникновения инсектицидов через покровы большое значение имеет также способность хитина абсорбировать органические молекулы. Как показали опыты с очищенным хитином, он хорошо поглощает инсектицид из водной суспензии, так что суспензия быстро теряет токсичность.

Таким образом, кутикула может не только затруднять, но и облегчать проникновение химических веществ через покровы. Высокая проницаемость покровов насекомых для контактных инсектицидов может быть связана, во-первых, со способностью этих ядов растворяться в восках эпикутикулы и, во-вторых, с их абсорбцией хитином прокутикулы.

Некоторые инсектициды вызывают существенные нарушения пассивного и активного транспорта воды через покровы. Насекомые, отравленные хлорорганическими инсектицидами, начинают быстро терять воду в результате испарения через кутикулу и дыхальца. К числу инсектицидов, в наибольшей степени нарушающих процессы водообмена, относятся фосфорорганические яды и соединения из группы пиретрина.

Глава вторая

ДЫХАНИЕ

КОЖНОЕ ДЫХАНИЕ

Основными органами дыхания насекомых служат *трахеи*, открывающиеся наружу с помощью *дыхалец (стигм)*. *Открытая трахейная система* типична для многих наземных свободноживущих видов или для водных насекомых, дышащих атмосферным кислородом. Однако, у насекомых, которых называют *апнейстическими*, трахей имеются, но дыхальца отсутствуют. Такая *замкнутая трахейная система* характерна для водных или эндопаразитических насекомых, дышащих кислородом, растворенным в воде или в полостной жидкости хозяина. Наконец, некоторые мелкие насекомые, например протуры из семейства *Acerentomidae* и все ногохвостки, за исключением семейства *Sminthuridae*, вообще лишены трахей и дыхалец. Газообмен у них осуществляется только через всю поверхность тела, т. е. на основе *общего кожного дыхания*. Этот способ дыхания широко распространен у почвенных насекомых. Воздух в почве уже на небольшой глубине насыщен водяными парами, что делает возможным поглощение кислорода через проницаемые покровы при минимальной потере влаги на испарение. Поэтому в почве встречаются самые крупные наземные членистоногие, лишенные трахей или каких-либо других органов дыхания. К числу таких членистоногих относятся, например, ногохвостки *Tetrodontophora bielanensis*, достигающие 7 мм в длину. Обычно же размеры наземных членистоногих, использующих общее кожное дыхание в качестве единственного способа поглощения кислорода, не превышают 1-2 мм.

Почти у всех насекомых, обладающих открытой или замкнутой трахейной системой, проявляется способность к общему кожному дыханию. В ряде случаев дыхание через всю поверхность тела служит важнейшим способом газообмена. В первую очередь это относится к обитателям почвы, подстилки, гнилой древесины и других влажных субстратов. Например, М.С. Гиляровым (1947) на почвенных личинках комаров-долгоножек рода *Tipula* было показано, что кожное дыхание для них имеет превалирующее значение в сравнении с дыханием через дыхальца и трахейную систему.

У апнейстических насекомых улучшению газообмена способствует появление *органов местного кожного дыхания*. Увеличивая дыхательную поверхность, эти органы обладают высоко проницаемыми покровами, что сильно облегчает проникновение кислорода в организм насекомого. У эндопаразитических личинок мух и наездников местное кожное дыхание осуществляется через хвостовые придатки, имеющие вид нитей или пузырей. Трахейные и кутикулярные жабры водных насекомых тоже могут рассматриваться как специализированные органы местного кожного дыхания.

ЖАБЕРНОЕ ДЫХАНИЕ

Многие водные личинки насекомых имеют замкнутую трахейную систему, дышат растворенным в воде кислородом и снабжены *жабрами*. Существуют два типа жабр, свойственных апнейстическим насекомым. *Трахейная жабра* в типичном случае имеет форму пластинки, а в ее полости, заполненной гемолимфой, проходит обильно разветвляющаяся трахея (рис. 9, А, Б). *Кутикулярная* (дыхальцевая) *жабра* обычно имеет форму трубки, возникающей в ре-

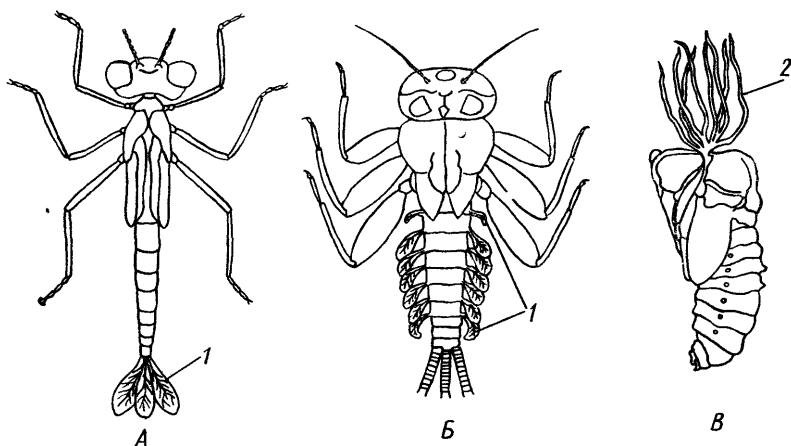


Рис. 9. Трахейные (1) и кутикулярные (2) жабры водных насекомых.
А — личинка стрекозы *Erythromma vindulum*, Б — личинка поденки *Ecdyonurus forcipula*, В — куколка мошки *Simulium*

зультате модификаций кутикулы над замкнутым дыхальцем или вблизи него (рис. 9, В).

Трахейные жабры обнаружены у личинок поденок, веснянок и стрекоз, а также у личинок ручейников и у некоторых других водных насекомых. Обычно они располагаются по бокам брюшных сегментов или на самом кончике брюшка. По происхождению трахейные жабры являются наружными органами, но у поденок и стрекоз наблюдается тенденция к превращению их во внутренние органы. Своеобразную модификацию трахейных жабр представляют внутренние *ректальные жабры* личинок стрекоз из подотряда *Anisoptera*. Эти жабры находятся в прямой кишке. Их дыхательная поверхность образована многочисленными складчатыми лепестками стенок прямой кишки. Периодически набирая и выбрасывая воду через анальное отверстие, личинка создает вентиляцию жаберных лепестков.

Дыхание с помощью трахейных жабр принципиально не отличается от кожного дыхания. Растворенный в воде кислород проникает в замкнутую трахейную систему благодаря диффузии его как через жаберные лепестки, так и через всю остальную поверхность

тела. У личинок поденок только 45—47% поглощаемого кислорода диффундирует через трахейные жабры, а весь остальной газообмен осуществляется через поверхность тела. Ампутация наружных трахейных жабр обычно вызывает снижение двигательной активности и уменьшение количества кислорода, потребляемого личинками. Однако в обогащенной кислородом воде оперированные (безжаберные) личинки поденок и стрекоз нормально развиваются и завершают метаморфоз. Отсутствие трахейных жабр может привести к сильному снижению интенсивности дыхания и гибели оперированных насекомых лишь при понижении содержания кислорода, растворенного в воде.

Ампутация трахейных жабр приводит не только к уменьшению дыхательной поверхности, но и к нарушению вентиляции тела, создаваемой движениями жаберных лепестков. Несомненно, что «трепетания» трахейных жабр облегчают поглощение кислорода при каждом дыхании. Циркуляционные потоки воды, обусловленные этими движениями, прекращаются в результате удаления жабр, и в этом можно видеть главную причину падения газообмена.

Действительно, в спокойной воде с низким содержанием кислорода интенсивность газообмена выше у интактных личинок поденок, чем у «безжаберных» личинок. Однако, при волнениях воды в водоеме, когда создаются местные вентиляционные потоки вокруг тела каждой личинки, различия в интенсивности газообмена между интактными и оперированными насекомыми не выявляются. Можно думать, что вентиляционные движения трахейных жабр отражают одну из основных функций этих органов — функцию поддержания постоянной циркуляции воды вокруг дыхательной поверхности всего тела. Эта функция трахейных жабр приобретает особенно важное значение в воде, обедненной кислородом. Поэтому при пониженном содержании кислорода у личинок поденок увеличивается частота колебаний жаберных лепестков (рис. 10).

При дыхании с помощью ректальных жабр лепестки дыхательного аппарата омываются водой, которая ритмически насыщается через анальное отверстие. У личинок стрекоз из подотряда Anisoptera ректальные жаберы обеспечивают более 90% всего газообмена,

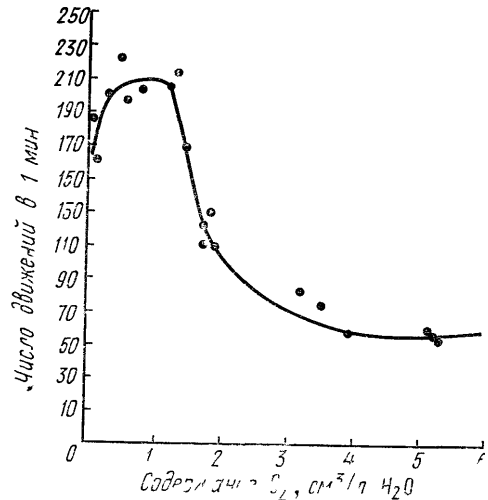


Рис 10. Зависимость частоты движений жаберных лепестков у личинки поденки *Ephemera simulans* от содержания кислорода в воде (по Eriksen, 1963)

и кожное дыхание для этих насекомых имеет меньшее значение, чем для личинок поденок.

Кутикулярные жабры обнаружены у куколок многих двукрылых и некоторых жесткокрылых, а также у личинок тропических жуков из небольшого подотряда Мухорhаgа. Местоположение жабр и их форма подвержены большой изменчивости. У куколок мошек (*Simuliidae*) довольно длинные жаберные нити размещаются на дорсальной поверхности тела между головой и грудью (рис.

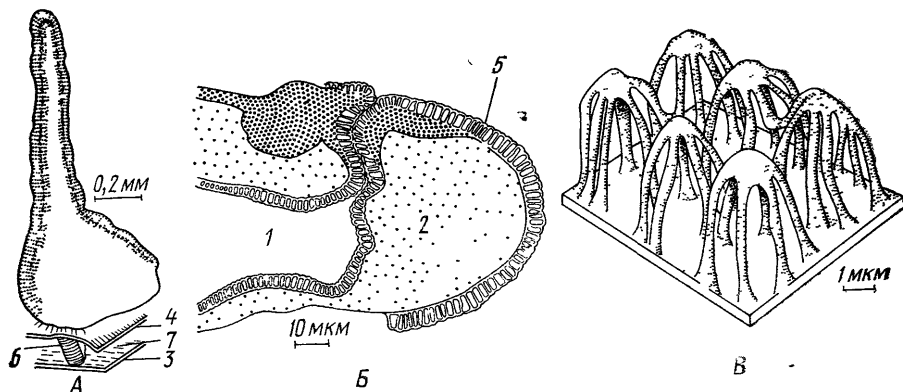


Рис. 11. Строение кутикулярной жабры и пластрона у куколки комара-долгоножки *Geranomyia unicolor* (по Hinton, 1968):

A — общая форма кутикулярной жабры; *Б* — продольный срез через вершину жабры; *Б'* — микроструктура пластрона (реконструкция по микрофотографиям, полученным в растровом электронном микроскопе); 1 — атриальная полость, 2 — гемолимфа, 3 — кутикула имаго, 4 — куколичная кутикула, 5 — пластрон, 6 — трахея, 7 — экзувиальная щель

9,5). Для этих куколок поглощение кислорода через кутикулярные жабры является основным способом газообмена и превалирует над общим кожным дыханием.

Дыхательная поверхность кутикулярных жабр образует *пластрон* — тонкую пленку воздуха на гидрофобной сеточке, создаваемой микроструктурными особенностями наружной кутикулы (рис. 11). Обычно пластрон формируется на вертикальных стойках, соединенных горизонтальными веточками. Капиллярные промежутки между стойками и их ответвлениями заполнены воздухом; через эти воздушные прослойки осуществляется диффузия кислорода, проникающего в атриальную полость дыхальца. У куколок комара *Geranomyia unicolor* вертикальные стойки имеют вид спрутообразных обособленных структур, поднимающихся над поверхностью кутикулы на 5—6 ножках (рис. 11, *Б*). В узком пространстве, ограниченном ножками каждого «спрута», задерживаются прослойки воздуха.

Кутикулярные жабры, несущие пластрон, используются в качестве органов дыхания либо типично водными, либо амфибиотическими насекомыми. В воде эти жабры поглощают кислород только в условиях хорошей аэрации — в литорали больших озер и мо-

рей, ручьях и речках с быстрым течением и т. д. Однако в отличие от других типов жабр кутикулярные жаберы хорошо выдерживают даже длительное пребывание вне воды, так как пластрон не подвержен высыханию. Поэтому пластронное дыхание особенно выгодно для тех насекомых, личинки которых живут и окукливаются в приливной зоне вдоль морских побережий.

СТРОЕНИЕ ОТКРЫТОЙ ТРАХЕЙНОЙ СИСТЕМЫ

В открытую трахейную систему воздух поступает через *дыхальца*, снабженные *замыкательными аппаратами*. У полипнейстических насекомых имеется 8—10 пар функционирующих дыхалец: 1—2 пары грудных и 7—8 пар брюшных.

Олигопнейстические насекомые снабжены 1—2 парами дыхалец, а упоминавшиеся апнейстические личинки вообще их лишены. Вариации в числе и месте расположения дыхалец отражают приспособление насекомых к условиям существования. Такие вариации могут быть выявлены в одном и том же отряде, например у личинок двукрылых (рис. 12).

Каждое функционирующее дыхальце ведет в атриальную полость (атриум, рис. 13). За счет стенок этой полости образуются замыкательный аппарат и специальная система фильтрации воздуха. Замыкательные аппараты могут быть наружными или внутренними.

Наружный замыкательный аппарат представлен двумя вальвами, закрывающими вход в трахею. *Внутренние замыкательные аппараты* представлены различными структурами, расположенными в глубине атриума. Система фильтрации воздуха присутствует только в дыхальцах с внутренними замыкательными аппаратами и состоит из множества разветвленных щетинок, образующих фильтрующее сито.

Замыкательный аппарат обслуживается одной или двумя мышцами. Если имеется только одна мышца, она работает как замыкатель дыхальца: при ее сокращении вход в трахею закрывается (рис. 13, В, Г, Д). Открывание дыхальцевого отверстия происходит главным образом за счет эластичности покровов. В замыкательном аппарате, снабженном двумя мышцами, одна из них является за-

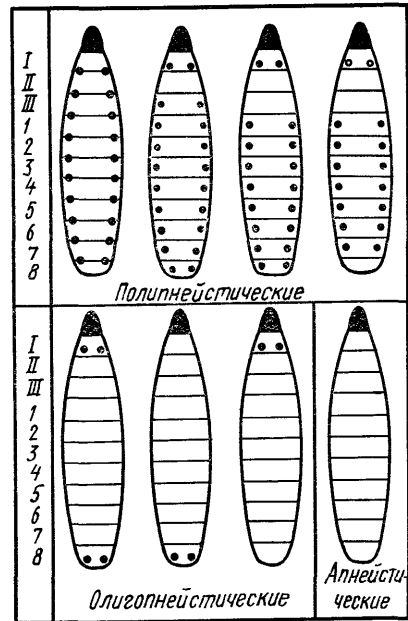


Рис. 12. Различные варианты расположения дыхалец у личинок двукрылых (по Keilin, 1944): I—III — грудные сегменты, 1—8 — брюшные сегменты

мыкателем, а вторая — открывателем дыхальца (рис. 13, А, Б). Нередко даже у одного и того же насекомого обнаруживаются разные типы дыхалец. Например, у саранчовых первое грудное дыхальце обслуживается двумя мышцами, а второе — только одной замыкательной мышцей.

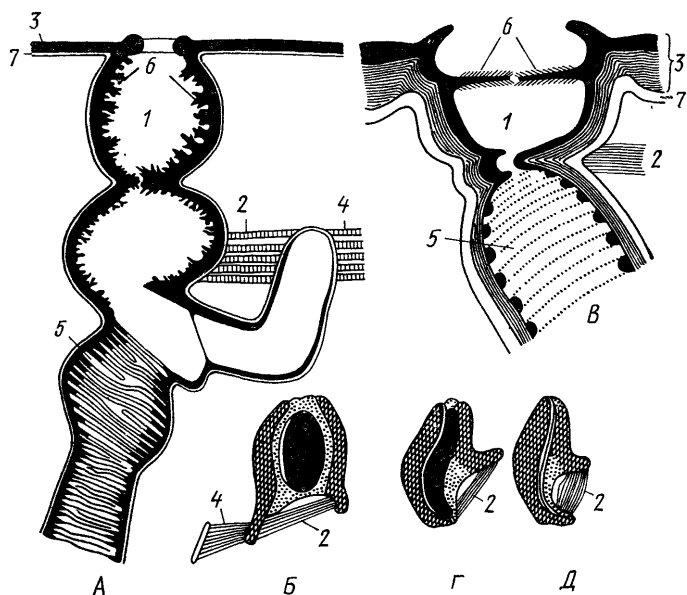


Рис. 13. Схема замыкательных аппаратов дыхалец (по Obenberger, 1952): А — продольный и Б — поперечный (дыхальце открыто) срезы через дыхальце, обслуживаемое двумя мышцами, В — продольный и Г—Д — поперечные (Г — дыхальце открыто, Д — дыхальце закрыто) срезы через дыхальце, обслуживаемое одной мышцей; 1 — атриальная полость, 2 — мышца-закрыватель дыхальца, 3 — кутикула, 4 — мышца-открыватель дыхальца, 5 — трахеи, 6 — структуры, образующие фильтрующий аппарат дыхалец, 7 — эпителий

Начинающиеся от дыхалец трахеи построены из тех же основных компонентов, что и покровные ткани, т. е. из однослойного трахейного эпителия и кутикулы, выделяемой эпидермальными клетками. Кутикула трахей состоит из тонкого кутикулинового слоя и толстой хитиново-протеиновой прокутикулы. Она образует спиральные утолщения — *тенидии*, которые поддерживают постоянство просвета трахей, не давая им спадаться под давлением внутренних органов и гемолимфы.

В типичном случае каждое дыхальце открывается в три поперечные трахеи: 1) *дорсальную*, снабжающую дорсальную мускулатуру и сердце; 2) *вентральную*, снабжающую вентральную мускулатуру, мышцы ног, крылья и брюшную нервную цепочку; 3) *медиальную*, снабжающую пищеварительный тракт, жировое тело и гонады (рис. 14). Продольные трахейные стволы формируют вто-

ричную связь поперечных трахей и дифференцируются на *пару латеродорсальных, пару латероventральных и пару висцеральных стволов* (рис. 15). Вертикальные веточки связывают латеродорсальные и латероventральные стволы. Горизонтальные веточки, или трахейные комиссуры, обеспечивают связь двух продольных стволов в пределах каждой пары.

Самые мелкие разветвления трахей, имеющие диаметр 1—2 мкм, называются *трахеолами* (см. рис. 20, А). Их кончики либо лежат на поверхности клеточных оболочек, либо проникают внутрь клеток и близко подходят к митохондриям. Внутриклеточные трахеолы обнаружены в крыловой мускулатуре многих насекомых, в органах свечения светляков, в жировом теле и семенниках. Как внеклеточные, так и внутриклеточные трахеолы обслуживаются *звездчатыми клетками*, которые составляют непосредственное продолжение трахейного эпителия. По-видимому, эти клетки принимают участие в контроле снабжения тканей кислородом.

Первоначально трахеи возникали как метамерные по сегментно расположенные трубочки и лишь позже появились связывающие

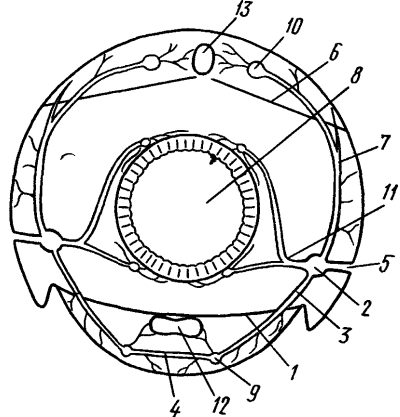


Рис. 14. Схема расположения трахей на поперечном срезе через сегмент, снабженный дыхальцами (по Snodgrass, 1935):

- 1 — вентральная диафрагма, 2 — висцеральная трахея, 3 — вентральная трахея, 4 — вентральная трахейная комиссура, 5 — дыхальце, 6 — дорсальная диафрагма, 7 — дорсальная трахея, 8 — кишечник, 9 — латероventральная трахея, 10 — латеродорсальная трахея, 11 — медиальная трахея, 12 — нервная цепочка, 13 — сердце

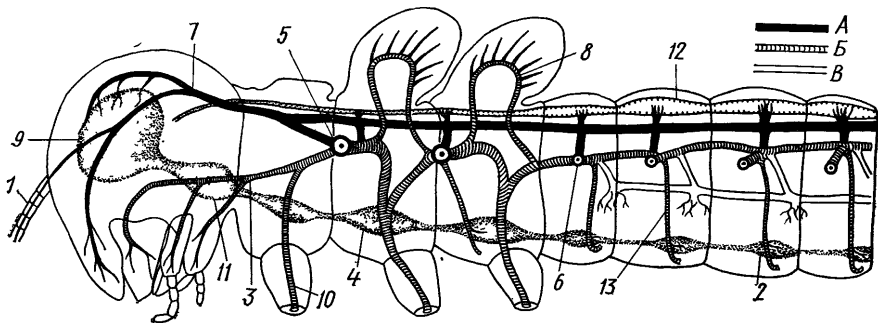


Рис. 15. Схема распределения продольных трахейных стволов в теле насекомого (по Weber, 1966):

- А — латеродорсальный; Б — латероventральный; В — висцеральный; 1 — антенна, 2 — брюшной ганглий, 3 — вентральная головная трахея, 4 — грудной ганглий, 5 — первое грудное дыхальце, 6 — первое брюшное дыхальце, 7 — дорсальная головная трахея, 8 — крыловая трахея, 9 — мозг, 10 — ножная трахея, 11 — подглоточный ганглий, 12 — спинной кровеносный сосуд, 13 — трахеи, обслуживающие нервную цепочку

их продольные и поперечные стволы. Дальнейшая эволюция органов дыхания у насекомых шла в различных направлениях. Особенно большие осложнения, нарушающие исходный план расположения трахей, отмечаются в области груди летающих насекомых в связи с развитием мощной крыловой мускулатуры. Трахейные разветвления в этой области очень обильны, а их топография определяется общей структурой грудных сегментов и положением отдельных органов. У многих хорошо летающих насекомых на продольных трахейных стволах образуются местные расширения — *воздушные мешки*. В отличие от обычных трахей они лишены тенидиев, поэтому их полость не постоянна и может спадаться при выходе воздуха. Воздушные мешки участвуют в вентиляции крыловой мускулатуры, но выполняют и аэростатическую функцию, способствуя уменьшению удельного веса летающих насекомых.

ДИФфуЗИЯ ГАЗОВ И ВЕНТИЛЯЦИЯ ОТКРЫТОЙ ТРАХЕЙНОЙ СИСТЕМЫ

В начале 20-х годов Крогом (Krogh, 1920) была предложена *диффузионная теория дыхания* насекомых. Согласно ей, транспортирование кислорода и углекислоты по трахейной системе осуществляется благодаря процессам газовой диффузии. Движущей силой диффузии является разность парциальных давлений газа в атмосфере и в конечных разветвлениях трахей. Парциальное давление кислорода выше в атмосфере и ниже в тканях, испытывающих потребность в этом газе. В результате возникают диффузионные потоки кислорода, направленные внутрь тела насекомого.

В подтверждение своей теории Крог провел расчеты сил, создающих диффузию кислорода по трахеям у гусениц, древоточца *Cossus cossus* и личинок мучного хрущака *Tenebrio molitor*. На основании измерений средней длины трахей, диаметра дыхалец и количества кислорода, потребляемого насекомыми, он вычислил минимально необходимую разницу в парциальном давлении кислорода между атмосферой и кончиками трахей. Оказалось, что диффузия кислорода по всей трахейной системе может осуществляться вполне успешно, если парциальное давление его в кончиках трахеол хотя бы на 2—3% ниже атмосферного. В действительности парциальное давление кислорода в трахеолах намного ниже атмосферного давления.

Выведение углекислоты из организма насекомого тоже может осуществляться за счет сил диффузии. Хотя углекислота в 36 раз быстрее кислорода проникает через гемолимфу и покровы, все-таки большая ее часть удаляется через трахейную систему в газообразном состоянии.

У позвоночных выведение углекислоты из организма осуществляется благодаря химическому связыванию ее с водой: $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \leftrightarrow \text{H}_2\text{CO}_3$. Эта реакция катализируется особым ферментом крови — карбангидразой. Образующаяся угольная кислота переносится к легким, где она распадается, освобождая углекислый газ

и воду. В 1942 г. советскими исследователями Е. М. Крепсом и Е. И. Ченькаевой было показано, что в гемолимфе насекомых карбангидраза отсутствует. Одновременно было установлено присутствие в гемолимфе вещества, препятствующего химическому связыванию углекислоты с водой и этим обеспечивающего ее свободное выведение в виде газа по трахеям. По-видимому, у насекомых, имеющих открытую трахейную систему, не более 10% всей освобождаемой углекислоты выводится в растворенном состоянии через гемолимфу.

Теория Крога дает в целом удовлетворительное объяснение процессов транспорта дыхательных газов при трахейной системе газообмена¹. Эта теория получила поддержку и подтверждение при изучении дыхания даже таких высокоактивных тканей как крыловые мышцы. Однако именно в крыловом аппарате насекомых особенно наглядно проявляется важная роль трахейной вентиляции, дополняющей газовую диффузию. Во время полета воздух обновляется в трахеях с каждым циклом движений крыльев. В наиболее крупных трахейных стволах обновление воздуха обуславливается сокращениями самой крыловой мускулатуры, которая синхронно с колебаниями крыльев накачивает воздух в трахеи и выталкивает его из воздушных мешков к мышцам. Продвижение воздуха по более мелким разветвлениям трахей обеспечивается силами газовой диффузии.

Другой способ трахейной вентиляции связан с осуществлением специальных дыхательных движений. Эти движения приурочены в основном к брюшку и совершаются у одних насекомых как ритмические расширения брюшных сегментов, а у других — как их телескопические надвигания друг на друга. У жука-плавунца *Dytiscus marginalis* с каждым циклом дыхательных движений обновляется до 66% всего воздуха, находящегося в трахеях. У пустынной саранчи *Schistocerca gregaria* в состоянии покоя эта цифра едва достигает 20%. Но даже у одного и того же насекомого дыхательные движения могут быть выражены в разной степени в зависимости от содержания кислорода или углекислоты в атмосфере и от уровня активности тканей.

Дыхательные движения создают *вентиляционный цикл*, охватывающий вдох — *инспирацию*, выход — *экспирацию* и паузу между двумя последовательными фазами вдоха и выдоха. Направления токов воздуха в трахеях во время вентиляционного цикла определяются замыкательными аппаратами дыхалец. У большинства полипнейстических насекомых существует четкое подразделение дыхалец на *инспираторные* и *экспираторные дыхательные отверстия* (рис. 16, А). При вдохе инспираторные дыхальца открываются, а экспираторные закрываются; при выдохе, наоборот, открываются экспираторные дыхальца, но закрываются инспираторные (рис. 16, Б). Паузе в дыхании соответствует закрытое состояние всех ды-

¹ Некоторые возражения против расчетов Крога рассмотрены в книге В. П. Тыщенко (1976).

халец. Во время полета насекомых, когда резко возрастает потребление кислорода, характер работы дыхалец существенно изменяется: одни остаются широко открытыми, а другие открываются и закрываются в ритме, синхронном с колебаниями крыльев.

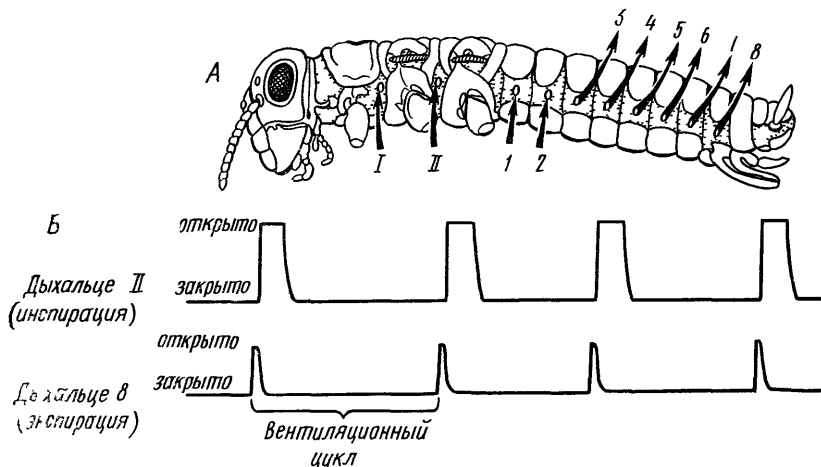


Рис. 16. Инспираторные и экспираторные дыхальца саранчовых:

A — расположение дыхалец (ноги и крылья удалены, стрелками показаны направления потоков воздуха при вдохе и выдохе), *B* — работа инспираторных и экспираторных дыхалец в течение нескольких вентиляционных циклов, I, II — инспираторные грудные дыхальца, 1, 2 — инспираторные брюшные, 3—8 — экспираторные брюшные

Как правило, у полипнейстических насекомых воздух входит в трахейную систему через передние дыхальца, а выходит через задние. Например, у саранчи *S. gregaria* первые четыре пары дыхалец являются инспираторными, а остальные шесть пар — экспираторными (рис. 16, *A*). У пчелы *Apis mellifera* сохраняется такое же основное направление потоков воздуха — от груди к брюшку, но передние дыхальца могут служить и для инспирации и для экспирации. Движения воздуха в трахейной системе олигопнейстических насекомых остаются неизученными. Несомненно, при наличии только одной пары дыхалец (см. рис. 12) они должны открываться при вдохе и выдохе.

РЕГУЛЯЦИЯ ДЫХАНИЯ

Интенсивность дыхания насекомых определяется, с одной стороны, внешними условиями, а с другой — потребностями организма в кислороде. Адаптивные изменения дыхания в зависимости от внешних и внутренних условий обеспечиваются специальными *регуляторными механизмами*. Эти механизмы могут поддерживать постоянный уровень газообмена, несмотря на снижение содержания кислорода и повышение содержания углекислоты в той воздушной или водной среде, в которой находятся насекомые. Потребление кислорода обычно не меняется при снижении его содержания до некоторого нижнего предела (рис. 17, *A*). Однако при дальнейшем

снижении содержания кислорода регуляторные механизмы отключаются, и интенсивность дыхания быстро падает. Повышение содержания углекислоты до некоторого верхнего предела тоже может компенсироваться регуляторными механизмами дыхания (рис. 17, Б).

Мышечная работа, как и любая другая активность животных, ведет к усилению газообмена. Например, во время полета саранчо-

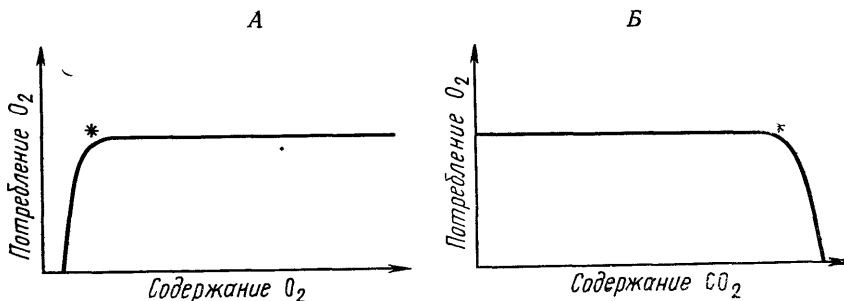


Рис. 17. Регуляция газообмена насекомых при изменениях содержания кислорода и углекислоты:
звездочки — критическое содержание O₂ и CO₂ при котором отключаются регуляторные механизмы дыхания

вых потребление кислорода увеличивается в 24 раза. Частично это увеличение газообмена достигается за счет более полного использования того кислородного запаса, который имеется в воздушных мешках и трахеях насекомых. Однако удовлетворение повышенного спроса на кислород, превышающего кислородный запас, обеспечивается регуляторными механизмами дыхания.

У всех насекомых, имеющих открытую трахейную систему, регуляция дыхания осуществляется двумя основными способами: а) изменениями ритма и амплитуды дыхательных движений; б) изменениями работы дыхалец. При усилении мышечной работы, снижении содержания кислорода или повышении содержания углекислоты могут быть использованы оба способа регуляции или один из них.

Дыхательные движения регулируются двумя типами нервных центров, определяющих ритм и амплитуду сокращений туловищных мышц. *Первичный дыхательный центр* вызывает дыхательные движения, а *вторичный* стимулирует или тормозит деятельность первичного центра.

Первичные центры метамерны. Они соответствуют отдельным ганглиям брюшка и заднегруди. Каждый из них контролирует дыхательные движения своего сегмента, но обычно один из ганглиев выступает в роли *ведущего дыхательного центра*. Он навязывает ритм своей работы остальным сегментарным центрам и определяет общий ритм дыхательных движений всего тела насекомого. Обычно ведущим дыхательным центром является *метаторакальный* или *первый брюшной ганглий*. Залпы нервных импульсов ведущего

центра совпадают по ритму с дыхательными движениями. Они зарождаются в специальных генераторных нейронах, способных к автоматической (спонтанной) активности, а затем распространяются по центральной нервной системе и могут быть зарегистрированы в любом ее участке. Подобные «дыхательные разряды» имеют вид периодически возникающих всплеск электрической активности, которые впервые были обнаружены Эдрианом (Adrian, 1931) в нервных ганглиях жука-плавунца *Dytiscus marginalis*.

Вторичные дыхательные центры соответствуют головным и грудным ганглиям. Импульсы этих ганглиев могут изменять ритм дыхательных разрядов, зарождающихся в первичных центрах. Показано, что грибовидные тела, расположенные в протоцеребруме, являются источниками импульсов, затормаживающих дыхательные движения. Поэтому после удаления грибовидных тел наблюдается усиленная вентиляция (гипервентиляция) трахей.

Вторичные дыхательные центры обеспечивают адаптивные изменения дыхательных движений при изменениях активности насекомых или при снижении содержания кислорода и повышении содержания углекислоты. Головные и передние грудные ганглии обладают высокой чувствительностью к углекислоте. Стимулирующее влияние углекислоты на нервные клетки этих ганглиев неспецифично, и его можно имитировать слабым подкислением физиологического раствора, омывающего ганглий. Очевидно вторичные дыхательные центры способны реагировать на изменение рН гемолимфы, обусловленное или избыточным содержанием углекислоты, или (при недостатке кислорода) накоплением недоокисленных продуктов обмена веществ. В итоге в обоих случаях будет наблюдаться увеличение частоты нервных импульсов во вторичном центре, что, в свою очередь, вызовет повышение ритма разрядов первичного центра. Так, видимо, и осуществляется регуляция дыхательных движений в соответствии с газовым составом внешней среды и потребностью организма в кислороде.

Работа дыхалец регулируется через замыкательные аппараты, которые приводятся в действие одной или двумя мышцами. У саранчи *Schistocerca gregaria* каждое дыхальце, за исключением дыхалец второй пары, обслуживается двумя мышцами (рис. 18). В инспираторных дыхальцах мышцы-замыкатели сокращаются во время выдоха, а мышцы-открыватели — во время вдоха. В экспираторных дыхальцах, наоборот, во время выдоха сокращаются открыватели, а во время вдоха — замыкатели.

Сокращения дыхальцевых мышц вызываются импульсами нервной системы, которые достигают мышечных волокон по возбуждающим аксонам непарного нерва. В некоторых дыхальцах замыкательные аппараты получают двойную иннервацию: помимо возбуждающих аксонов они снабжаются и тормозящими аксонами, которые тоже входят в состав непарного нерва. Импульсы тормозящих аксонов способствуют полному расслаблению мышц. Тормозящая иннервация отсутствует во всех дыхальцах у саранчовых, но имеется в первой паре дыхалец у тараканов.

Количество воздуха, поступающего в трахеи, контролируется путем изменения продолжительности и степени открывания и закрывания дыхалец (рис. 19). В обычных условиях инспираторные дыхальца саранчи *S. gregaria* остаются открытыми в течение фазы вдоха, занимающей только 25—30% от общей продолжительности вентиляционного цикла. Но при увеличении содержания углекислоты в атмосфере до 5% вдох занимает 80—90% времени вентиля-

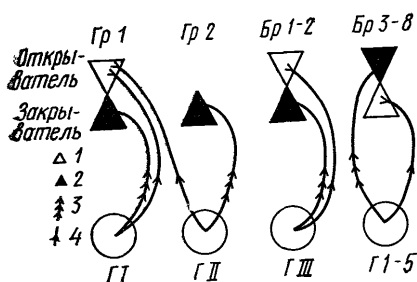


Рис. 18. Схема иннервации мышц, обслуживающих замыкательные аппараты дыхалец у пустынной саранчи *Schistocerca gregaria* (по Miller, 1974): ГI—ГIII — грудные ганглии, ГI—5 — брюшные ганглии, Гр 1 — первое грудное дыхальце, Гр 2 — второе грудное дыхальце, Бр 1—2 — инспираторные брюшные дыхальца, Бр 3—8 — экспираторные брюшные дыхальца; 1 — мышцы, сокращающиеся при вдохе, 2 — мышцы, сокращающиеся при выдохе, 3 — нервы активируемые при выдохе, 4 — нервы, активируемые при вдохе

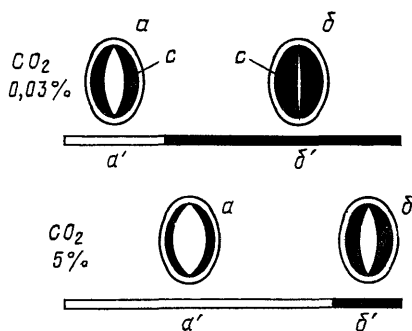


Рис. 19. Изменения работы инспираторного дыхальца во время фазы вдоха (*a, a'*) и выдоха (*б, б'*) в зависимости от содержания углекислоты в атмосфере:
a, б — степень открывания и закрывания дыхальца, *a', б'* — продолжительность открытого и закрытого состояния дыхалец по отношению к общей продолжительности вентиляционного цикла, *с* — створки дыхальца, закрывающие вход в трахею

ционного цикла. Увеличение продолжительности вдоха, сопровождающееся укорочением фазы выдоха, компенсирует эффект повышенного содержания углекислоты и позволяет поддерживать постоянный уровень газообмена. Эта компенсация дополняется сопутствующими изменениями степени открывания и закрывания дыхалец (рис. 19). При низком содержании углекислоты инспираторные дыхальца саранчи открываются не полностью, а закрываются полно и плотно. При высоком содержании углекислоты дыхальца полностью открываются, но закрываются лишь частично. Аналогичные способы контроля за состоянием дыхалец применяются и другими насекомыми.

Регуляция работы дыхалец основана, главным образом, на рефлекторном торможении и возбуждении мышц, обслуживающих замыкательные аппараты. Однако в некоторых дыхальцах помимо этого центрального механизма регуляции действует и периферический механизм, обусловленный блокирующим влиянием углекислоты на нервно-мышечную передачу. Показано, что углекислота в

достаточно высокой концентрации ухудшает переход возбуждения с веточек непарного нерва на мышцу-замыкатель. Частичный блок нервно-мышечной передачи, возникающий под влиянием углекислоты, приводит к неполному закрыванию инспираторных дыхалец во время выдоха, а при полном блоке дыхальца вообще не закрываются. Способность дыхальцевого замыкательного аппарата самостоятельно воспринимать действие углекислоты и реагировать на изменения ее концентрации позволила рассматривать этот аппарат как пример «независимого эффектора». Подобные «независимые эффекторы» осуществляют приспособительные реакции без участия рецепторов и центральной нервной системы.

ТРАХЕОЛЯРНЫЙ КОНТРОЛЬ СНАБЖЕНИЯ ТКАНЕЙ КИСЛОРОДОМ

Регуляторные механизмы дыхания адекватно изменяют количество кислорода, поступающего в трахеи, в зависимости от внешних и внутренних факторов. Однако эти механизмы не в состоянии усилить поступление кислорода из трахей в клетки интенсивно работающих органов. Для этой цели у насекомых используется специальный путь трахеолярного контроля дыхательного обмена.

Количество трахей и трахеол, обслуживающих каждый орган, зависит от его потребностей в кислороде и от содержания этого газа во внешней среде. Если у насекомого перерезать трахейный ствол, обслуживающий определенный участок эпидермиса, то вскоре можно наблюдать миграцию трахеол к участку с нарушенной трахеацией. При этом активную роль играют сами эпидермальные клетки. Захватывая кончики ближайших неповрежденных трахеол цитоплазматическими тяжами, они подтягивают их до себя и восстанавливают нарушенную трахеацию тканей.

Миграцию трахеол и появление новых трахейных веточек можно наблюдать даже у интактных насекомых при пониженном содержании кислорода в среде. Если насекомые длительное время испытывают недостаток кислорода, у них устанавливается новая картина распределения трахеол и трахей. Например, грудные ганглии получают дополнительную трахеацию со стороны брюшка. Следовательно, недостаток кислорода компенсируется усиленным развитием трахейной системы, позволяющей поддерживать дыхательный обмен на таком же высоком уровне, как и при нормальном содержании этого газа.

Рассмотренные выше регуляторные явления связаны с морфологическими изменениями в трахейной системе. Они протекают медленно, обычно в течение нескольких дней. Однако у насекомых наблюдаются и более быстрые физиологические изменения трахеол, которые были установлены и детально изучены Уигглесворсом (Wigglesworth, 1930, 1931). Обычно кончик трахеолы заполнен жидкостью (рис. 20, Л). Наблюдения Уигглесворса показали, что высота столбика этой жидкости определяется потребностями тканей в кислороде. Если мышечная ткань находится в покое, то столбик

жидкости в обслуживающих мышцу трахеолах достаточно длинен (рис. 20,Б). Если же мышца переходит в активное состояние и начинает сокращаться, то столбик жидкости укорачивается, воздух

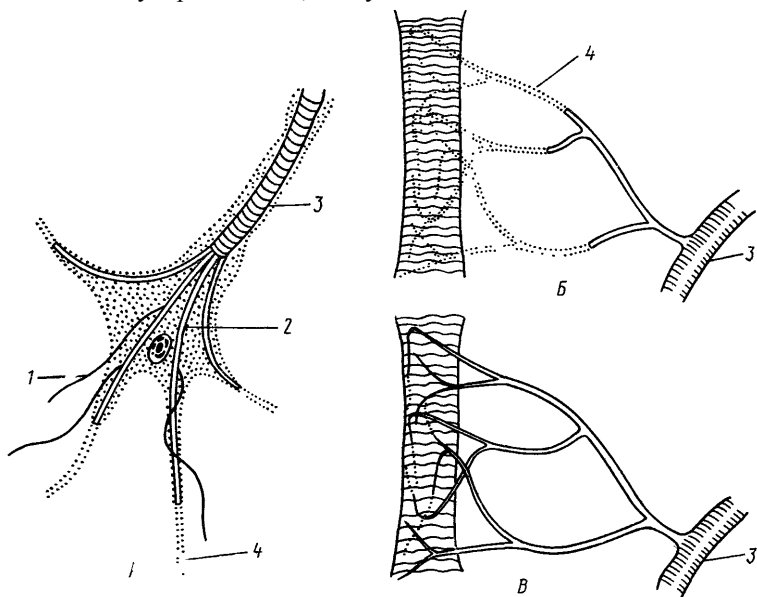


Рис. 20. Движения жидкости в кончиках трахеол у личинок комара *Aedes aegypti* (по Wigglesworth, 1965):

A — кончик трахеи и звездчатая концевая клетка; *B* — трахеолы, обслуживающие мышечное волокно в покое; *B* — трахеолы, обслуживающие работающее мышечное волокно; 1 — тонкая веточка трахеолы, 2 — звездчатая клетка, 3 — трахея, 4 — концевая часть трахеолы, содержащая жидкость

проходит на его место, и снабжение мышечных волокон кислородом улучшается в связи с их возрастающими потребностями (рис. 20, *B*). Этот способ контроля за состоянием трахеол может быть использован не только для удовлетворения повышенных запросов на кислород со стороны интенсивно работающих тканей. Он используется также для компенсации эффектов сниженного содержания кислорода или повышенного содержания углекислоты.

ОБЩИЙ И ОСНОВНОЙ ГАЗООБМЕН

Изучение *общего газообмена* основано на измерении количества поглощаемого кислорода и выделяемой углекислоты. Этот показатель, характеризующий интенсивность дыхания насекомых, изменяется в зависимости от физиологического состояния, стадии развития и экологических условий. Измерение интенсивности дыхания при полном мышечном покое, после питания и при насыщении воздуха водяными парами дает представление об *основном газообмене*, т. е. о том минимальном количестве кислорода, которое необходимо для поддержания жизнедеятельности насекомых. При темпе-

ратуре 25°C высокий уровень основного газообмена отмечается у мух, а наиболее низкий — у тараканов.

Реальные потребности насекомых в кислороде лишь в незначительной степени определяются уровнем основного газообмена. Гораздо больше они зависят от внешних и внутренних факторов, оказывающих сильное влияние на интенсивность дыхания.

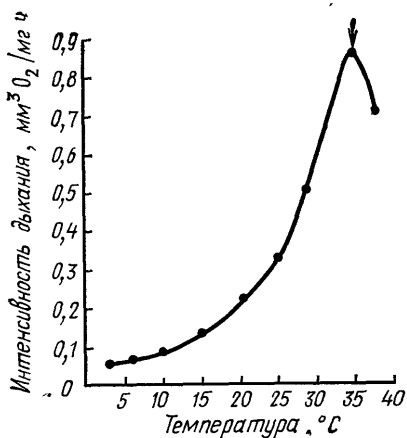


Рис. 21. Влияние температуры на газообмен таракана *Periplaneta americana* (по Richards, 1963)

стрелка — верхняя критическая температура

У всех пойкилотермных животных газообмен зависит от температуры. Как правило, повышение температуры на 10° С увеличивает интенсивность дыхания насекомых в 2—3 раза. Однако при температурах, приближающихся к летальной границе существования для данного вида, наблюдается падение газообмена. У таракана *Periplaneta americana* эта верхняя критическая температура составляет 35° С (рис. 21). Падение газообмена при верхней критической температуре, вероятно, объясняется частичной инактивацией дыхательных ферментов.

Среди других внешних факторов, влияющих на газообмен, следует упомянуть влажность. В условиях пониженной влажности, когда возникает угроза быстрого испарения воды из

организма, насекомые часто закрывают дыхальца. Это приводит к снижению интенсивности дыхания. О зависимости газообмена от содержания дыхательных газов в среде и от мышечной активности насекомых уже говорилось.

Одним из широко используемых показателей общего газообмена является *дыхательный коэффициент (RQ)* — отношение количества выделенной углекислоты (V_{CO_2}) к количеству поглощенного кислорода (V_{O_2}):

$$RQ = V_{CO_2} / V_{O_2}$$

Вычисление *RQ* позволяет установить, какие субстраты используются для окисления во время дыхания насекомых. При полном окислении углеводов *RQ* равен 1, белков—0,78—0,82 и жиров—0,7. Обычно каждый вид насекомых характеризуется определенными значениями *RQ*, отвечающими химическому составу основной пищи. У полифагов, способных питаться разными продуктами, *RQ* изменяется при изменении пищевого рациона. Так, у тараканов при питании крахмалом *RQ* равен 1,01—1,07, а при питании жирами—0,78—0,83. Во время голодания тараканов *RQ* понижается до 0,65—0,85, что соответствует преимущественному окислению резервных

жиров, накопленных во время активного питания. Жиры служат главными источниками энергии дыхания также у куколок и яиц, т. е. на тех стадиях, когда насекомые не питаются и используют только запасные питательные вещества. RQ нередко изменяется в процессе метаморфоза. Эти изменения особенно хорошо выражены в тех случаях, когда переход от личинки к имаго сопровождается сменой пищевого рациона.

У гусениц RQ колеблется от 0,8 до 1, а у бабочек он близок к 0,7, даже если они питаются только углеводной пищей. Очевидно, в организме бабочки углеводы первоначально превращаются в жиры и лишь после этого используются в качестве источника энергии при полете и развитии гонад. У покоящихся бабочек, накормленных глюкозой, в течение нескольких часов после питания RQ поддерживается на высоком уровне, равном 1,4—1,5. Вероятно, в это время в организме бабочки происходит усиленный синтез жиров. В результате синтеза освобождается кислород, который может быть использован для дыхания. Поэтому часть углекислоты выделяется без соответствующего поглощения кислорода, и RQ превышает 1. Однако если бабочку сразу после питания заставить летать то RQ у нее снижается до 0,73. Очевидно, бабочка при полете неспособна использовать только что поглощенные углеводы, она должна сначала превратить их в жиры, которые служат источником энергии для крыловых мышц. Интересно, что крыловые мышцы у большинства мух в качестве источника энергии используют только углеводы, а у мухи це-це *Glossina palpalis* — углеводы и аминокислоты.

ИЗМЕНЕНИЯ ГАЗООБМЕНА ПРИ РАЗВИТИИ И ДИАПАУЗЕ НАСЕКОМЫХ

Развитие яиц сопровождается значительным возрастанием газообмена, достигающим максимальных значений при вылуплении личинки (рис. 22, 1). В зимующих яйцах, когда развитие останавливается и наступает эмбриональная диапауза, интенсивность дыха-

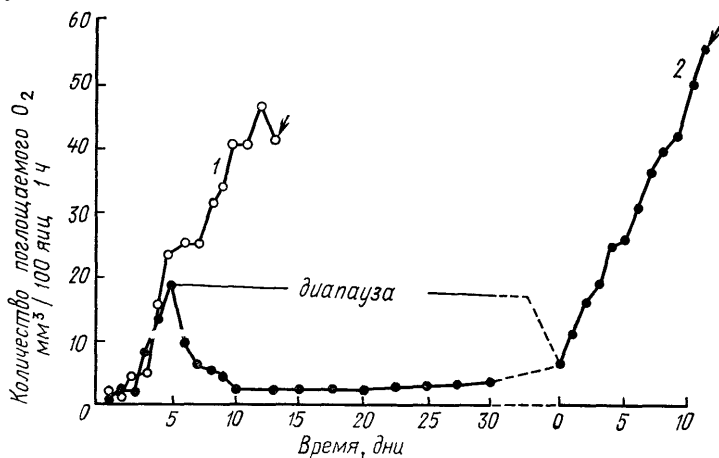


Рис. 22. Изменения газообмена при развитии и диапаузе яиц у сверчков (по Rakshpal, 1962):

1 — яйца сверчка *Gryllus veletis*, не имеющие эмбриональной диапаузы, 2 — яйца сверчка *G. pennsylvanicus*, имеющие эмбриональную диапаузу, стрелки — время вылупления личинок

ния резко падает и стабилизируется на минимальном уровне (рис. 22, 2). После прекращения диапаузы наблюдается такое же возрастание газообмена, как и в развивающихся яйцах.

Во время *развития личинок* у всех насекомых наблюдаются периодические изменения газообмена в каждом личиночном возрасте. Как правило, после линьки, отделяющей один возраст от другого, интенсивность дыхания падает, а в период подготовки к новой линьке газообмен вновь повышается. Поэтому изменения интенсив-

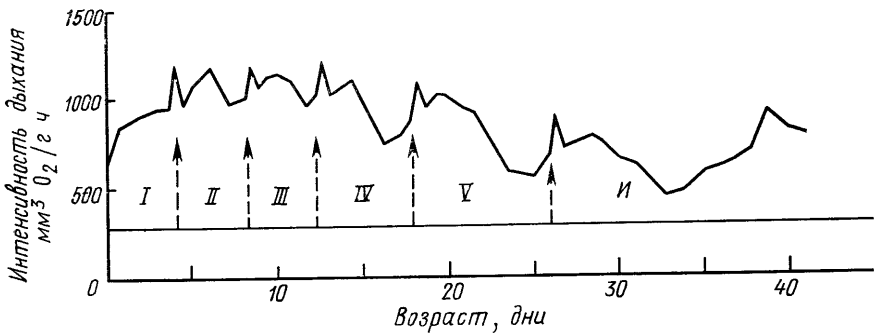


Рис. 23. Изменения газообмена при постэмбриональном развитии клопа *Pyrrhocoris apterus* (по Slama, 1960):

I—V — личиночные возраста, И — имаго; вертикальные стрелки обозначают линьки

ности дыхания при постэмбриональном развитии насекомых выглядят на графике как серии осцилляции, максимумы которых приходятся на периоды линек (рис. 23). Если в каком-нибудь возрасте наступает личиночная диапауза, то газообмен личинки заметно снижается на весь период диапаузы. Например, у личинок хлебного пилильщика *Cephus cinctus* при наступлении диапаузы количество потребляемого кислорода снижается в 15—25 раз — с $0,75 \text{ мм}^3 \text{ O}_2$ на 1 мг массы личинки за 1 ч до $0,03—0,05 \text{ мм}^3$.

У насекомых, претерпевающих полный метаморфоз, *развитие куколки* характеризуется U-образной кривой изменений газообмена: максимальное в момент окукливания потребление кислорода вначале падает, а затем вновь повышается (рис. 24, 1). Подобные изменения интенсивности дыхания, видимо, свойственны всем типам куколок. Полагают, что начальное падение газообмена отражает процессы гистолиза личиночных тканей, а его последующее повышение связано с гистогенезом и дифференцировкой имагинальных тканей, требующих больших затрат энергии. Во время куколочной диапаузы дыхание стабилизируется на минимальном уровне, соответствующем основанию U-образной кривой газообмена (рис. 24, 2). Возрастание интенсивности дыхания наблюдается только после реактивации, т. е. когда диапауза прекращается и возобновляется метаморфоз.

У *имаго* процессы развития, которые существенно отражаются на общем газообмене, связаны с созреванием яичников и яйцекле-

ток. Поэтому у самцов происходит лишь постепенное снижение интенсивности дыхания по мере старения, а у самок отмечаются периодические изменения газообмена, протекающие синхронно с откладкой яиц. Так, у самок клопа-солдатика *Pyrrhocoris apterus*

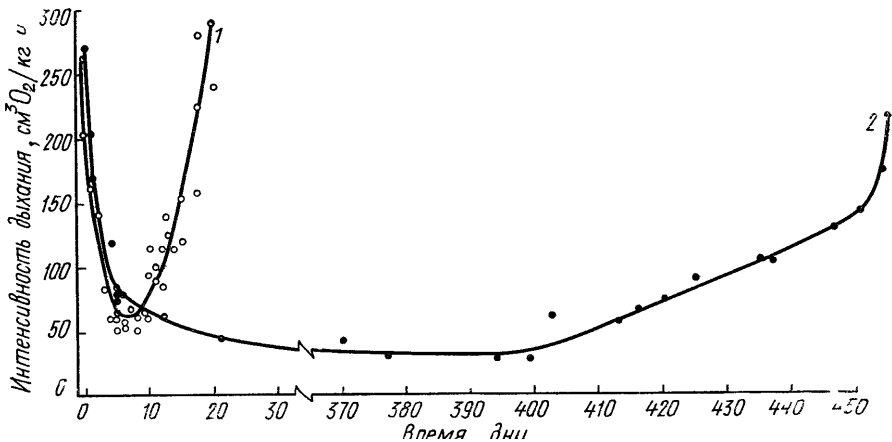


Рис. 24. Изменения газообмена при развитии и диапаузе куколок бражника *Deilephila euphorbiae* (по Heller, 1926):

1 — куколки, развивающиеся без диапаузы, 2 — диапаузирующие куколки

при созревании яиц в яичниках интенсивность дыхания вначале возрастает, а затем снижается, достигая минимума за день до яйцекладки. В течение жизни самки этот цикл изменений газообмена повторяется и каждый раз завершается откладкой очередной партии яиц. Во время имагинальной диапаузы развитие яйцеклеток прекращается, а газообмен у самок поддерживается на стабильном низком уровне, примерно совпадающем с уровнем газообмена у недиапазирующих самцов. После реактивации способность насекомых к размножению восстанавливается и тогда вновь проявляются периодические изменения газообмена, связанные с яйцекладками.

ПРОМЕЖУТОЧНЫЙ ДЫХАТЕЛЬНЫЙ ОБМЕН И ОСВОБОЖДЕНИЕ ЭНЕРГИИ

Конечной целью дыхания является окисление органических соединений, сопровождающееся освобождением энергии. Биологическое окисление представляет собой многоступенчатый процесс: оно охватывает ряд этапов, объединяемых под общим названием *реакций энергетического обмена*. Органические вещества, поставляющие энергию, называются *энергетическими субстратами*. В животных клетках поставщиками энергии могут быть углеводы, жирные кислоты, аминокислоты и некоторые другие органические соединения, но основной энергетический субстрат — глюкоза. Поэтому особен-

ности энергетического обмена у насекомых рассматриваются ниже на примере расщепления глюкозы.

Существует два основных пути освобождения энергии в организме животного: 1) анаэробный распад углеводов — *гликолиз*, 2) аэробный распад энергетического субстрата — *окислительное фосфорилирование*. В обоих случаях происходит окисление восстановленного субстрата AH_2 с отщеплением водорода и с переносом его на акцептор B : $AH_2 + B \leftrightarrow A + BH_2$. Ферменты, которые осуществляют эту реакцию, называются *дегидрогеназами*. Они отщепляют 2 электрона и 2 протона от каждой молекулы окисляемого субстрата (AH_2), но для биологического окисления наиболее существенным является отщепление электронов. Поэтому систему реакций энергетического обмена принято рассматривать как систему транспортирования электронов.

Среди коферментов, принимающих участие в окислении энергетического субстрата, особенно важную роль играет никотинамидадениндинуклеотид (НАД). В состав этого кофермента входит витамин никотинамид, который насекомые не могут синтезировать и получают с пищей в готовом виде. В ходе реакций энергетического обмена НАД вначале принимает водород от окисляемого субстрата и переходит в восстановленную форму $НАД \cdot H_2$, а затем, отдавая атомы водорода другому акцептору, вновь окисляется.

При гликолизе конечными акцепторами электронов являются различные вещества, кроме молекулярного кислорода. При окислительном фосфорилировании электроны переносятся на молекулярный кислород, поглощаемый при дыхании и активируемый ферментами — *оксидазами*. Поэтому цикл реакций окислительного фосфорилирования может рассматриваться как промежуточный дыхательный обмен, а дегидрогеназы и оксидазы, осуществляющие эти реакции, служат дыхательными ферментами.

При гликолизе и окислительном фосфорилировании освобождаемая энергия запасается главным образом в макроэргических связях аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ). Это соединение является важнейшим аккумулятором и переносчиком энергии в организме любого животного. Энергия АТФ используется в процессах биосинтеза, для выполнения механической работы, в процессах накопления веществ, их активного переноса, проведения нервных импульсов и биолюминесценции.

Анаэробный распад углеводов у позвоночных приводит к преимущественному накоплению молочной кислоты. Суммарная реакция превращения глюкозы в молочную кислоту выражается уравнением: $C_6H_{12}O_6 = 2 C_3H_6O_3$.

На самом деле этот процесс протекает гораздо сложнее. Он включает 12 промежуточных реакций, в ходе которых затрачивается энергия 2 молекул АТФ и вновь синтезируются 4 такие молекулы. Следовательно, энергетическая эффективность гликолиза соответствует синтезу 2 молекул АТФ.

В результате анаэробного распада глюкозы у насекомых могут накапливаться различные соединения. В прыгательных мыш-

цах прямокрылых и в гомогенатах, полученных из целых личинок двукрылых, основным продуктом гликолиза является молочная кислота. Однако в крыловых мышцах многих насекомых и в мышцах ног перепончатокрылых при гликолизе образуются примерно в одинаковых количествах пирувиноградная кислота и α -глицерофосфат. Оба соединения являются обычными промежуточными про-

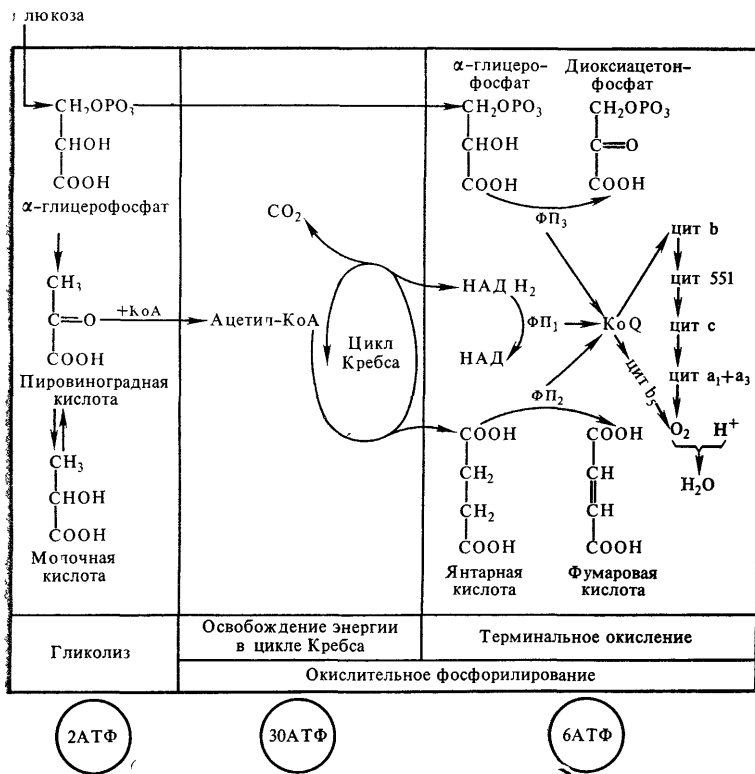


Рис. 25. Схема энергетического обмена:

КоА — коэнзим А, КоQ — коэнзим Q, $\text{НАД} \cdot \text{H}_2$ и НАД — восстановленный и окисленный никотинамидадениндинуклеотид, ФП_{1-3} — флавопротеиновые ферменты (ФП_1 — НАД дегидрогеназа, ФП_2 — сукцинатдегидрогеназа, ФП_3 — α -глицерофосфатдегидрогеназа), цит — цитохромы

дуктами тех реакций гликолиза, которые при своем завершении дают молочную кислоту. Следовательно, у насекомых гликолиз либо проходит все этапы, ведущие к образованию молочной кислоты, либо останавливается на одном из промежуточных этапов (рис. 25).

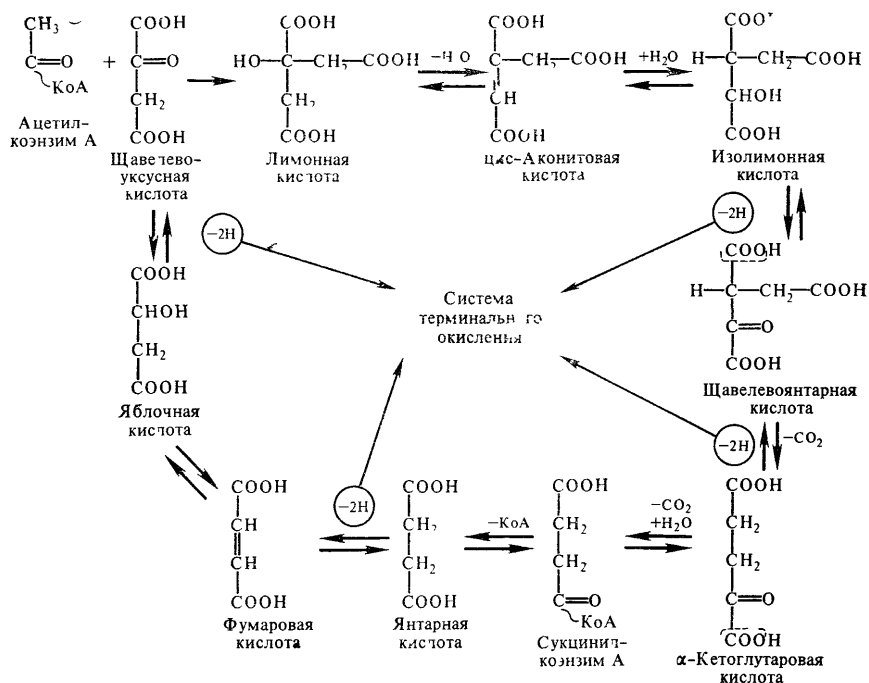
Продукты, образующиеся на каждом этапе гликолиза, вовлекаются в аэробные процессы окислительного фосфорилирования при участии соответствующих ферментов — дегидрогеназ. Как правило, крыловые мышцы насекомых характеризуются высокой активностью α -глицерофосфатдегидрогеназы и низкой активностью дегидрогеназы молочной кислоты. Следовательно, в крыловой мускула-

туре, способной к частым ритмическим сокращениям, гликолиз завершается на ранних его этапах, а продукты гликолиза быстро вовлекаются в энергетически выгодные процессы аэробного окислительного фосфорилирования. В более медленных мышечных тканях высока активность дегидрогеназы молочной кислоты и гликолиз продолжается до последних его этапов.

В отличие от процессов гликолиза, которые протекают в цитоплазме, аэробные процессы окислительного фосфорилирования сосредоточены главным образом в митохондриях. Следовательно, митохондрии являются энергетическими резервуарами живых клеток. В мышцах насекомых эти клеточные органеллы раньше были известны как «саркосомы», пока Ватанабе и Вильямс (Watanabe, Williams, 1951) не доказали их идентичность митохондриям позвоночных.

Основной способ включения продуктов гликолиза в аэробный окислительный обмен связан с переносом ацетильной группы ($\text{CH}_3\text{CO}-$) от пировиноградной кислоты на КоА. Клетки насекомых легко переводят молочную кислоту в пировиноградную, поэтому такой способ утилизации продуктов гликолиза пригоден для обеих кислот. Но α -глицерофосфат включается в окислительное фосфорилирование «окольным путем», без участия КоА (рис. 25).

От ацетилкоэнзима А ацетильная группа передается для последующего окисления в цикл реакций, известный под названием цикла лимонной кислоты, или цикла Кребса:

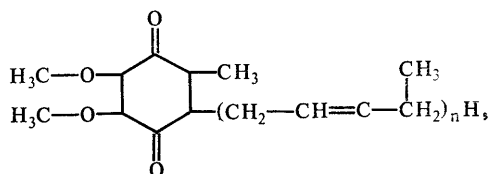


Конечным итогом этого цикла является отщепление всех атомов водорода от окисляемой ацетильной группы и выделение двух молекул углекислоты, составляющей первый продукт дыхания. Отщепляемые электроны в дальнейшем используются для восстановления ферментов, подключенных к системе терминального окисления в митохондриях.

В итоге реакций терминального окисления водород соединяется с молекулярным кислородом, поглощаемым при дыхании насекомых, и получается второй продукт дыхания — вода.

В роли основных поставщиков электронов для реакций терминального окисления выступают флавопротеиновые ферменты, у которых небелковая (простетическая) группа представлена рибофлавином. Подобно никотинамиду рибофлавин принадлежит к числу витаминов, не синтезируемых насекомыми.

В митохондриях содержится большое число разных флавопротеиновых ферментов. Все они имеют одинаковую простетическую группу, но различаются по структуре белков, связанных с этой группой. Наиболее важными флавопротеиновыми ферментами являются НАД-дегидрогеназа, получающая электроны от НАД·Н₂, сукцинатдегидрогеназа — от янтарной кислоты при ее окислении в фумаровую, и α-глицерофосфатдегидрогеназа — от α-глицерофосфата при его окислении до диоксиацетонфосфата. Все три фермента передают отщепляемые электроны на железосодержащие ферменты — цитохромы. Передача электронов от флавопротеиновых ферментов на цитохромы осуществляется через КоQ (рис. 25). Этот коэнзим принадлежит к небелковым соединениям, относящимся к группе хинонов. Он имеет следующую структурную формулу:



где n изменяется от 6 до 10. У насекомых значение n в боковой цепи КоQ равно 9 или 10.

Цитохромы завершают цепь реакций терминального окисления и передают электроны на молекулярный кислород (рис. 25). Эти ферменты впервые были обнаружены Кейлином (Keilin, 1925) в грудных мышцах пчел и бабочек. Вначале предполагалось, что существует только 3 разных цитохрома, которые были обозначены латинскими буквами — *a*, *b* и *c*. Впоследствии были найдены и другие цитохромы; к настоящему времени из различных источников выделено более 20 ферментов этого ряда. Цитохромы являются внутриклеточными пигментами и различаются по спектрам поглощения видимого света.

Каждый цитохром представляет соединение простетической группы (гема) и белкового носителя этой группы. Центральное

место в простетической группе занимает атом железа, способный к обратимому изменению валентности при окислении и восстановлении цитохрома ($\text{Fe}^{2+} \leftrightarrow \text{Fe}^{3+}$). Различия между отдельными цитохромами связаны в основном со строением их белковых компонентов. Например, цитохром *c*, выделенный из крыловых мышц айлантового шелкопряда *Philosamia cynthia* имеет молекулярную массу 12500. Этот фермент изучен лучше других цитохромов. Установлено, что его белковый компонент состоит из 108 остатков аминокислот, причем простетическая группа присоединяется к белку между 18-м и 21-м остатками цистина. У цитохрома *b*, также выделенного из крыловых мышц бабочек, молекулярная масса белкового компонента равна 23000.

Для нормального функционирования дыхательной цепи в митохондриях необходимо присутствие нескольких цитохромов. Начальным акцептором электронов от КоQ является цитохром *b*. От него электроны принимаются цитохромом 551 и передаются на цитохром *c*. Комплекс двух цитохромов ($a+a_3$) принимает электроны от цитохрома *c* и реагирует с молекулярным кислородом (рис. 25). Цитохром b_5 образует боковое ответвление в цепи дыхательных ферментов: он без участия других посредников переносит электроны от КоQ на молекулярный кислород. Такая прямая транспортировка электронов осуществляется не в митохондриях, а в других внутриклеточных тельцах — микросомах, в которых только и присутствует цитохром b_5 . Обычно перенос электронов через цитохром b_5 имеет второстепенное значение в энергетическом обмене насекомых, но его роль значительно возрастает во время диапаузы яиц и куколок (см. с. 53).

Все реакции окислительного фосфорилирования сопряжены с освобождением энергии и ее запасанием в макроэргических связях АТФ. При распаде одной молекулы пировиноградной кислоты в цикле Кребса синтезируются 15 молекул АТФ. Но так как одна молекула глюкозы в процессе гликолиза дает 2 молекулы пировиноградной кислоты, то, очевидно, полный цикл Кребса при распаде одной гексозной молекулы приводит к синтезу 30 молекул АТФ. К этим 30 молекулам следует добавить 2 молекулы, образующиеся при гликолизе, и 6 молекул, синтезированных при транспорте электронов в реакциях терминального окисления (рис. 25). Установлено, что в цепи цитохромных ферментов синтезируются 3 молекулы АТФ. Синтез первой молекулы осуществляется на участке между флавопротеиновым ферментом и КоQ, вторая молекула синтезируется между цитохромами *b* и *c*, а третья — где-то на участке между цитохромом *c* и молекулярным кислородом. Следовательно, в процессе аэробного распада одной молекулы глюкозы образуется 38 молекул АТФ, тогда как при анаэробных реакциях гликолиза их возникает только 2. Сопоставление этих цифр показывает, насколько высока энергетическая эффективность промежуточного дыхательного обмена, сопряженного с окислительным фосфорилированием.

Регуляция энергетического обмена у насекомых осуществляется на уровне клетки и целого организма. Клеточная регуляция может основываться на изменениях концентрации различных веществ в цитоплазме и митохондриях. Например, скорость гликолиза в грудных мышцах тараканов лимитируется содержанием неорганического фосфора. При окислительном фосфорилировании ферменты, содержащиеся в митохондриях, могут стимулироваться «извне», со стороны цитоплазмы. В грудных мышцах мух в присутствии цитоплазматических фракций интенсивность аэробного распада углеводов в митохондриях увеличивается в 10—20 раз. Организменная регуляция энергетического обмена основывается на зависимости метаболических процессов от гормональных влияний.

ИЗМЕНЕНИЯ ПРОМЕЖУТОЧНОГО ДЫХАТЕЛЬНОГО ОБМЕНА ПРИ РАЗВИТИИ И ДИАПАУЗЕ НАСЕКОМЫХ

В процессе развития насекомых изменения активности дыхательных ферментов в основном коррелируют с изменениями общего газообмена (см. с. 49). Так, при развитии куколки домашней мухи *Musca domestica* активность флавопротеиновых ферментов изменяется по типу U-образной кривой газообмена, характерной для куколочной стадии (рис. 26). Активность цитохромов испытывает аналогичные изменения в ходе развития куколок. Показано, что в гомогенатах тканей у *M. domestica* активность цитохрома *c* уменьшается в первые два дня куколочного развития, а потом она постепенно возрастает вплоть до вылета имаго.

При наступлении диапаузы активность дыхательных ферментов тоже подвержена сильным изменениям. В большинстве случаев диапауза сопровождается глубоким торможением ферментов, участвующих в окислительном фосфорилировании. По данным Штегви (Stegwee, 1964) во время имагинальной диапаузы колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* дыхательная активность митохондрий в крыловой мускулатуре составляет лишь 5% от их активности у размножающихся жуков. Это снижение активности митохондриальных ферментов связано с ярко выраженной дегенерацией крыловых мышц. В ряде случаев при наступлении диапаузы отмечается не только подавление ферментов, ответственных за аэробное окисление энергетических субстратов, но и повышение активности ферментов, участвующих в анаэробном распаде углеводов. По мнению Р. С. Ушатинской (1973)

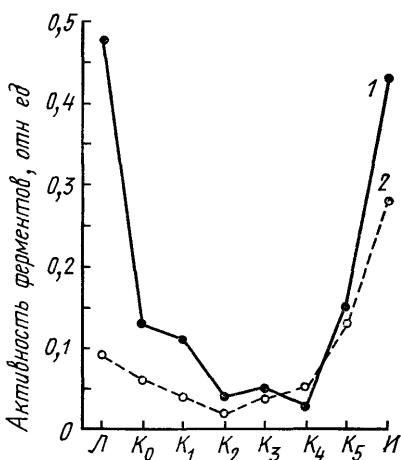


Рис. 26. Изменения активности α-глицерофосфатдегидрогеназы (1) и сукцинатдегидрогеназы (2) при развитии куколок комнатной мухи *Musca domestica* (по Ludwig, Barsa, 1959):

Л — личинка. K₀—K₅ — куколки по дням развития, И — имаго

преобладание гликолитических (анаэробных) процессов над аэробными процессами биологического окисления составляет характерную особенность состояния диапаузы.

Система терминального окисления энергетического субстрата изменяется во время эмбриональной и куколочной диапаузы. Показателем этих изменений является низкая чувствительность дыхания диапаузирующих яиц и куколок к окиси углерода (СО) и цианидам. Эти яды нарушают обычную цепь переноса электронов с цитохромов $a+a_3$ на молекулярный кислород. Было показано, что у диапаузирующих куколок шелкопряда *Hyalophora cecropia* во многих тканях цитохромы b и c полностью исчезают, а содержание цитохромов $a+a_3$ резко снижается. Следовательно, перенос электронов от цитохрома b через цитохромы c и $a+a_3$ к кислороду становится невозможным. В данном случае электроны транспортируются через цитохром b_5 , который не инактивируется окисью углерода или цианидами и может самостоятельно реагировать с молекулярным кислородом (см. рис. 25).

У диапаузирующей куколки *H. cecropia* цитохром b_5 осуществляет терминальное окисление субстрата в клетках кишечника, жировом теле, гонадах, эпидермальных клетках и мышцах сердца, а в скелетной мускулатуре брюшка продолжает функционировать обычный набор цитохромов. В то же время цитохромы $a+a_3$, b и c образуют основную дыхательную цепь во всех типах тканей у гусениц, а также у реактивированных куколок и имаго. При этом наряду с классическим набором митохондриальных цитохромов иногда встречается и микросомальный цитохром b_5 , но его роль в промежуточном дыхательном обмене у недиапаузирующих насекомых крайне невелика. После прекращения куколочной диапаузы переход на обычный путь терминального окисления происходит в результате восстановления высокой активности цитохромов b , c и $a+a_3$. Этот переход обусловливается изменениями в эндокринной системе, вызывающими начало развития у реактивированных куколок.

Глава третья

ПИТАНИЕ И ПИЩЕВАРЕНИЕ

СТРОЕНИЕ И ОСНОВНЫЕ ОТДЕЛЫ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА

Во всем животном царстве нет другой такой группы, которая отличалась бы столь же широким разнообразием пищевых режимов, как насекомые. Практически все возможные продукты растительного и животного происхождения используются ими в пищу. Среди насекомых много сапрофагов, фитофагов, хищников, кровососов, паразитов и видов, питающихся необычными продуктами — навозом, шерстью, рогом, перьями, воском, древесиной или фильтровальной бумагой.

Даже при одинаковом источнике пищи способы питания насекомых тоже могут быть различными. Одни насекомые питаются твердыми веществами, другие поглощают жидкости, а третьи потребляют твердые частицы пищи, взвешенные в жидкостях.

Широкое разнообразие пищевых режимов и способов питания, свойственных насекомым, обуславливают значительные вариации в строении ротовых аппаратов. Грызущий ротовой аппарат прямокрылых, колющие хоботки двукрылых и клопов, сосущий хоботок

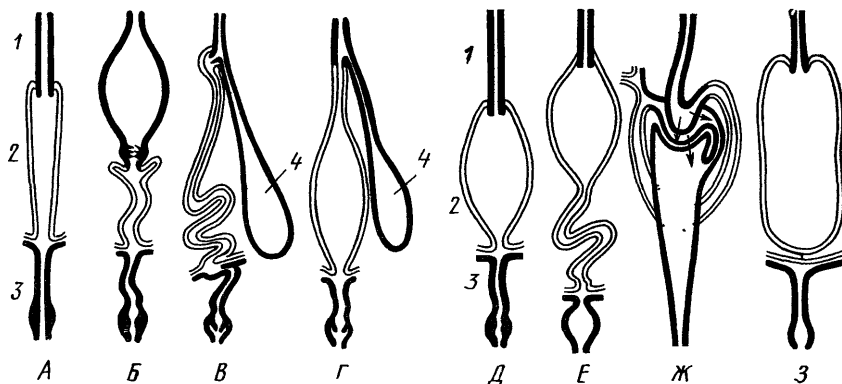


Рис. 27. Схема нескольких типов пищеварительного тракта, характерных для разных групп насекомых (по Wigglesworth, 1967):

А — примитивные насекомые и многие личинки, *Б* — прямокрылые, стрекозы перепончатокрылые и многие жесткокрылые, *В* — высшие короткоусые двукрылые, *Г* — чешуекрылые, *Д* — вши и блохи, *Е* — многие полужесткокрылые, *Ж* — кокциды, *З* — личинки общественных перепончатокрылых, а также муравьиного льва *Myrmeleon* и других сетчатокрылых, 1 — передняя кишка, 2 — средняя кишка, 3 — задняя кишка, 4 — пищевой резервуар, стрелки — пути транспорта воды через фильтрационную камеру

бабочек могут служить примерами, наглядно иллюстрирующими крайние варианты в функциональной организации ротовых органов.

Способ питания и пищевой режим меньше отражаются на строении пищеварительного тракта, чем на ротовом аппарате. У всех питающихся насекомых в составе пищеварительной системы можно выделить три основных отдела — переднюю, среднюю и заднюю кишки (рис. 27). Стенки всех отделов кишечника состоят из эпителия, образованного одним слоем столбчатых, кубических или пластинчатых клеток. Снаружи вокруг эпителиальных клеток располагаются продольные и кольцевые мышечные волокна, сокращения которых обеспечивают продвижение пищи по кишечнику. При эмбриональном развитии передняя и задняя кишки образуются в виде впячиваний эктодермы, поэтому их эпителиальные клетки несут на свободной поверхности кутикулярную выстилку. Средняя кишка имеет энтодермальное происхождение и лишена такой выстилки.

В генерализованном типе кишечника, свойственном, например, тараканам, в состав *передней кишки* входят: ротовая полость,

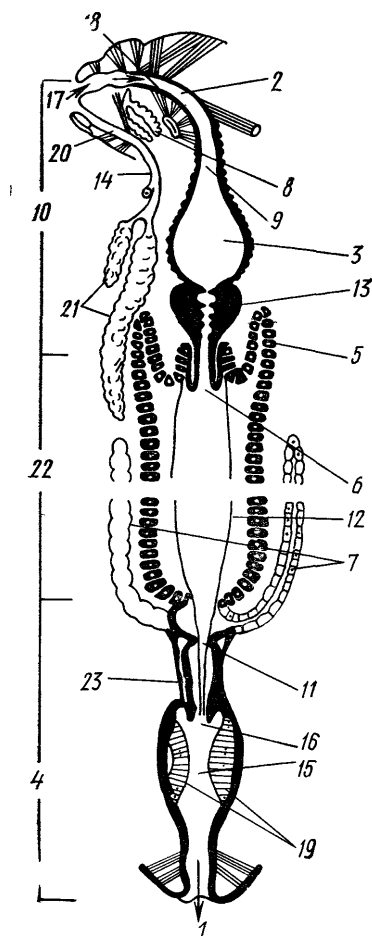


Рис. 28. Схема кишечника насекомых (по Weber 1966)

1 — анальное отверстие, 2 — глотка 3 — зуб, 4 — задняя кишка, 5 — крипты, 6 — кардиальный клапан, 7 — мальпигиевы сосуды, 8 — мандибулярная слюнная железа, 9 — пищевод, 10 — передняя кишка, 11 — пилорический клапан, 12 — перитрофическая мембрана, 13 — проventрикулус, 14 — проток слюнной железы, 15 — прямая кишка, 16 — ректальный клапан, 17 — ротовое отверстие, 18 — ротовая полость, 19 — ректальные сосочки, 20 — саливариум, 21 — слюнная железа, 22 — средняя кишка, 23 — тонкая кишка

глотка, пищевод, зуб и мышечный желудок — проventрикулус (рис. 28). С ротовыми органами и ротовой полостью связаны слюнные железы.

Глотка и пищевод обеспечивают проглатывание пищи и ее прохождение в зуб. У насекомых, питающихся жидкой пищей, к стенкам глотки прикрепляются мощные мышцы, образующие глоточный насос. Зуб может служить местом хранения пищи и начального ее переваривания, которое осуществляется ферментами, проникающими сюда из средней кишки. Среди двукрылых и чешуекрылых зуб найден только на личиночных стадиях, а у имаго его функцию выполняет пищевой резервуар, который возникает как слепое выпячивание пищевода (рис. 27, В, Г). У кровососущих двукрылых пищевой резервуар служит местом временного хранения поглощаемой воды или растительных соков, а кровь не заходит в него и непосредственно проникает в среднюю кишку.

заходит в него и непосредственно проникает в среднюю кишку.

Провентрикулус снабжен сильными мышцами и выстлан изнутри толстой кутикулой с выступающими на ней роговидными отростками, острыми зубцами и толстыми перистыми щетинками. Этот участок передней кишки служит либо для перетирания твердой пищи (у прямокрылых, тараканов, жуков и др.), либо для фильтрации жидкостей (у пчел).

Средняя кишка отделена от передней кардиальным клапаном — складкой, свисающей в полость кишечника (см. рис. 28). В простейшем случае средняя кишка имеет вид прямой трубки, не разделенной на вторичные отделы (см. рис. 27, А). Однако у многих насекомых она удлинена и поэтому образует изгибы (см. рис. 27, Б, В, Е), или, наоборот, укорочена и превращена в мешкообразный орган (см. рис. 27, Е, З). Для средней кишки характерно образование длинных пилорических придатков или коротких пальцевидных выростов (крипт), которые служат и для увеличения всасывающей

поверхности кишечника, и как вместилища симбиотических микроорганизмов. У медоносной пчелы (*Apis mellifera*) увеличение поверхности средней кишки достигается путем образования кольцевых складок. У полужесткокрылых средняя кишка нередко дифференцируется на несколько хорошо обособленных вторичных отделов, которые различаются по внешнему строению и цитологическим картинам эпителиальных клеток (рис. 29).

У многих насекомых пища, поступающая в среднюю кишку, обволакивается тонкой и прозрачной пленкой — *перитрофической*

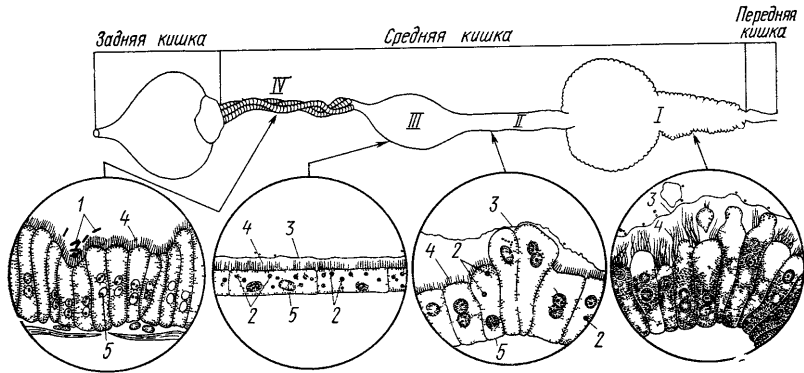


Рис. 29. Кишечник и эпителиальные клетки средней кишки вредной черепашки *Eurygaster integiceps* (по О. М. Бочаровой-Месснер, 1959):
 I—IV — вторичные отделы средней кишки (в кружках — эпителиальные клетки), 1 — симбиотические бактерии, 2 — капельки резервных жиров, 3 — перитрофическая оболочка, 4 — рабдориум, 5 — ядро

оболочкой. Основная часть ее состоит из белков и хитина, по всей вероятности тесно связанного с белками. В большинстве отрядов насекомых перитрофическая оболочка образуется только во время питания и в ее формировании участвуют все клетки средней кишки. Однако у высших двукрылых из группы круглошовных (*Cyclorhapha*) она продуцируется эпителиальными клетками, расположенными вблизи кардиального клапана.

Так как в кишечнике насекомых нет желез, выделяющих слизь, перитрофическая оболочка защищает от ранений нежную эпителиальную стенку средней кишки при движении твердой пищи. Поэтому все насекомые, питающиеся твердой грубой пищей, имеют хорошо развитую перитрофическую оболочку. Однако она служит не только для защиты кишечника от механических повреждений. Обладая строгой избирательной проницаемостью, она регулирует поступление продуктов переваривания пищи к клеткам средней кишки. Показано, что у высших мух перитрофическая оболочка легко пропускает воду, минеральные соли, аминокислоты, дипептиды, моносахариды, некоторые дисахариды, но задерживает более крупные молекулы пептонов, белков, многих олигосахаридов и всех полисахаридов. Избирательная проницаемость перитрофической обо-

лочки оправдывает ее присутствие в пищеварительном тракте некоторых насекомых, питающихся жидкостями. Известно, например, что перитрофическая оболочка имеется у кровососущих самок двукрылых, цикадки *Cicadella viridis* и даже некоторых бабочек, хотя в кишечники этих насекомых никогда не попадают твердые частицы, способные повредить эпителиальные клетки. Отсутствие перитрофической оболочки характерно для хищных жуков, имеющих внекишечное пищеварение, для насекомых, питающихся цветочным нектаром и падью, а также для афагов.

Задняя кишка отделена от средней клапаном, расположенным в том участке кишечника, где в него открываются органы выделения — мальпигиевы сосуды (см. рис. 27, 28). У личинок пчел и других общественных перепончатокрылых задняя кишка отчленена от других отделов кишечника (см. рис. 27, 3). Их соединение происходит во время развития куколки и, таким образом, у всех взрослых перепончатокрылых восстанавливается непрерывность пищеварительного тракта (см. рис. 27, Б). У большинства насекомых задняя кишка подразделяется на тонкую и прямую кишки, между которыми находится *ректальный клапан* (см. рис. 28). Степень обособления этих вторичных отделов неодинакова в разных таксономических группах. Тонкая кишка, например, не выражена у клопов многих семейств (см. рис. 27, Е; 29). Иногда задняя кишка образует массивные выросты, в которых поселяются микроорганизмы, переваривающие клетчатку.

Строение пищеварительного тракта насекомых в основном соответствует типу кишечника, свойственному каждой таксономической группе. Но способ питания и пищевой режим тоже накладывают отпечаток на морфологию органов пищеварения. У фитофагов и хищных насекомых кишечник, как правило, простой, относительно короткий, без пилорических придатков, крипт или слепых отростков. Сапрофаги питаются трудно усвояемой пищей, поэтому кишечник у них удлинённый, снабжен слепыми выростами, пилорическими придатками и криптами. Приспособление к питанию древесиной сопровождается конвергентными морфологическими адаптациями пищеварительной системы даже в далеких таксономических группах насекомых. Например, благодаря использованию почти одинаковых трофических ниш развились сходные видоизменения кишечника у питающихся гнилой древесиной личинок комаров-долгоножек и пластинчатоусых жуков.

Одна из самых замечательных приспособительных модификаций в строении кишечника насекомых связана с образованием *фильтрационной камеры* у кокцид и некоторых цикадок. В типичном случае эта камера возникает на основе плотного срастания начального участка кишечника с задней кишкой (см. рис. 27, Ж). Кокциды и цикадовые питаются растительными соками, т. е. пищей, содержащей большое количество воды. Поглощаемая насекомыми вода попадает в переднюю кишку и диффундирует сквозь стенки фильтрационной камеры в задний отдел кишечника. В то же время освобожденные от воды питательные продукты, подлежащие

всасыванию, в концентрированном виде проходят через среднюю кишку. В отряде равнокрылых (Homoptera), к которому относятся кокциды и цикадовые, существуют и другие варианты фильтрационных камер.

СЛЮННЫЕ ЖЕЛЕЗЫ И ИХ ФУНКЦИИ

Все придатки ротового аппарата насекомых — мандибулы, максиллы и нижняя губа — имеют связанные с ними железы, которые соответственно называют *мандибулярными*, *максиллярными* и *лабиальными*. Если эти железы принимают участие в питании и пищеварении, то их называют *слюнными*. Чаще всего в качестве слюнных функционируют лабиальные железы, а другие железы челюстей выполняют функции, не имеющие отношения к пищеварению. Однако у гусениц лабиальные железы превращаются в шелкоотделительные органы, и функции слюнных желез выполняются мандибулярными железами. На имагинальной стадии чешуекрылых мандибулярные железы исчезают, а шелкоотделительные перестраиваются и превращаются в слюнные железы бабочек.

Строение и функции слюнных желез у насекомых разнообразны. У *тараканов* только одна пара слюнных желез — это гроздевидные лабиальные железы, расположенные по обеим сторонам тела и открывающиеся наружу общим протоком (рис. 30). Каждая гроздь снабжена специальным резервуаром. Слюна таракана представляет растворенную в воде смесь пищеварительных ферментов и муцина. Ферменты и муцин вырабатываются клетками слюнных

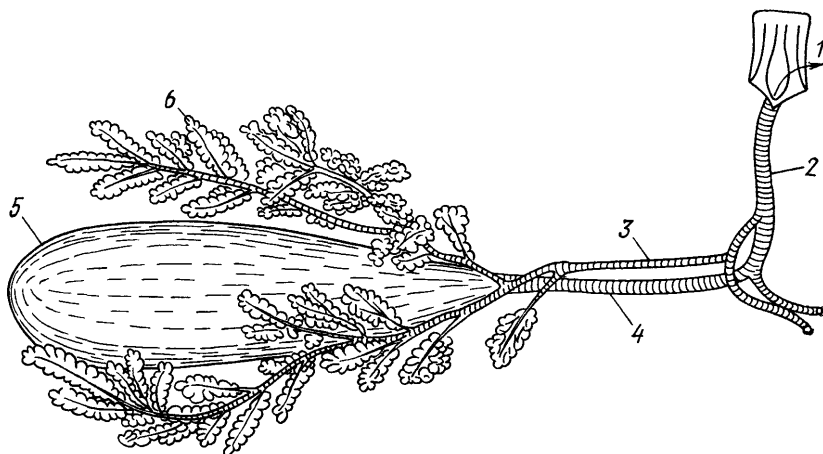


Рис. 30. Правая слюнная железа таракана *Blatta orientalis* (по Miall, Denny, 1886):

1 — общее выводное отверстие слюнных желез и резервуаров, 2 — общий выводной проток слюнных желез, 3 — проток правой слюнной железы, 4 — проток правого резервуара, 5 — резервуар, 6 — слюнная железа, стрелка — путь выведения секрета

желез, а вода поступает из резервуара, который отсасывает ее из гемолимфы. Слюна увлажняет сухую пищу и размягчает ее за счет воздействия ферментов.

У *тлей* выделения лабиальных слюнных желез служат не только для начального переваривания пищи. Они содержат ферменты, которые способны растворять оболочки растительных клеток; эти ферменты обеспечивают проникновение хоботка тли в ткани растения. Слюна виноградной филлоксеры *Viteus uitifolii* и некоторых других тлей обладает фитотоксичными свойствами: она вызывает усиленное разрастание растительных тканей и образование галлов. В слюне галлообразующих тлей содержатся свободные аминокислоты, гормон роста растений — (β -индолил-уксусная кислота (ИУК) и ряд фенольных соединений. Предполагается, что ИУК и аминокислоты служат основными агентами, индуцирующими образование галлов.

В слюне *кровососущих насекомых* присутствуют *антикоагулянты* — вещества, препятствующие свертыванию крови и обеспечивающие ее свободное продвижение в пищеварительный тракт. Например, у клопа-кровососа *Rhodnius prolixus* найдено два вещества с подобным действием: в средней кишке — проликсин-G и в слюнных железах — проликсин-S.

Как известно, коагуляция крови позвоночных обусловлена превращением растворенного в плазме белка фибриногена в нерастворимый фибрин, который и выпадает из раствора в виде рыхлой войлокообразной массы. Ферментом, вызывающим это превращение, является тромбин, который образуется из неактивного протромбина при соприкосновении крови с поврежденными тканями. Переход протромбина в тромбин осуществляется под влиянием специального активатора — тромбокиназы. Показано, что у клопа *R. prolixus* оба антикоагулянта обладают разными свойствами: проликсин-G подавляет действие тромбина на фибриноген, а проликсин-S угнетает процесс образования или активирования тромбина.

Перепончатокрылые помимо обычного набора желез, связанных с челюстями, имеют еще и *глочные железы*, которые открываются в глотку. У таких общественных перепончатокрылых, как муравьи или некоторые пчелиные, следует различать слюнные железы, секрет которых способствует перевариванию пищи, и *аллотрофические железы*, выделяющие вещества для подкармливания личинок и других членов колонии. У муравьев и лабиальные и глоточные железы являются аллотрофическими образованиями. У пчел клетки глоточных желез продуцируют ферменты, принимающие участие в образовании меда. Мандибулярные железы у всех перепончатокрылых не имеют отношения к перевариванию пищи. Например, у пчел они выделяют кристаллическое вещество, угнетающее развитие маток в тех ульях, где уже имеется матка.

Таким образом, слюнные железы насекомых выполняют функции, связанные с подготовкой субстрата для питания и с первоначальной обработкой пищи до ее поступления в переднюю кишку.

Подготовка пищевого субстрата создается благодаря его увлажнению слюной у тараканов, введению слюны внутрь растений при питании тлей и выделению антикоагулянтов у кровососущих насекомых. Первоначальная обработка пищи обеспечивается теми пищеварительными ферментами, которые поставляются слюнными железами. Среди этих ферментов наиболее высокой активностью обладают карбогидразы, переваривающие полисахариды. У многих насекомых амилаза, расщепляющая крахмал и гликоген, является основным пищеварительным ферментом слюнных желез.

МЕХАНИЧЕСКАЯ ОБРАБОТКА И ПРОДВИЖЕНИЕ ПИЩИ ПО КИШЕЧНИКУ

Механическая обработка твердой пищи происходит в той или иной степени во всех отделах кишечника. Она начинается с отгрызания кусочка пищевого субстрата ротовыми органами и его пропитывания слюной. Первоначальное размельчение пищи осуществляется в передней кишке:

иногда в зобе, но в значительно большей степени в проventрикулусе.

Размельченная пища фильтруется через кутикулярные выступы и щетинки на внутренних стенках проventрикулуса и поступает в среднюю кишку, где происходит переваривание и всасывание питательных веществ. Непереваренные остатки пищи транспортируются в заднюю кишку, где из них отсасывается вода и формируются экскременты.

Последовательные сокращения мышц, покрывающих кишечные стенки, обеспечивают продвижение пищи вдоль кишечника, ее перемешивание и пропитывание ферментами. Установлены три типа движений кишечника насекомых — *перистальтические*, *антиперистальтические* и *крупные асинхронные сокращения*. Особенно большую роль в пищеварении играют перистальтика и антиперистальтика кишечника.

Перистальтические движения заключаются в том, что сокращения кольцевой мускулатуры и вызванные ими сужения кишки на одном участке сочетаются с расслаблением мышц и расширением просвета кишечника на соседнем участке, расположенном позади первого (рис. 31, А). В результате пищевой комок из суженного участка перемещается в задний расширенный. Таким путем происходит продвижение пищевой массы через все три отдела кишечника. Этими же движениями обусловлен

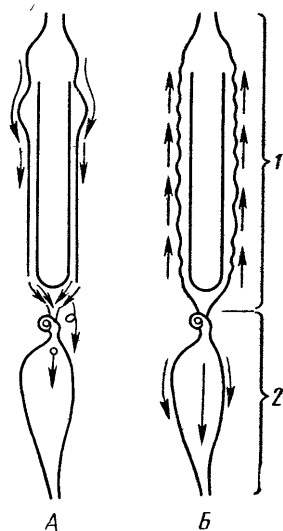


Рис. 31. Перистальтические (А) и антиперистальтические (Б) движения кишечника у личинок комаров рода *Anopheles* (по Jones, 1960): 1 — средняя кишка, 2 — задняя кишка, стрелки — направления движения пищи

и акт дефекации — выталкивания экскрементов из задней кишки наружу.

Антиперистальтические движения кишечника происходят так же, как и перистальтические, но совершаются в обратном направлении (рис. 31, Б). Поэтому при таких движениях пищевая масса транспортируется сзади наперед. Антиперистальтические движения приурочены, в основном, к средней кишке и служат для перемешивания пищи во время ее переваривания. Однако и возвращение пищевой массы из задней кишки в среднюю кишку иногда приоб-

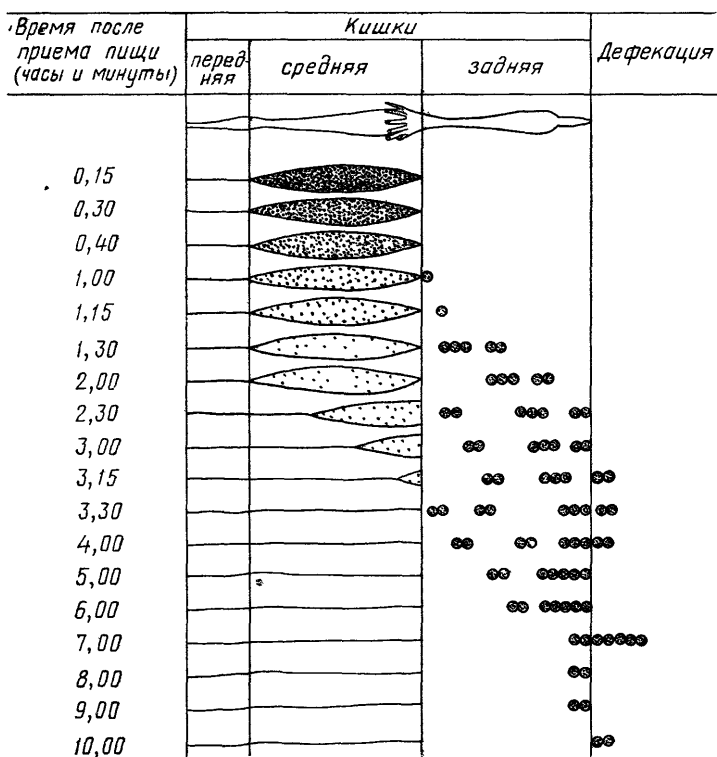


Рис. 32. Схема продвижения пищи по кишечнику жука *Tribolium castaneum* (по Krishna, Saxena, 1962)

ретает важное функциональное значение. Например, у термитов переваривание клетчатки осуществляется симбиотическими простейшими, которые заселяют заднюю кишку. Продукты переваривания антиперистальтическими движениями передвигаются в среднюю кишку и всасываются здесь.

Скорость прохождения пищи через основные отделы кишечника является видовым признаком. Она не может быть предсказана на

основании анализа пищевого режима или соотношения длины тела и пищеварительного тракта. Обычно пища быстро проходит через переднюю кишку, значительно дольше задерживаясь в средней и задней кишках. Так, у жука *Tribolium castaneum* уже через 15 мин после питания пища заполняет среднюю кишку, через 1 ч непереваренные остатки пищи появляются в задней кишке, а через 3 ч 15 мин, когда средняя кишка почти совсем опорожняется, начинается выведение экскрементов (рис. 32).

У общественных перепончатокрылых, у которых содержимое зоба используется для выкармливания других членов колонии, пища долго сохраняется в передней кишке, а иногда даже подвергается здесь химической обработке с целью ее длительной консервации. Замедленное пищеварение характерно и для кровососущих самок двукрылых, у которых переваривание крови сопряжено во времени с развитием яичников.

ПЕРЕВАРИВАНИЕ И ВСАСЫВАНИЕ ПИЩИ

У насекомых пища может перевариваться и вне кишечника и в полости пищеварительного тракта. *Внекишечное пищеварение* обычно осуществляется ферментами слюнных желез. Эти ферменты обеспечивают частичную химическую обработку пищи до ее поступления в среднюю кишку, где происходят основные процессы *внутрикишечного пищеварения*. Однако у некоторых насекомых переваривание пищи связано с выделением ферментов из средней кишки во внешнюю среду. Полное внекишечное пищеварение с участием ферментов средней кишки имеет место у хищных жукелиц рода *Carabus*, у личинок мясных мух, жуков-плавунцов рода *Dytiscus*.

Секреция пищеварительных ферментов обычно сопровождается гистологическими изменениями среднекишечного эпителия. При *апокринной секреции* ферменты накапливаются в виде капелек внутри цитоплазмы, а затем транспортируются к вершине клетки и поодиночке выходят в полость кишечника. При *мерокринной секреции* ферменты выходят из клетки вместе с отрывающимся от нее небольшим участком цитоплазмы. При *голокринной секреции* вся клетка или большая ее часть, содержащая ядро, выбрасывается в полость кишечника вместе с накопленными в ней ферментами. В этом случае клетка освобождает пищеварительные ферменты в момент ее гибели.

Тип секреции ферментов не всегда является видовым признаком, а зависит от функционального и возрастного состояния организма. Например, у таракана *Periplaneta americana* при регулярном питании наблюдается и мерокринная и голокринная секреции. Второй тип секреции осуществляется, главным образом, старыми клетками, пережившими ряд мерокринных циклов секреторной активности. Однако после нескольких дней голодания способность

тараканов к голокринной секреции временно утрачивается и вновь восстанавливается только после питания.

Во время голодания насекомых наблюдается ослабленная «спонтанная» секреция пищеварительных ферментов, а поглощение пищи вызывает заметное повышение ферментативной активности. Гистологическими исследованиями показано, что у голодных тараканов почти 90% клеток средней кишки находятся в покоящемся состоянии. После приема пищи от 50 до 90% клеток выделяют ферменты по типу мерокринной или голокринной секреции.

Ферменты, продуцируемые клетками слюнных желез и средней кишки, подразделяются на три группы: 1) *карбогидразы*, гидролизующие сложные углеводы (полисахариды и олигосахариды) до простых моносахаридов; 2) *протеазы*, гидролизующие белки до аминокислот; 3) *липазы*, отщепляющие жирные кислоты от молекул жиров и жировых соединений. Разумеется, у разных видов насекомых способность к синтезу определенной группы ферментов проявляется в неодинаковой степени. Набор ферментов в пищеварительном тракте каждого вида, пола и стадии развития определяется, главным образом, пищевым режимом. Всеядные насекомые (тараканы) и фитофаги (гусеницы, палочники) имеют широкий набор ферментов, а питание нектаром, сахарами, кровью или мясом связано с уменьшением этого набора (табл. 1). Сходная корреля-

Т а б л и ц а 1. Связь набора пищеварительных ферментов с пищевыми режимами насекомых (из книги Wigglesworth, 1965)

Насекомые	Пищевые режимы	Карбогидразы			Протеазы	Липазы
		амилаза	инвертаза	мальтаза		
Тараканы	Всеядные	++ ¹	++	++	++	++
Палочник <i>Carausius</i>	Фитофаг	++	++	++	++	++
Чешуекрылые: гусеницы имаго	Фитофаги	++	++	++	++	++
	Потребители нектара	— ²	++	—	—	—
	Не питающиеся	—	—	—	—	—
Личинки мухи <i>Lucilia</i>	Потребители мяса	—	—	—	++	++
Имаго мухи <i>Calliphora</i>	Потребители сахаров	++	++	—	+	—
Имаго мухи <i>Glossina</i>	Кровососы	+ ³	—	—	++	? ⁴

¹ Активность фермента высокая.

² Фермент отсутствует.

³ Активность фермента низкая.

⁴ Активность фермента не изучалась.

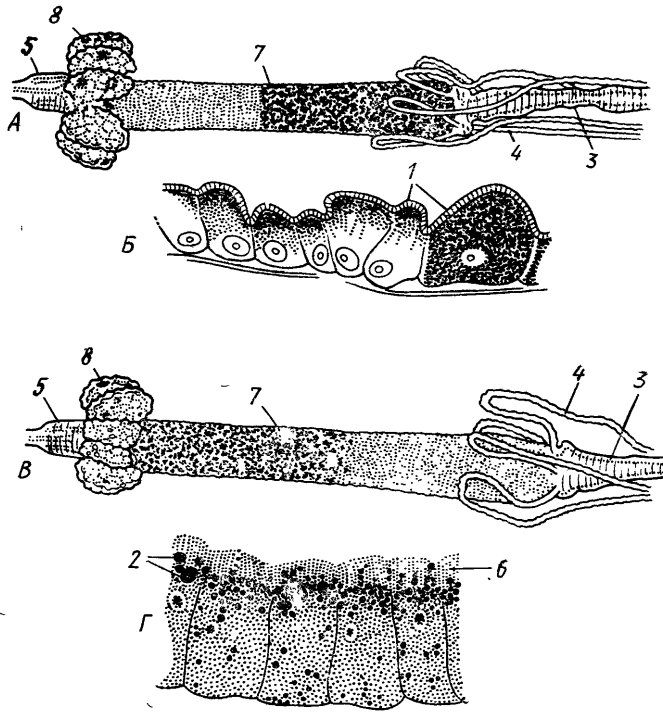


Рис. 33. Поглощение углеводов (А, Б) и жиров (В, Г) клетками средней кишки у личинок комаров (по Boissezon, 1930; Wigglesworth, 1942):

А — окрашивание иодом кишечника личинки, накормленной крахмалом и гликогеном; Б — накопление гликогена клетками средней кишки; В — появление капель жира в переднем участке средней кишки после кормления личинок оливковым маслом; Г — капельки жира в клетках средней кишки; 1 — гликоген; 2 — жировые капли, 3 — задняя кишка, 4 — мальпигиевы сосуды, 5 — передняя кишка, 6 — палочковый слой, 7 — средняя кишка, 8 — слепые придатки средней кишки

ция существует между ферментативной активностью слюнных желез и пищевым режимом. Установлено, что увеличение содержания белка в пище растительного происхождения *Dolycoris baccarum* приводит к соответствующему возрастанию протеазной активности в выделениях слюнных желез.

В результате полного распада углеводов, белков и жиров образуются основные продукты всасывания — моносахариды, аминокислоты и жирные кислоты. В отдельных случаях отмечается способность насекомых к усвоению и более сложных веществ, например дисахаридов.

Продукты всасывания усваиваются в кишечнике либо путем их поглощения клетками средней кишки, либо путем диффузии в гемолимфу.

По данным Уиггелсуорса (Wigglesworth, 1942) скармливание личинкам комаров глюкозы, фруктозы, аланина или глутаминовой кислоты ведет к накоплению гликогена в клетках, расположенных в задней половине средней кишки (рис. 33, А). Очевидно эти клетки могут синтезировать резервный полисахарид гликоген из всасываемых ими моносахаридов или аминокислот. Изученное Де Бойсезоном (De Boissezon, 1930) поглощение жирных кислот у личинок комаров приводит к накоплению капелек жира в клетках передней половины средней кишки (рис. 33, Б).

Продукты всасывания, не поглощенные клетками средней кишки, диффундируют в гемолимфу через стенки кишечника. Эта диффузия основана на пассивном переносе молекул в направлении концентрационного градиента. У саранчи *Schistocerca gregaria* наиболее интенсивная диффузия питательных веществ происходит в области слепых придатков средней кишки. Попадающая в гемолимфу глюкоза быстро превращается в дисахарид трегалозу, и благодаря этому превращению постоянно поддерживается градиент концентрации сахара по обе стороны кишечной стенки. Обратному проникновению трегалозы в пищеварительный тракт препятствуют сравнительно большие размеры дисахаридных молекул.

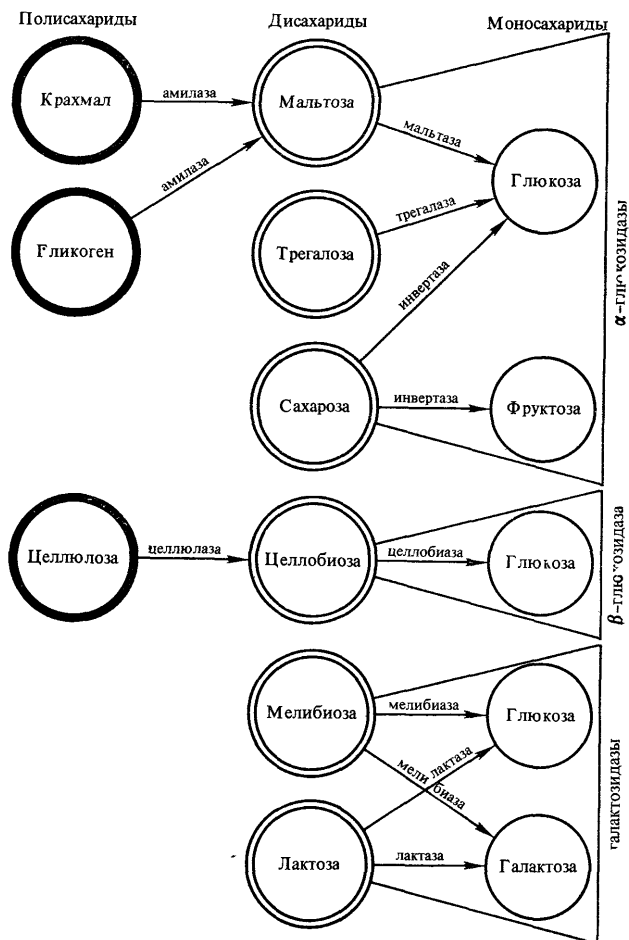
Усвоение аминокислот у *S. gregaria* тоже основано на пассивной их диффузии. Оно продолжается до тех пор, пока не установится динамическое равновесие между переносом молекул из кишечника в гемолимфу и из гемолимфы в кишечник.

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫЕ ФЕРМЕНТЫ

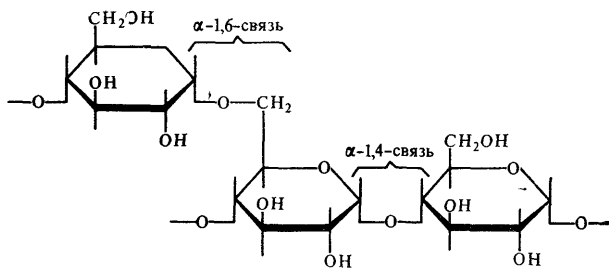
Карбогидразы охватывают широкий спектр высокоактивных ферментов, расщепляющих углеводные компоненты пищи.

У многих насекомых клетки слюнных желез и средней кишки выделяют *амилазу*.

Этот фермент расщепляет такие высокомолекулярные полисахариды как крахмал и гликоген:



Как известно, крахмал служит основным резервным углеводом растений, а гликоген выполняет ту же функцию у животных. Оба полисахарида построены из нескольких сот остатков глюкозы, связанных друг с другом α -1,4- и α -1,6-связями:



По-видимому, расщепление 1,4- и 1,6-связей в молекулах полисахаридов осуществляется сходными, но разными ферментами. Установлена существенная разница в молекулярной массе α -1,4- и α -1,6-амилаз, выделенных из гомогенатов кишечника саранчовых. Оба фермента доводят гидролиз полисахаридов до дисахарида мальтозы.

Некоторые всеядные и растительноядные насекомые могут усваивать клетчатку (целлюлозу). Это вещество тоже относится к полисахаридам: оно построено из нескольких тысяч остатков глюкозы, расположенных в одну неразветвленную цепь и связанных друг с другом α -1,4-связями (см. с. 13). Карбогидраза, разрывающая такие связи в молекуле клетчатки, получила название *целлюлазы*. Этот фермент доводит гидролиз клетчатки до дисахарида целлобиозы. У насекомых существует собственная и микроорганизменная целлюлаза. Первая секретируется клетками слюнных желез или средней кишки, а вторая поставляется симбиотическими микроорганизмами.

К числу насекомых неспособных переваривать клетчатку относятся гусеницы подгрызающей совки *Agrotis orthogonia*, поскольку они не имеют ни собственной, ни микроорганизменной целлюлазы. А таракан *Periplaneta americana* имеет оба типа ферментов: собственная целлюлаза выделяется клетками слюнных желез, а микроорганизменная продуцируется простейшими и бактериями, заселяющими кишечник.

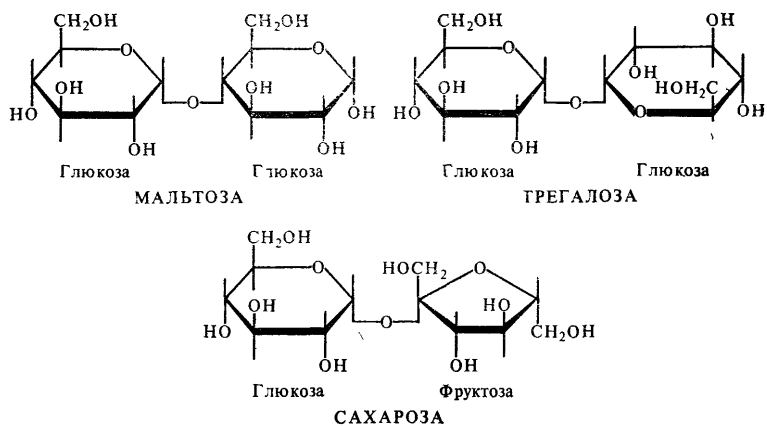
К числу насекомых, переваривающих клетчатку, относятся также некоторые щетинохвостки, термиты и сверчки. У щетинохвосток имеется собственная целлюлаза, а у сверчков и термитов — микроорганизменная.

Азотсодержащий природный полисахарид хитин (см. с. 13) вряд ли имеет пищевое значение для насекомых. *Хитиназа* расщепляет хитин до N-ацетилглюкозамина. Этот фермент обнаружен в пищеварительном тракте у тараканов, но не найден у саранчовых.

О способности карбогидраз расщеплять олигосахариды можно судить по пищевой ценности разных сахаров. Насекомые легко усваивают некоторые моносахариды, имеющие 6 атомов углерода (гексозы).

Обычно приемлемыми гексозами являются лишь глюкоза, фруктоза и галактоза, а иногда и манноза. Дисахариды и трисахариды расщепляются карбогидразами кишечника только в том случае, если они построены из остатков этих гексоз.

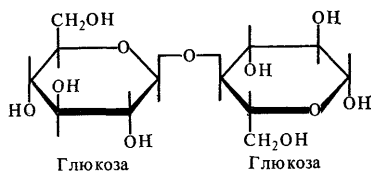
Многие насекомые могут расщеплять такие дисахариды как мальтоза, трегалоза и сахароза:



Эти сахара относятся к группе α -гликозидов, так как они имеют α -связи у остатка глюкозы. Ферменты, разрывающие такие связи, называются α -гликозидазами. В пищеварительном тракте насекомых обнаруживаются 3 высокоактивных α -гликозидазы — мальтаза, трегалаза и инвертаза (сахараза). Основными субстратами для этих ферментов являются 3 перечисленных дисахарида. Расщепление сахарозы может осуществляться не только соответствующей α -гликозидазой, но и β -фруктозидазным ферментом, разрывающим β -связь у остатка фруктозы. Однако инвертаза, содержащаяся в гомогенатах средней кишки и слюнных желез у большинства насекомых, обладает свойствами α -гликозидазы и обнаруживает незначительную β -фруктозидазную активность.

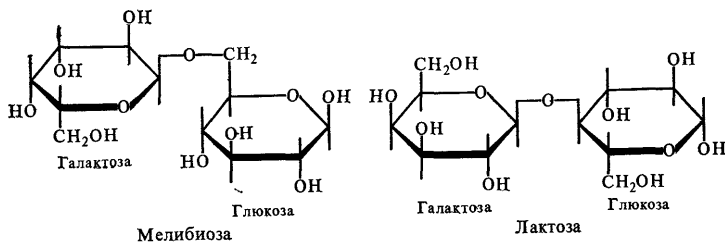
Замечательная особенность инвертазы заключается в ее способности не только расщеплять сахарозу, но и синтезировать новые трисахариды на основе этого дисахарида. У тлей, кокцид и клопов при действии кишечной инвертазы на сахарозу образуются глюкоза, фруктоза и 2 особых трисахаридов — глюкосахароза и мелицитоза. При синтезе обоих трисахаридов молекулы сахарозы присоединяют дополнительный остаток глюкозы. Когда глюкоза присоединяется к гликозидному остатку сахарозы, образуется глюкосахароза, а когда она присоединяется к фруктозидному остатку, образуется мелицитоза. Таким образом, последовательность моносахаридных остатков в молекуле глюкосахарозы может быть представлена в таком виде: глюкоза—глюкоза—фруктоза. В молекуле мелицитоза эта последовательность иная: глюкоза—фруктоза—глюкоза. Оба трисахариды содержатся в медвяной росе, выделяемой тлями, червецами и щитовками, а мелицитоза, кроме того, входит в состав пчелиного меда.

В группе β -гликозидаз кишечника насекомых специального упоминания заслуживает лишь целлюбиаза. Этот фермент расщепляет β -связь в молекуле дисахарида целлобиозы:



Субстратная специфичность целлюлазы, видимо, достаточно строгая, потому что она не расщепляет другие β -глюкозидные углеводы, например селицин или арбутин.

Основными субстратами *галактозидаз* являются дисахариды, содержащие остатки галактозы:

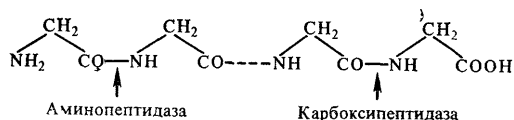


Гидролиз этих сахаров осуществляется двумя ферментами. *Мелибиоза*, расщепляющая мелибиозу, обладает свойствами α -галактозидазы, а *лактаза*, расщепляющая молочный сахар — лактозу, относится к β -галактозидазам.

Протеазы пищеварительного тракта представлены несколькими ферментами, проявляющими максимальную активность в кислой, нейтральной или щелочной среде. У многих насекомых обнаружен фермент, активируемый щелочной средой и сходный с трипсином. Так, личинки мясной мухи *Phormia regina* при внекишечном переваривании белков продуцируют протеазу, которая подвержена влиянию специфических ингибиторов трипсина и имеет оптимум pH в области 7,9—9,3. Среди протеаз, активируемых кислой средой, у насекомых, видимо, нет ферментов, по своим свойствам аналогичных пепсину позвоночных. У личинок мух в кислой среде (с оптимумом pH от 2 до 3) действуют какие-то другие протеазы, отличающиеся от пепсина.

Гусеницы платяных молей *Tineola bisselliella* и некоторые другие насекомые, питающиеся шерстью, имеют своеобразный протеолитический фермент — *кератиназу*. Этот фермент способен растворять основной белок шерсти — кератин, не гидролизуемый обычными протеазами. Как и трипсиноподобный фермент кишечника насекомых кератиназа проявляет максимальную активность в щелочной среде.

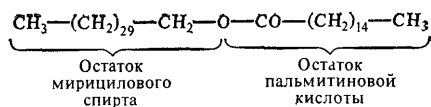
В результате воздействия протеаз на белковые компоненты пищи образуются полипептиды и дипептиды, расщепляемые пептидазами. Существует 3 основных типа пептидаз — *дипептидазы*, *аминопептидазы* и *карбоксипептидазы*. Дипептидазы расщепляют связь между двумя аминокислотами, составляющими дипептид. Эти ферменты проявляют высокую субстратную специфичность. Например, глицил-глицин-пептидаза гидролизует дипептид, составленный из двух остатков аминокислоты глицина. Аминопептидазы и карбоксипептидазы действуют на полипептиды и относительно мало специфичны. Аминопептидаза отщепляет концевые аминокислоты, имеющие свободные аминогруппы, а карбоксипептидаза производит отщепление аминокислот с карбоксильными группами:



Липазы осуществляют ферментативный гидролиз жиров и масел до жирных кислот и глицерина. Как известно, жиры и масла представляют собой триглицериновые эфиры жирных кислот. Действие липазы на такую сложную молекулу триглицерида приводит к последовательному освобождению трех молекул жирной кислоты:



Воска, составляющие специальную пищу гусениц большой восковой моли (*Galleria mellonella*) и некоторых других насекомых, тоже относятся к сложным эфирам жирных кислот, но в отличие от жиров и масел они образуются на основе одноатомных высших спиртов. Так, один из основных компонентов пчелиного воска представлен мирициловым эфиром пальмитиновой кислоты:



Кроме этого соединения пчелиный воск содержит и другие эфиры, высшие жирные кислоты, спирты и углеводороды.

Гусеницы *G. mellonella* усваивают до 50% продуктов, содержащихся в воске. Они могут переваривать мирициловый эфир пальмитиновой кислоты, и следовательно, имеют такие специфические липазы, которых нет у других насекомых. Механизм расщепления воска этими гусеницами изучается уже давно, но до сих пор даже не выделен фермент, способный осуществлять гидролиз восковых соединений в условиях *in vitro*, т. е. вне кишечника. Перед началом переваривания у *G. mellonella* воск эмульгируется какими-то веществами, выделяемыми клетками кишечника. При этом было отмечено появление в средней кишке большого количества полифосфатов, которые, возможно, облегчают всасывание веществ, образующихся при расщеплении воска.

ФУНКЦИИ ЗАДНЕЙ КИШКИ

Процессы переваривания и всасывания пищи у насекомых завершаются в средней кишке. Задняя кишка обычно не принимает участия в этих процессах, и пищеварительные ферменты в ней обнаруживаются очень редко. Основные функции задней кишки связаны с формированием экскрементов, водным обменом, выделением и осморегуляцией.

Для многих наземных насекомых пища является важнейшим или даже единственным источником влаги. В таких случаях извлечение воды из пищи происходит в разных отделах кишечника, и пищевая масса по мере ее продвижения по кишечнику приобретает более сухую консистенцию. В задней кишке процессы отсасывания воды осуществляются *ректальными сосочками*, которые в числе 3, 4 или 6 опухолевидных выпуклостей размещаются по периметру прямой кишки. Степень развития сосочков наибольшая у тех видов насекомых, которые нуждаются в сохранении воды.

Ректальные сосочки поглощают воду из полости кишечника и передают ее в гемолимфу, тем самым восстанавливая запасы влаги в теле насекомого. Перенос молекул воды происходит в специальных клетках, образующих внутренний слой ректального сосочка. Апоикальная поверхность этих клеток снабжена листовидными складками (рис. 34), а цитоплазма плотно забита митохондриями и микротрубочками. Кутикулярная выстилка прямой кишки действует как молекулярное сито, ограничивающее транспорт крупных молекул, но проницаемое для воды.

Филлипсом (Phillips, 1964) разработана специальная методика для изучения работы ректальных сосочков. Пищеварительный тракт выше прямой кишки перевязывают волоском, а затем иглой шприца через анальное отверстие вводят в кишечник точно измеренное количество жидкости. Последующий анализ изменений осмотического давления в задней кишке позволяет установить направление и скорость потоков воды через стенки сосочка. Использование данной методики показало, что клетки ректальных сосочков способны к активному транспорту молекул воды, и в ре-

зультате их работы перепад осмотического давления между полостью кишечника и гемолимфой постепенно увеличивается. Оказалось, что ректальные сосочки могут транспортировать в гемолимфу не только воду, но и минеральные ионы, например Na^+ , K^+ и Cl^- . Перенос ионов из полости кишечника в гемолимфу успешно осуществляется даже против 100-кратного градиента их концентрации. Активный транспорт минеральных ионов через стенки кишечника позволяет насекомым поддерживать их запас в гемолимфе. Именно эта функция ректальных сосочков оправдывает их усиленное развитие у водных клопов, не нуждающихся в сохранении воды.

Таким образом, работа ректальных сосочков препятствует неэкономному расходованию воды и минеральных солей при выведении

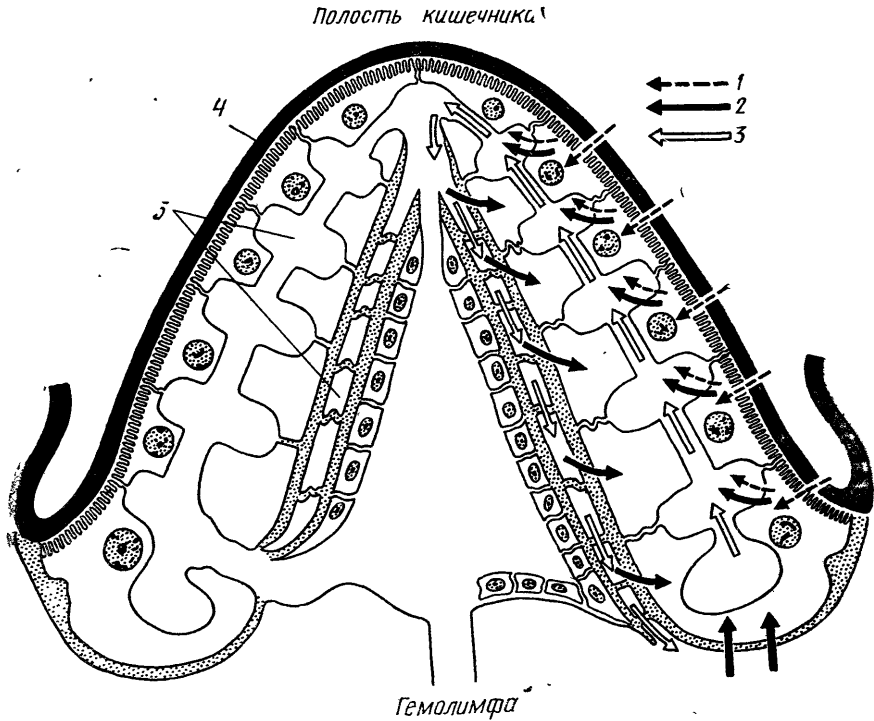


Рис. 34. Схема ректального сосочка (по Gupta, Berridge, 1966, с изменениями):

1 — пассивный транспорт воды, 2 — активный транспорт, 3 — токи воды в межклеточных пространствах и каналах, 4 — кутикула, 5 — межклеточные пространства

экскретов и фекалий из задней кишки. Активный перенос молекул и ионов клетками ректальных сосочков лежит в основе тех физиологических процессов, которые связаны с осморегуляцией и экскреци-

ей у насекомых (см. с. 89 и 100). Поэтому задняя кишка может быть причислена к органам, выполняющим осморегуляторные и экскреторные функции.

ОСНОВНЫЕ КОМПОНЕНТЫ ПИЩИ НАСЕКОМЫХ

Пища называется полноценной, если содержит в доступной форме и достаточном количестве все вещества, необходимые для роста, развития и размножения насекомых. *Основными компонентами* полноценной пищи являются белки, углеводы и жиры (липиды), а *дополнительными компонентами* — вода, минеральные соли и витамины. Кроме того, полноценная пища должна содержать *аттрактанты* — вещества, стимулирующие питание, а не иметь *репеллентов* — веществ, затормаживающих пищевые реакции.

Пищевая ценность белков зависит только от их аминокислотного состава и скорости гидролиза в кишечнике насекомых. Поэтому белковые компоненты любой пищи можно заменить набором соответствующих аминокислот. Личинки мухи *Musca autumnalis* благополучно завершают развитие на корме, содержащем единственный источник аминокислот — яичный альбумин. Однако другой белок — желатин не может удовлетворить пищевые потребности личинок, потому что он не имеет триптофана, необходимого для развития насекомых.

Триптофан относится к *незаменимым аминокислотам*, которые не синтезируются самими насекомыми. Такие аминокислоты обязательно должны присутствовать в пищевом рационе. Результаты, полученные при выкармливании насекомых на искусственных питательных средах, показали, что и для насекомых и для млекопитающих незаменимыми являются следующие 10 аминокислот: аргинин, валин, гистидин, изолейцин, лейцин, лизин, метионин, треонин, триптофан и фенилаланин (табл. 2). Исключение любой незаменимой аминокислоты из пищевого рациона ведет к неполноценности корма и гибели животных.

Неспособность насекомых синтезировать незаменимые аминокислоты была доказана и в опытах с использованием органических соединений, меченных радиоактивным углеродом ^{14}C . После инъекции глюкозы- ^{14}C в тело гусениц совки *Agrotis orthogonia* радиоактивная метка почти не обнаруживается в молекулах всех 10 незаменимых аминокислот. Меченого углерода нет также в тирозине, потому что эта аминокислота синтезируется только из другой незаменимой аминокислоты — фенилаланина. Вместе с тем, высокая радиоактивность найдена в аланине, серине, глицине, пролине и в других аминокислотах, синтезируемых гусеницами из глюкозы- ^{14}C .

Заменимые аминокислоты, которые могут синтезироваться насекомыми, не являются обязательными компонентами пищи. Добавление их в пищу способствует ускоренному росту и развитию насекомых.

В пищевом рационе многих насекомых важную роль играют *углеводы*. Они обязательно должны присутствовать в пище специализированных фитофагов, у которых недостаточно выражена способность к синтезу углеводов из липидов и аминокислот. Например, личинки хлопкового долгоносика *Anthonomus grandis* быстро погибают при питании кормом, лишенном сахаров. Отсутствие или недостаточное содержание углеводов в пищевом рационе вызывает гибель личинок саранчи *Schistocerca gregaria*, а повышение их концентрации стимулирует личиночный рост (рис. 35). Для имагинальных стадий многих перепончатокрылых, чешуекрылых и двукрылых углеводное питание составляет необходимое условие развития гонад.

Обычно потребность насекомых-фитофагов в углеводах полностью удовлетворяются при высоком их содержании, достигающем

Таблица 2. Потребность крыс и насекомых в аминокислотах

Группы и виды животных	Аминокислоты															
	Незаменимые										Заменимые					
	Аргинин	Валин	Гистидин	Изолейцин	Лейцин	Лизин	Метионин	Треонин	Триптофан	Фенилаланин	Аланин	Глицин	Глутаминовая кислота	Пролин	Серин	Тирозин
<i>Млекопитающие</i> Крыса	+ ¹	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Насекомые</i> Жесткокрылые — Coleoptera <i>Anthonomus grandis</i> <i>Trogoderma granarium</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	× ²	— ³	—	—
Чешуекрылые — Lepidoptera <i>Argyrotaenia velutina</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Chilo suppressalis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
Двукрылые — Diptera <i>Calliphora vicina</i> <i>Drosophila melanogaster</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	×	×	—	—	—	—
<i>Hylemyia brassicae</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—

¹ Аминокислота должна обязательно включаться в пищевой рацион.

² Аминокислота стимулирует рост и развитие насекомых.

³ Аминокислота может быть исключена из пищевого рациона.

40—70% от общей массы сухой пищи. Однако гусеницы листовертки *Chonstoneura fumiferana* способны довольствоваться и низким содержанием углеводов: 0,9% — для самцов и 4% — для самок. В этом отношении они напоминают насекомых-зоофагов, у которых потребности в углеводах удовлетворяются даже незначительными их добавками к пищевому рациону. Личинки некоторых двукрылых, потребляющие мясо и другие продукты животного происхождения, благополучно выживают и развиваются даже при полном исключении углеводов из пищевого рациона. Гусеницы большой восковой моли *Galleria mellonella* тоже могут завершить свое развитие на корме без углеводов. Очевидно, у этих насекомых хорошо выражена способность к синтезу углеводов из аминокислот и липидов.

Потребности насекомых в углеводах мало специфичны, и для полного их удовлетворения достаточно включать в пищевой рацион любой легко усваиваемый сахар, например глюкозу, фруктозу, мальтозу, трегалозу или сахарозу. У таракана *Blatella germanica* глюкоза, сахароза, и мальтоза являются оптимальными для усвоения углеводами, а рамноза и целлобиоза совсем не усваиваются. Некоторые неусваиваемые сахара могут быть даже токсичными для насекомых.

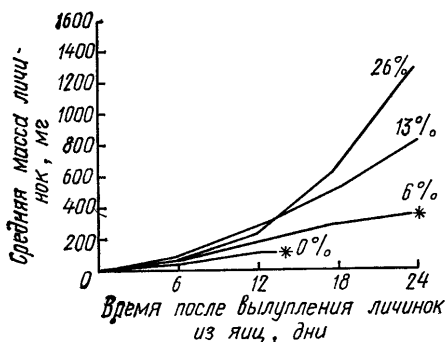
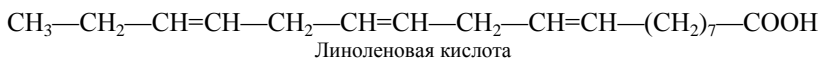
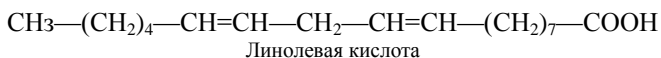


Рис. 35. Зависимость роста и выживаемости личинок саранчи *Schistocerca gregaria* от содержания сахарозы в пищевом рационе (по Dadd, 1960).

содержание сахарозы (при отсутствии других углеводов) указано на графике в процентах по отношению к общему химическому составу пищи, звездочками обозначена гибель всех личинок

насекомых. Личинки жуков и комаров могут синтезировать все необходимые им жирные кислоты, но гусеницы должны обязательно получать с пищей либо линолевую, либо линоленовую кислоту:



При снижении содержания этих кислот в пище увеличивается продолжительность развития и повышается смертность гусниц, появляются уродства у бабочек. Полноценная пища саранчовых тоже должна содержать линолеовую кислоту; при ее недостатке затрудняется имагинальная линька и нарушаются процессы формирования крыльев.

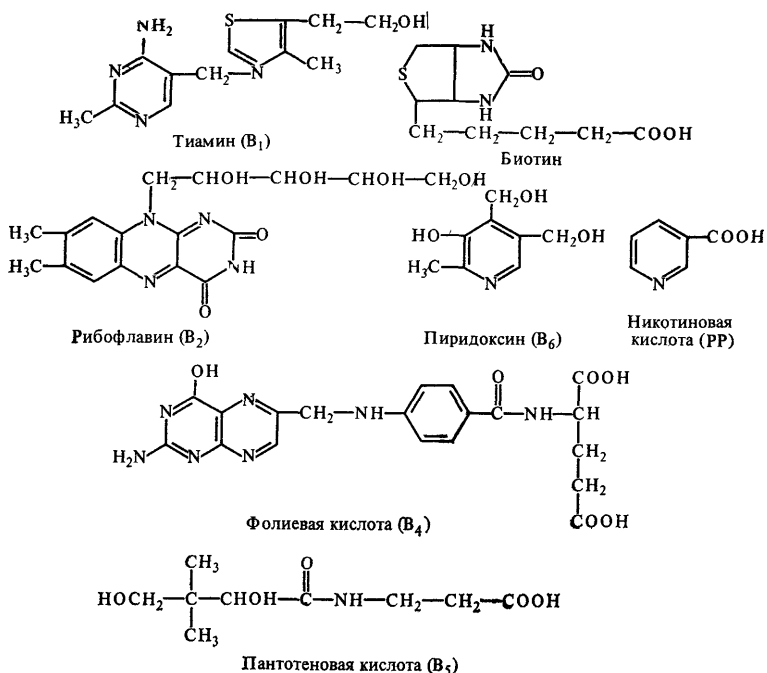
Все насекомые нуждаются в *холестерине*, который можно заменить другими стеринами животного или растительного происхождения. Доказано, что насекомые не в состоянии синтезировать стерины из других химических соединений. Необходимость включения стерина в пищевой рацион оправдывается той большой ролью, которую они играют в организме насекомых. У всех многоклеточных стерина участвуют в формировании субклеточных мембран, но помимо этого у насекомых они являются предшественниками гормона линьки — экдизона.

ПОТРЕБНОСТЬ НАСЕКОМЫХ В ВИТАМИНАХ

Подобно другим животным насекомые предъявляют специфические требования к содержанию в пище тех витаминов, которые они не способны синтезировать. Например, минимально необходимое содержание многих витаминов в пищевом рационе саранчовых составляет от 2,5 до 5 мкг на 1 г пищи. Некоторые насекомые получают необходимые им витамины от симбиотических микроорганизмов, заселяющих кишечник и жировое тело.

Отсутствие в пище насекомых *витамина А* или его предшественника β -каротина отражается на зрительных способностях и окраске, но мало влияет на процессы роста и размножения. Насекомые не нуждаются в *витаминах D*, который обладает антирахитическим действием у позвоночных. Известно, что витамин D принадлежит к числу стероидных соединений, но он не способен возмещать потребности насекомых в стеринах. *Витамин С* (аскорбиновая кислота) у насекомых принимает активное участие в биохимических процессах. Насекомые-зоофаги способны к самостоятельному синтезу этого витамина, но он должен обязательно включаться в пищевой рацион саранчи-шистоцерки *Schistocerca gregaria*, хлопкового долгоносика *Anthonomus grandis*, тутового шелкопряда *Bombyx mori* и некоторых других фитофагов. *Витамин Е* (α -токоферол) тоже является необходимым компонентом пищевого рациона насекомых. Отсутствие его в пище приводит к полной или частичной стерильности самцов и самок.

Все насекомые нуждаются в *витаминах группы В*, которые могут быть исключены из пищевого рациона только в том случае, если они поставляются симбиотическими микроорганизмами. Сами насекомые не в состоянии синтезировать 7 наиболее важных витаминов группы В:



Эти витамины входят в состав ферментов, участвующих в энергетическом обмене и синтезе органических соединений. Тиамин образует небелковую (простетическую) группу фермента, обеспечивающего включение пировиноградной кислоты в цикл Кребса. Рибофлавин и никотиновая кислота входят в состав ферментов, участвующих в промежуточном дыхательном обмене. Фолиевая кислота участвует в реакциях переноса одноуглеродных радикалов при синтезе нуклеотидов и заменимых аминокислот. Пантотеновая кислота является одним из структурных компонентов сложной молекулы КоА. Пиридоксин играет ответственную роль в азотистом обмене, в процессах синтеза и распада аминокислот. Биотин входит в состав ферментов, синтезирующих жирные кислоты.

При недостатке любого из перечисленных витаминов наблюдаются сильнейшие нарушения метаболических процессов и гибель насекомых. Однако имагинальные стадии не нуждаются в поступлении витаминов с пищей, потому что они получают их от личиночных стадий.

ПИЩЕВЫЕ АТТРАКТАНТЫ И РЕПЕЛЛЕНТЫ

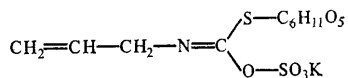
У многих насекомых существует пищевая специализация, определяющая их способность потреблять разную пищу. Неодинаковая степень пищевой специализации особенно наглядно проявляется

у фитофагов, питающихся живыми растениями. Так, гусеницы американской белой бабочки *Hypanthia cunea* способны питаться более чем 300 видами растений, в том числе листьями деревьев, кустарников и травянистых растений. Насекомых, выбирающих для питания очень многие виды неродственных растений, называют *полифагами*. Однако далеко не все растительноядные насекомые принадлежат к полифагам. Среди них немало и *олигофагов*, питающихся определенными растениями. Например, большая злаковая тля *Macrosiphum avenae* питается злаками (Gramineae) и другими однодольными. Капустная белянка *Pieris brassicae* использует для питания капустные растения (Cruciferae), сиреневая моль *Gracilaria syringella* — маслинные (Oleaceae), а колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* — пасленовые (Solanaceae).

Сравнительно редко выбор насекомыми кормовых растений определяется визуальными и механическими стимулами. Обычно пищевая специализация фитофагов основана на способности их реагировать на определенные химические вещества, содержащиеся в растениях. Раньше считалась вероятной связь растительной олигофагии со специфичностью белков пищи. Однако в настоящее время показано, что стимулами, определяющими пищевую специализацию олигофагов, могут быть различные органические соединения, которые содержатся в растительном корме, но, как правило, не имеют питательной ценности. К таким соединениям относятся пищевые аттрактанты и репелленты.

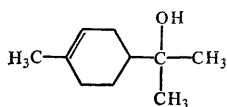
Химические стимулы, привлекающие насекомых к источнику пищи, называются *аттрактантами*. В пищевом рационе насекомых они играют роль «приправы», создающей вкус и аромат растительной пищи. Пища, содержащая аттрактанты, охотнее поедается насекомыми и полнее удовлетворяет их потребности в основных и дополнительных компонентах пищевого рациона. Поэтому существует прямая связь между степенью привлекательности пищи и ее оптимальностью, т. е. способностью поддерживать высокие темпы роста насекомых при минимальной смертности.

Основными аттрактантами, определяющими пищевую специализацию олигофагов, являются глюкозиды, терпены и флавоноиды. Хорошо известно, что у гусениц и бабочек белянок рода *Pieris* специализация на питании капустными основана на привлекающем действии горчичного масла. К этой группе веществ принадлежит, например, синигрин:



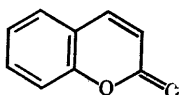
Подобные глюкозиды, содержащие серу, характерны для капустных, а в других группах растений они встречаются редко. Различные терпены, присутствующие в коре и заболони хвойных деревьев, определяют пищевую специализацию жуков-заболонников Scolytidae.

Так большой сосновый лубоед *Blastophagus piniperda* привлекается α -терпинеолом, выделенным из флэомы сосны:



У жуков-листоедов, питающихся гречишными (Polygonaceae), выбор кормовых растений определяется аттрактантными свойствами некоторых флавоноидов.

Репелленты — это вещества, отталкивающие насекомых от источника пищи. Растения, содержащие эти вещества в достаточной концентрации, не принимаются в пищу насекомыми. Например, короткокрылый конек *Chortippus parallelus* питается злаками, а прочие растения отвергаются им потому, что содержат пищевые репелленты. Даже относящийся к злакам душистый колосок (*Anthoxanthum odoratum*) не принимается в пищу из-за высокого содержания пахучего вещества — кумарина:



Репеллентное действие некоторых природных соединений можно использовать в практических целях при поисках *антифидантов*, препятствующих питанию насекомых на растениях. Из тропических растений семейства вербеновых (Verbenaceae) удалось выделить дитерпены, которые при наружном нанесении на кормовые растения полностью исключают их поедаемость гусеницами совки *Spodoptera litura*. Искусственно синтезированные или выделенные из растений антифиданты могут найти широкое применение для защиты сельскохозяйственных культур от вредителей.

Пищевые аттрактанты и репелленты являются «опознавательными знаками», указывающими на съедобность или несъедобность определенных растений для насекомых-фитофагов. Наличие аттрактанта свидетельствует о том, что данное растение по опыту всех предыдущих поколений пригодно для питания насекомых. Наличие репеллента запрещает использование данного растения в пищу. Следует, однако, учитывать, что действие аттрактантов и репеллентов видоспецифично. Поэтому одно и то же вещество может выступать в роли аттрактанта по отношению к одним видам насекомых и в роли репеллента по отношению к другим видам.

По способу восприятия аттрактанты и репелленты могут быть дистантными или контактными. Дистантные аттрактанты и репелленты обуславливают определенный запах пищи; они воспринимаются обонятельными сенсиллами, расположенными на антеннах. Кон-

тактные аттрактанты и репелленты обуславливают вкус пищи; они воспринимаются сенсиллами, расположенными, главным образом, на ротовых органах, а у некоторых насекомых и на кончиках лапок. У гусениц сенсиллы, оценивающие воздействие контактных аттрактантов и репеллентов находится на максиллах. Гусеницы табачного бражника *Manduca sexta*, которые в норме питаются пасленовыми, после удаления максилл охотно принимают в пищу сложноцветные, норичниковые и другие растения. Интересно, что при питании на одуванчике и лопухе у гусениц, лишенных максилл, темпы роста были такими же, как и при привычной для них пище. Следовательно, по питательной ценности необычная растительная пища вполне удовлетворяет гусениц, но отвергается только потому, что расценивается ими как «невкусная» и несъедобная.

ИСКУССТВЕННЫЕ ПИТАТЕЛЬНЫЕ СРЕДЫ

При разведении насекомых в лабораториях и на биофабриках широко применяются искусственные питательные среды, содержащие все необходимые компоненты пищи. Искусственные среды могут быть заменяющими, полусинтетическими и синтетическими.

Заменяющая питательная среда имеет неопределенный химический состав и формируется на основе неочищенных продуктов. Примером заменяющей пищи может служить используемая при разведении дрозофил стандартная питательная среда, которая приготавливается из агары, манной крупы и сахара и засеивается дрожжами.

Полусинтетическая питательная среда содержит искусственно приготовленные очищенные продукты (белки, жиры, углеводы, витамины) и компоненты естественной пищи насекомых. Для фитофагов эти компоненты включаются в среду в виде растертых и высушенных листьев или намоченных в воде плодов и семян. В полусинтетическую среду рекомендуют также добавлять зародыши пшеницы в качестве богатого источника незаменимых аминокислот, витаминов группы В, стероидов и жирных кислот.

Развитие промышленного шелководства выдвинуло задачу разработки полусинтетической искусственной пищи, обеспечивающей круглогодичное разведение тутового шелкопряда *Bombyx mori*. После нескольких неудачных попыток японским энтомологам и шелководам удалось предложить удовлетворяющую необходимым требованиям питательную среду, составленную из сухого порошка листьев шелковицы, порошка соевых бобов, крахмала, сахара, сухих пивных дрожжей, фитостероидов, антисептических веществ, дистиллированной воды, смеси минеральных солей и витаминов. Полусинтетическая питательная среда пока еще не является полноценным заменителем естественной пищи для тутового шелкопряда, так как выкормка гусениц на этой среде увеличивает продолжительность гусеничной стадии и уменьшает массу коконной оболочек. Однако использование искусственного корма в шелководстве экономически выгодно, потому что оно снижает трудозатраты, значительно удлиняет выкормочный сезон и облегчает внедрение механизации.

В Японии построен опытный завод для выкармливания тутового шелкопряда искусственной пищей и специальная лаборатория для ее изготовления. Завод производит 50 т коконов в год при выходе гусениц до 50 раз в году и использует 500 т искусственной пищи.

Синтетическая питательная среда состоит из искусственно приготовленных очищенных веществ. Идеальная синтетическая среда должна содержать только вещества известного химического состава. Такая среда называется *химически определенной*. Например, для тараканов *Blatella germanica* и тлей *Acyrtosiphon pisum* были предложены удачные варианты химически определенного пищевого рациона. При выкормке тлей на химически определенной синтетической пище удалось получить 46 непрерывных поколений партеногенетических самок без существенного снижения их плодовитости. Однако синтетические среды бывают и *химически неопределенными*, когда они содержат такие сложные продукты, как казеин, яичный альбумин, декстрин, агар и др. Во всех этих продуктах в виде примесей могут присутствовать небольшие количества витаминов или минеральных солей. Поэтому во многих синтетических средах не все входящие в них вещества имеют заранее известный химический состав.

Использование заменяющей и полусинтетической среды позволяет получать высокие показатели в отношении скорости развития, выживаемости и плодовитости насекомых. Иногда искусственная питательная среда оказывается даже более благоприятной, чем естественная пища. Применение такой среды создает возможность непрерывного выращивания насекомых и получения их в массовых количествах. Однако заменяющие и полусинтетические среды мало пригодны для изучения потребностей насекомых в химических компонентах пищи. Подобные исследования проводятся с использованием синтетических пищевых рационов. Следовательно, заменяющие, полусинтетические и синтетические среды преследуют разные цели, а для одного и того же вида насекомых может быть предложено несколько рецептов искусственной пищи.

РОЛЬ СИМБИОТИЧЕСКИХ МИКРООРГАНИЗМОВ В ПИТАНИИ И ПИЩЕВАРЕНИИ НАСЕКОМЫХ

На поверхности и внутри тела насекомых обнаружены многочисленные микроорганизмы, в том числе бактерии, дрожжевые грибы и простейшие. Некоторые из этих микроорганизмов являются патогенными для насекомых, а другие находятся в симбиотических взаимоотношениях со своими хозяевами. Симбиотические микроорганизмы могут участвовать в переваривании трудно усваиваемой пищи или снабжать насекомых витаминами и другими необходимыми органическими веществами.

В число пищеварительных ферментов, продуцируемых микроорганизмами входят карбогидразы, протеазы и липазы. В некоторых случаях симбионты поставляют ферменты, действующие на те же вещества, что и ферменты, выделяемые насекомыми. Но в других случаях микроорганизмы, населяющие пищеварительный тракт, выделяют такие ферменты, которые самими насекомыми не продуцируются. Например, многие насекомые, питающиеся древесиной, не

имеют собственной целлюлазы и сбраживают клетчатку при участии простейших из класса жгутиконосцев (*Mastigophora*).

Наиболее ясные доказательства участия симбионтов в расщеплении клетчатки были получены для разных видов термитов и для тараканов рода *Cryptocercus*. В задней кишке этих насекомых можно обнаружить богатую и разнообразную фауну жгутиконосцев, принадлежащих к отрядам *Polymastigida* и *Hypermastigida*. Симбиотические простейшие безусловно необходимы для термитов и тараканов при их питании древесиной. Термиты, лишённые симбионтов, не могут извлекать питательные вещества из клетчатки и погибают от голода. Однако они живут достаточно долго на среде, содержащей глюкозу.

Некоторые микроорганизмы-симбионты насекомых могут синтезировать витамины, стерины и незаменимые аминокислоты. У табачного жука *Lasioderma serricorne* и хлебного точильщика *Stegobium paniceum* личинки нуждаются только в двух витаминах группы В, а после искусственного удаления симбионтов они требуют семи витаминов. В чистой культуре дрожжи, выделенные из хлебного точильщика, синтезируют тиамин, рибофлавин, никотиновую, фолиевую и пантотеновую кислоты, пиридоксин и биотин, т. е. как раз те витамины, без которых жуки, обладающие симбионтами, могут обходиться. Следовательно, для хлебного точильщика дрожжевые грибы являются поставщиками всех основных витаминов группы В. У таракана *Blatella germanica* симбиотические микроорганизмы снабжают своих хозяев не только витаминами, но и некоторыми незаменимыми аминокислотами.

Симбионты имеют особенно большое значение в питании кровососущих насекомых, так как кровь содержит очень мало витаминов. У клопа *Rhodnius prolixus* поставщиками необходимых витаминов являются актиномицеты *Nocardia rhodnii*. Они снабжают клопов пиридоксином, тиамин, пантотеновой и никотиновой кислотами. Биотин и фолиевая кислота также выделяются симбионтами, но они в достаточных количествах присутствуют и в самой крови. Личинки клопа, лишённые симбиотических актиномицетов, плохо растут и не достигают имагинальной стадии, несмотря на поглощение большого количества крови. После заражения личинок симбионтами эти симптомы пищевой недостаточности вскоре исчезают.

Глава четвертая

ВЫДЕЛЕНИЕ

ОСНОВНЫЕ ПУТИ ВЫДЕЛЕНИЯ И ФУНКЦИИ ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫХ ОРГАНОВ

В результате распада химических компонентов пищи в гемолимфе насекомых накапливаются вода, углекислота, различные соли и азотистые соединения. Функции органов выделения заключаются в

удалении из организма этих конечных продуктов обмена веществ и поддержании постоянства внутренней среды.

Мальпигиевы сосуды и задняя кишка служат основными органами выделения у подавляющего большинства насекомых. Мальпигиевы сосуды имеют вид трубочек, открывающихся на границе средней и задней кишки (см. рис. 28, 36). Число этих трубочек подвержено широкой изменчивости (от 2—8 до 80—100), но в небольших таксономических группах оно достаточно постоянно. В подклассе первичнобескрылых насекомых (Apterygota) мальпигиевы сосуды либо совсем отсутствуют (отряд Collembola), либо представлены небольшими сосочками в начале задней кишки (отряд Protura), либо хорошо развиты (отряд Thysanura). В подклассе крылатых насекомых (Pterygota) проявляется ясно выраженная тенденция к олигомеризации (уменьшению числа) мальпигиевых сосудов в процессе филогенеза. Вторичная редукция мальпигиевых сосудов наблюдается у тлей.

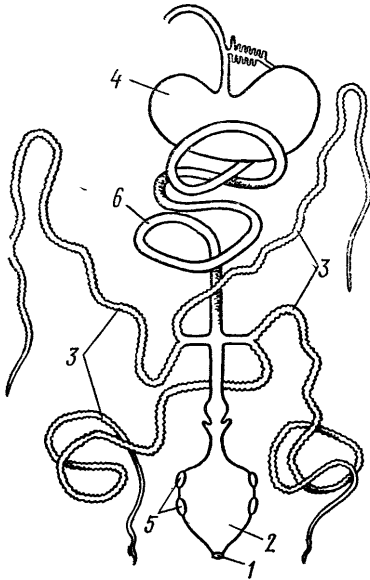


Рис. 36. Пищеварительный тракт и мальпигиевы сосуды мухи *Calliphora vicina* (по Berridge, Oschman, 1969):

1 — анальное отверстие, 2 — задняя кишка, 3 — мальпигиевы сосуды, 4 — пищевой резервуар, 5 — ректальные сосочки задней кишки, 6 — средняя кишка

Мальпигиевы сосуды могут свободно заканчиваться в гемолимфе (рис. 36), но у некоторых клопов они попарно срастаются своими концами, образуя две замкнутые петли. В ряде случаев кончики мальпигиевых сосудов прирастают к задней кишке. Подобное явление, получившее название *криптонефрии*, особенно характерно для сетчатокрылых,

жуков, гусениц и личинок пилильщиков. Криптонефрия — специальное приспособление для экономии расхода влаги, так как криптонефридальная часть выделительной трубочки помогает насыщать воду из задней кишки. Поэтому срастание мальпигиевых сосудов с кишечником отмечается, главным образом, у тех насекомых, которые вынуждены экономить воду. У живущих в воде плавунцов из отряда жесткокрылых (Dytiscidae) или у заселяющих почву личинок шелкунов (Elateridae) мальпигиевы сосуды свободные, а у обитателей открытых наземных стаций они криптонефридальные. Многие листоеды (Chrysomelidae) ведут открытый дневной образ жизни и имеют криптонефридальные сосуды. Однако у радужниц (род *Donacia* из того же семейства), в личиночной стадии обитающих в воде криптонефрия не наблюдается.

Полость мальпигиевых сосудов заполнена *экскретами*, растворенными или взвешенными в воде. Стенки сосудов построены из однослойного эпителия, который прикрывается снаружи базальной мембраной и мышечными волокнами. Поверхность эпителиальных клеток, обращенная внутрь сосуда, несет рабдориум (палочковый слой). Его строение неодинаково у разных видов насекомых или даже в участках одной и той же выделительной трубочки. Сокращения мышечных волокон обуславливают перистальтические и антиперистальтические движения сосудов, необходимые для перемешивания экскретов и их проталкивания в кишечник. Эти сокращения вызываются только мышечной активностью, потому что мальпигиевы сосуды насекомых не иннервируются.

Экскреторные функции мальпигиевых сосудов тесно связаны с функциями задней кишки. В простейшем случае мальпигиевы сосуды только насасывают плазму гемолимфы и передают ее в заднюю кишку. Все остальные задачи выполняют ректальные сосочки задней кишки, которые возвращают в гемолимфу воду и другие полезные вещества, а обезвоженные экскреты и «лишние» молекулы удаляют из организма. Однако у многих насекомых мальпигиевы сосуды тоже участвуют в обратном отсасывании воды, хотя и в этих случаях ректальные сосочки играют важную роль в окончательном формировании экскретов. Таким образом, мальпигиевы сосуды и задняя кишка образуют единый комплекс выделительных органов, избавляющих гемолимфу от конечных продуктов обмена веществ.

Некоторые органы, не относящиеся к комплексу мальпигиевых сосудов и задней кишки, тоже могут быть причастными к процессам выделения. Например, у гусениц семейства Saturniidae *средняя кишка* участвует в выведении из организма ионов калия, содержащихся в растительном корме. Калий, поглощаемый во время питания гусениц, может легко пройти через стенки кишечника в гемолимфу и вызвать ее «перенасыщение» неорганическими ионами. Для противодействия пассивному потоку ионов, направленному из полости кишечника в полость тела, необходима обратная транспортировка калия в кишечник. Эту задачу выполняют клетки среднекишечного эпителия. Показано, что у гусениц *Hyalophora cecropia* особые клетки средней кишки снабжены «калиевыми помпами», осуществляющими активный перенос ионов в полость кишечника. Помпы проявляют избирательное отношение к неорганическим ионам: они транспортируют ионы калия и рубидия, но не транспортируют ионы натрия и лития.

У бабочек *H. cecropia* определенную роль в процессах выделения играют парные *лабиальные железы*. Основным экскреторным продуктом этих желез является KHCO_3 . Предполагается, что максиллярные железы клопов тоже выполняют выделительную функцию. Наконец, у тараканов надсемейства *Blaberoidea* описаны особые *урикозные железы*, секретирующие мочевую кислоту. Урикозные железы относятся к мужским придаточным железам; они представлены группой обособленных трубочек. Производимая

ими мочевая кислота изливается на сперматофоры и предохраняет их от поедания самками или другими насекомыми.

Мальпигиевы сосуды и задняя кишка относятся к органам *эмункториальной экскреции*: они освобождают организм насекомого от конечных продуктов обмена веществ путем выведения экскретов во внешнюю среду. В органах *накопительной экскреции* конечные продукты обмена веществ поглощаются из гемолимфы и накапливаются в клетках или тканях без непосредственного выноса их наружу. У насекомых важнейшими органами накопительной экскреции служат жировое тело и перикардиальные клетки.

Жировое тело в основном состоит из клеток, накапливающих запасные питательные вещества. В его составе обнаруживаются и *уратные клетки*, накапливающие мочевую кислоту. Выделительная функция этих клеток приобретает важное значение в те периоды развития насекомых, когда деятельность эмункториальных органов становится невозможной или затрудняется. Например, у эндопаразитических личинок экскреторные продукты откладываются в жировом теле, потому что их выведение в организм хозяина могло бы привести к отравлению и гибели самого паразита. Вынос экскретов наружу осуществляется лишь после вылета имаго. У куколок двукрылых задняя кишка и мальпигиевы сосуды подвергаются гистолиту и не функционируют, а мочевая кислота аккумулируется в уратных клетках жирового тела.

Личинки ос, шмелей и пчел всю жизнь проводят в небольших ячейках, снабженных пищей, и не выделяют экскременты до момента окукливания. Конечные продукты обмена веществ откладываются в органах накопительной экскреции, в особенности — в жировом теле. У личинки медоносной пчелы *Apis mellifera* мальпигиевы сосуды оканчиваются слепо, вообще не соединяются с кишечником и не содержат мочевую кислоту. Только у куколки мальпигиевы сосуды вступают в связь с кишечником и постепенно переносят сюда мочевую кислоту, накопившуюся в уратных клетках за весь период личиночного развития. Освобождение кишечника от экскретов происходит во время первого вылета из улья.

Перикардиальные клетки обычно окружают аорту и сердечный сосуд, но иногда образуют клеточные скопления и в других участках тела. Эти клетки могут активно поглощать красители, крупные белковые молекулы и всевозможные коллоидные частицы, попадающие в гемолимфу.

Эпидермальные клетки и их производные считаются дополнительными органами накопительной экскреции. Конечные продукты обмена веществ могут использоваться эпидермисом для синтеза пигментов — меланинов, оммохромов и птеринов. Особенно тесно связана с экскретами группа птеринового пигментов. Эти пигменты синтезируются из тех же самых пуриновых оснований (аденина и гуанина), из которых образуется и мочевая кислота. Полагают, что первоначально сами птерины использовались в качестве экскреторных продуктов, но в ходе эволюции вторичная пигментная функция птеринов вытеснила их первичную экскреторную функцию.

ФОРМИРОВАНИЕ ЭКСКРЕТОВ В ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫХ ОРГАНАХ

Процесс формирования и выделения экскретов называется *диурезом*. Для большинства наземных насекомых характерно сильное обезвоживание экскретов во время диуреза. Например, у кровососущего клопа *Rhodnius prolixus* через несколько дней после питания в составе экскретов содержится примерно 55% азотистых веществ, 40% минеральных соединений и только 5% воды. У водных насекомых содержание воды в экскретах значительно выше, чем у наземных.

Формирование экскретов в мальпигиевых сосудах и задней кишке протекает в две фазы. В первую фазу происходит фильтрация жидкой части (плазмы) гемолимфы, а во вторую фазу вода и другие полезные для организма вещества подвергаются обратному всасыванию (реабсорбции) и возвращаются в гемолимфу. Окончательно сформировавшиеся экскреты выводятся наружу вместе с экскрементами.

Содержащаяся в мальпигиевых сосудах жидкость соответствует *первичной моче* млекопитающих. Она образуется во время первой фазы экскреторного процесса за счет фильтрации из гемолимфы воды, солей, сахаров, аминокислот и конечных продуктов азотистого обмена. По осмотическому давлению эта жидкость почти не отличается от плазмы гемолимфы, но концентрация ионов K^+ в ней намного выше, чем в гемолимфе (табл. 3). Этот факт свидетельствует об активном переносе ионов K^+ в полость мальпигиева сосуда и о их особой роли в формировании экскретов. Жидкость, содержащаяся в задней кишке, образуется во время второй фазы экскреторного процесса. Она соответствует *вторичной (конечной) моче* млекопитающих. При формировании вторичной мочи осмотическое давление заметно возрастает благодаря реабсорбции воды.

У палочника *Carausius morosus* мальпигиевы сосуды свободно заканчиваются в полости тела, не срастаясь с задней кишкой (рис. 37, А). На всем протяжении выделительной трубочки клетки имеют одинаковое строение, и все они формируют первичную мочу. При этом ионы Na^+ и K^+ активно транспортируются в полость сосуда, а перенос молекул воды протекает сопряженно с активным транспортом калия. Ионы Ca^{2+} , Mg^{2+} , неорганические анионы, аминокислоты и сахара проникают в выделительную трубочку в результате их пассивного переноса, обусловленного градиентом концентрации. Формирование вторичной мочи происходит только в задней кишке палочника. Вода, неорганические ионы, аминокислоты и сахара через стенки задней кишки возвращаются в гемолимфу.

Мочевая кислота, составляющая один из основных азотистых экскретов у насекомых, в первичной моче содержится в такой же концентрации, как и в гемолимфе. Предполагается, что мочевая кислота проникает в мальпигиевы сосуды в виде хорошо растворимых уратов — мочекислового калия и мочекислового натрия. Когда эти соли попадают в заднюю кишку, натрий и калий освобождаются, а плохо

растворимая мочевая кислота выпадает в осадок в виде кристаллических конкреций и включается в состав концентрированной вторичной мочи.

Таблица 3. Осмотическое давление (изотоническая концентрация NaCl) и содержание неорганических ионов в плазме у двух видов насекомых (по Ramsay, 1952—1955)

Насекомые	Гемолимфа и участки выделительной системы	Осмотическое давление	Содержание ионов, ммоль/л		
			Na ⁺	K ⁺	Cl ⁻
Палочник <i>Carausius morosus</i>	Плазма гемолимфы	171	11	18	87
	Мальпигиевы сосуды	171	5	145	65
	Задняя кишка	390	17	327	—
Клоп <i>Rhodnius prolixus</i>	Плазма гемолимфы	206	174	7	155
	Дистальная часть мальпигиевых сосудов	228	114	104	180
	Проксимальная часть мальпигиевых сосудов	199	158	50	—
	Задняя кишка	358	161	191	—

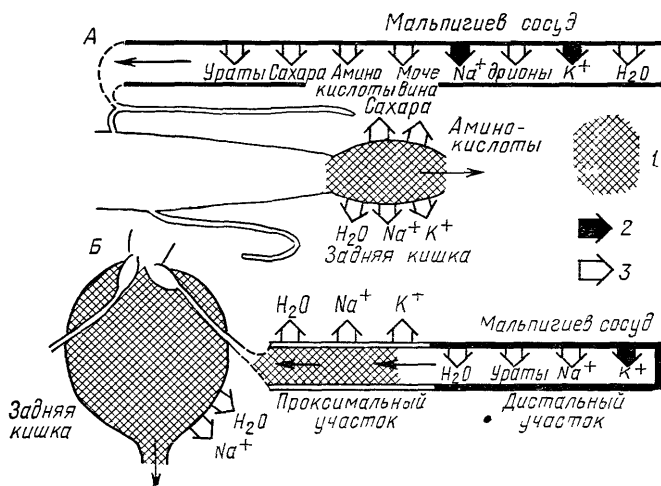
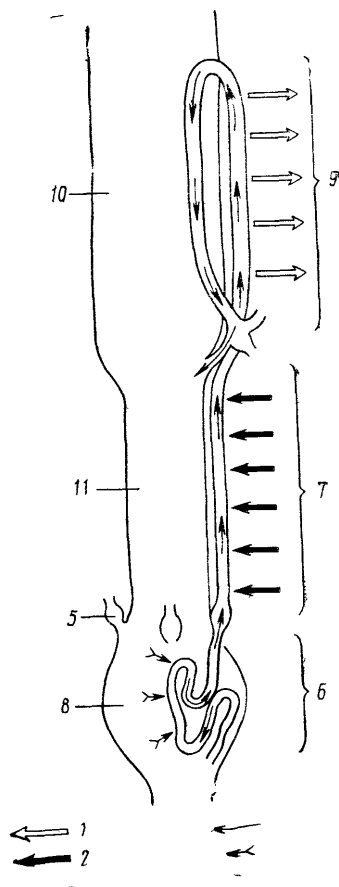


Рис. 37. Схема транспорта ионов и молекул в мальпигиевых сосудах и задней кишке палочника *Carausius morosus* (А) и кровососущего клопа *Rhodnius prolixus* (Б) (по Stobbart, Shaw, 1964, в модификации Chapman, 1969):

1 — гранулы мочевой кислоты, 2 — активный транспорт ионов, 3 — пассивный транспорт ионов и молекул (или способ транспорта не установлен)

Рис. 38. Схема транспорта экскретов, солей и воды в мальпигиевом сосуде гусеницы *Corcyra cephalonica* (по Srivastava, 1962):

1 — реабсорбция воды и солей в проксимальном отделе сосуда, 2 — фильтрация гемолимфы в медиальном отделе, 3 — перемещение экскреторных продуктов, воды и солей в полости сосуда, 4 — отсасывание воды и солей из задней кишки в дистальном отделе сосуда. 5 — ректальный сосочек, 6 — дистальный отдел, 7 — медиальный отдел, 8 — прямая кишка, 9 — петля проксимального отдела, 10 — средняя кишка, 11 — тонкая кишка



У клона *Rhodnius prolixus* имеется 4 свободных мальпигиева сосуда. Каждый сосуд подразделен на 2 четко обособленных отдела — дистальный и проксимальный (рис. 37, Б). Клетки дистального отдела, занимающего $\frac{2}{3}$ всей выделительной трубочки, фильтруют плазму гемолимфы и формируют первичную мочу. Реабсорбция воды и полезных веществ начинается в проксимальном отделе мальпигиева сосуда, занимающем $\frac{1}{3}$ его длины, и завершается в задней кишке. В дистальном отделе мальпигиева сосуда содержание мочевой кислоты составляет 3% по отношению к сухой массе азотистых продуктов, в проксимальном отделе оно возрастает до 10%, а в полости задней кишки достигает 97,5%. Следовательно, у *R. prolixus* проксимальный отдел мальпигиева сосуда частично принимает на себя функцию формирования вторичной мочи.

Крипонефридиальные мальпигиевы сосуды гусениц подразделяются на 3 отдела — дистальный, медиальный и проксимальный (рис. 38). Плазма гемолимфы проникает в медиальный отдел выделительной трубочки. Через ее проксимальный отдел реабсорбируются метаболически ценные продукты и вода. Дистальный отдел мальпигиева сосуда, который прирастает к задней кишке, несет осморегуляторные функции и отсасывает воду из задней кишки. В дальнейшем эта вода используется для вымывания экскретов из двух других отделов.

Сравнение функциональной организации мальпигиевых сосудов палочника *Carausius morosus*, клопа *R. prolixus* и гусениц демонстрирует одно из направлений эволюции выделительных органов. В процессе приспособления насекомых к условиям наземного существования происходило расширение функций мальпигиевых сосудов — от фильтрации жидкой части гемолимфы к процессам реабсорбции, связанным с формированием вторичной мочи.

РЕГУЛЯЦИЯ ВЫДЕЛЕНИЯ

У насекомых диурез регулируется специальным *диуретическим гормоном*, который продуцируется нейросекреторными клетками центральной нервной системы. Этот гормон усиливает секрецию первичной мочи мальпигиевыми сосудами (рис. 39).

Химический фактор, усиливающий диурез, выделяется в гемолимфу во время питания, и пока он присутствует в гемолимфе, поддерживается высокая

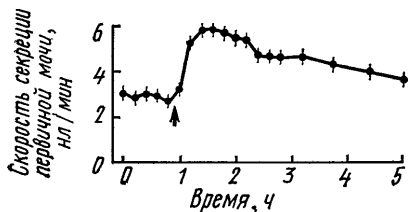


Рис. 39. Влияние мозгового экстракта, содержащего диуретический гормон, на скорость секреции первичной мочи мальпигиевыми сосудами палочника *Carausius morosus* (по Pilcher, 1970):

стрелкой обозначено добавление мозгового экстракта в физиологический раствор, омывающий мальпигиевы сосуды

скорость диуреза. У палочников и растительноядных клопов основными источниками диуретического гормона являются мозг и кардиальные тела (*corpora cardiaca*), а у клопа-кровососа *Rhodnius prolixus* аналогичный гормон выделяется сложным грудным ганглием. По мнению Берриджа (Berridge, 1966) ведущая роль грудного ганглия в регуляции выделения у *R. prolixus* представляет собой специальную адаптацию, связанную с поглощением больших порций азотистых продуктов. Известно, что за время однократного питания клоп насасывает такое количество крови, которое в 2—3 раза превышает его собственную массу. По-

видимому, гормон грудных ганглиев позволяет быстро избавиться от вредных веществ, образующихся при переваривании крови: попадая в гемолимфу, он увеличивает скорость диуреза в 1000 раз. В то же время у растительноядного клопа *Oncopeltus fasciatus* гормон мозга вызывает лишь 6-кратное повышение скорости диуреза.

Выделение диуретического гормона из нейросекреторных клеток в гемолимфу контролируется чувствительными нервными клетками, расположенными в брюшке. Заполнение кишечника кровью во время питания клопа *R. prolixus* вызывает растяжение брюшка и возбуждение внутренних рецепторов. Сигналы от этих рецепторов поступают в нервные центры и вызывают выделение гормона, усиливающего диурез.

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ АЗОТИСТЫХ ЭКСКРЕТОВ

Полное расщепление углеводов и жиров в теле животных приводит к образованию углекислоты и воды. При расщеплении нуклеотидов и белков помимо этих неспецифических продуктов обмена веществ образуются специфические экскреторные продукты, содержащие азот. Химическая природа азотистых экскретов определяется особенностями эволюции и экологическими условиями обитания

животных. У большинства наземных насекомых основным конечным продуктом азотистого обмена является *мочевая кислота*, а у водных обитателей и у личинок мясных мух — *аммиак* (табл. 4).

При распаде нуклеотидов получают обогатенные азотом пиримидиновые и пуриновые основания. Азот пиримидиновых оснований — цитозина, тимина и урацила — может выделяться в виде мочевины и аммиака. Обычно пиримидины не подвергаются дальнейшему расщеплению, а используются в процессах обмена веществ в самом организме насекомого. Иная судьба у пуриновых оснований — аденина и гуанина, которые служат предшественниками азотистых продуктов экскреции (рис. 40).

У паукообразных в значительных количествах выделяются пуриновые основания. Гуанин служит основным азотистым экскретом у пауков. Однако в составе азотистых продуктов, экскретируемых насекомыми, гуанин встречается редко. Обычно в теле насекомых пуриновые основания подвергаются окислению и дезаминированию по *уриколитическому пути*, ведущему от аденина и гуанина через гипоксантин и ксантин к мочевой кислоте.

Гипоксантин и ксантин присутствуют в экскретах насекомых, но их содержание обычно незначительное. Производные мочевой кислоты — *аллантоин* и *аллантоиновая кислота* — тоже могут использоваться насекомыми в качестве экскреторных продуктов (табл. 4).

Аллантоиновая кислота даже приобретает значение основного азотистого экскрета у некоторых чешуекрылых.

Выбор мочевой кислоты в качестве главного азотистого экскрета у наземных насекомых обусловлен ее сравнительно низкой токсичностью и слабой растворимостью в воде (рис. 40). Мочевая кислота выпадает в осадок из водного раствора, поэтому ее выведение из организма не связано со значительными затратами воды. Преобладание в экскретах мочевой кислоты характерно для высоко

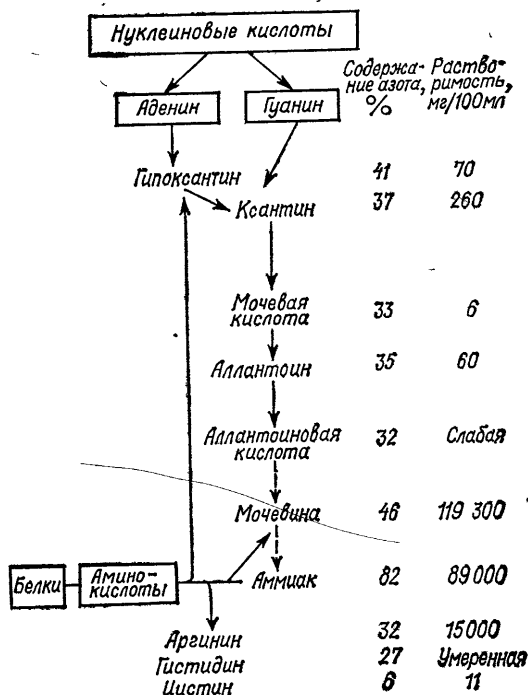


Рис. 40. Азотистые экскреты и их взаимные превращения у насекомых (по Bursell, 1967)

Таблица 4. Процентные соотношения продуктов азотистого обмена у наземных и водных насекомых (по Чапман, 1969)

Насекомые, экологические группы и стадии развития	Азотистые экскреты				
	Мочевая кислота	Мочевина	Аммиак	Аллантоин и аллантоиновая кислота	Аминокислоты
<i>Наземные</i>					
Имаго клопа <i>Rhodnius</i>	90	+ ¹	0	0	+
Личинка клопа <i>Dysdercus</i>	0	12	0	61	13
Гусеница шелкопряда <i>Bombyx</i>	86	0	0	0	0
Имаго павлиноглазки <i>Attacus</i>	81	+	1—8	0	0
Имаго комара <i>Aedes</i>	47	12	6	0	4
Имаго комара <i>Anopheles</i>	42	9	8	0	5
Имаго комара <i>Culex</i>	47	8	10	0	5
Личинка мухи <i>Lucilia</i>	0	0	90	10	0
<i>Водные</i>					
Личинка стрекозы <i>Aeshna</i>	8	0	74	0	0
Личинка вислокрылки <i>Sialis</i>	0	0	90	0	0

¹ Присутствие следовых количеств данного экскрета.

организованных наземных животных и может рассматриваться как следствие приспособления насекомых к сохранению влаги. Низкая токсичность мочевой кислоты создает возможность ее накопления в уратных клетках жирового тела, что открывает еще один путь для избавления организма от конечных продуктов азотистого обмена. Аллантоиновая кислота тоже отличается слабой растворимостью (рис. 40), поэтому у некоторых гусениц и бабочек она приобретает значение основного продукта эмунокториальной экскреции. Однако аллантоиновая кислота более токсична, чем мочевая кислота, и у куколок чешуекрылых, у которых функционируют только органы накопительной экскреции, ее концентрация низкая.

У водных насекомых распад нуклеотидов не останавливается на стадии аллантоиновой кислоты, а продолжается вплоть до образования аммиака. Этот простейший продукт азотистого обмена характеризуется высокой растворимостью в воде, но даже в низких концентрациях он может вызывать тяжелые отравления. Поэтому использование аммиака в качестве экскрета возможно только при условии сильного разведения его в воде. Такой способ выделения доступен водным насекомым (табл. 4), которым не приходится экономить влагу. Среди наземных видов личинки мясной мухи *Lucilia sericata*, обитающие в разжиженном мясном субстрате, тоже выделяют аммиак подобно водным насекомым.

При распаде белков получают аминокислоты, которые в небольших количествах включаются в состав экскретов. В качестве экскреторных продуктов обычно используются аргинин и гистидин, так как именно эти аминокислоты характеризуются почти таким же высоким содержанием азота, как и мочевая кислота (рис. 40). Однако большая часть аминокислот у наземных насекомых не выводится из организма, а подвергается дальнейшим превращениям по урикогелическому пути, ведущему от аммиака и мочевины через аллантаин и аллантаиновую кислоту к мочевой кислоте.

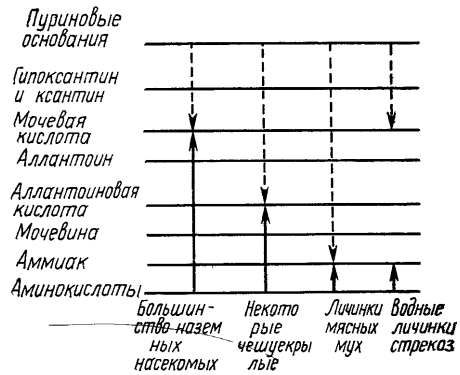


Рис. 41. Соотношения урикогелических и урикогелических реакций при образовании азотистых экскретов у насекомых:

пунктирные стрелки — урикогелический путь, сплошные — урикогелический путь

Многие насекомые способны и к урикогелическому образованию мочевой кислоты (рис. 41). Некоторые гусеницы и бабочки в

ходе урикогелических и урикогелических реакций образуют не мочевую, а аллантаиновую кислоту. У личинок мясных мух аммиак является конечным продуктом всех реакций азотистого обмена. Наконец, у личинок стрекоз образование мочевой кислоты происходит только в результате урикогелического распада пуриновых оснований, а урикогелический путь завершается образованием аммиака.

Глава пятая

ГЕМОЛИМФА, ЖИРОВОЕ ТЕЛО И ОРГАНЫ КРОВООБРАЩЕНИЯ

ГЕМОЛИМФА И ЕЕ ФУНКЦИИ

Насекомые, как и все остальные членистоногие, имеют незамкнутую кровеносную систему. Гемолимфа представляет собой единственную тканевую жидкость в теле насекомых. Подобно крови позвоночных она состоит из жидкого межклеточного вещества — плазмы — и находящихся в ней клеток — гемоцитов. Но в отличие от крови позвоночных гемолимфа циркулирует не по замкнутым кровеносным сосудам, а в полости тела (в гемоцеле). К тому же в ней нет клеток, снабженных гемоглобином или другим дыхательным пигментом.

Плазма гемолимфы содержит широкий набор неорганических и органических соединений. Она является той внутренней средой, в которой живут и функционируют все клетки организма насекомого. Гемоциты либо находятся в свободном взвешенном состоянии в плазме, либо неподвижно оседают на поверхности внутренних органов. У большинства насекомых в 1 мм³ гемолимфы содержится от 10000 до 100000 клеток. Общее число гемоцитов, свободно циркулирующих в теле таракана *Periplaneta americana*, составляет 9 — 13 миллионов, а их суммарный объем достигает 10% от объема гемолимфы.

Гемолимфа осуществляет транспорт питательных веществ от стенок кишечного канала ко всем органам. В выполнении этой *трофической функции* принимают участие гемоциты и химические соединения плазмы. Часть питательных веществ поступает из гемолимфы в клетки жирового тела. При голодании, диапаузе или во время линьки эти резервные продукты вновь переходят в гемолимфу и могут быть доставлены к местам их использования. У насекомых, развивающихся с полным превращением, те продукты, которые освобождаются при гистоллизе личиночных тканей, тоже транспортируются гемолимфой.

Вторая важная функция гемолимфы связана с ее участием в защите насекомых от инфекционных заболеваний и заражения паразитами. В выполнении этой *защитной функции* участвуют белки плазмы, гемоциты, способные к фагоцитозу, и клетки, образующие гемоцитарные капсулы вокруг многоклеточных паразитов.

Гидростатическое давление, развиваемое гемолимфой, используется при выполнении ею *механической функции*. Оно обеспечивает раскручивание хоботка у бабочек и расправление крыльев после выхода из куколки или после превращения бескрылой личинки в крылатое взрослое насекомое.

ОСМОТИЧЕСКОЕ ДАВЛЕНИЕ ГЕМОЛИМФЫ И ЕГО РЕГУЛЯЦИЯ

Плазма гемолимфы представляет водный раствор неорганических и органических веществ. Суммарная концентрация этих веществ определяет *осмотическое давление гемолимфы*. Оно зависит от количества молекул или ионов в определенном объеме растворителя, но не зависит от природы растворенных веществ. Поэтому все химические соединения, находящиеся в плазме, являются взаимозаменяемыми в отношении их влияния на осмотическое давление. Эталонном для сравнения осмотических давлений разных растворов служат изотонические растворы NaCl¹. Осмотическое давление гемолимфы насекомых обычно соответствует 0,7—1,3% раствора NaCl

¹ Изотоническими называются растворы, осмотические давления которых равны. Раствор, осмотическое давление которого ниже, чем у контрольного раствора, называется гипотоническим, а раствор, имеющий повышенное осмотическое давление, — гипертоническим.

Изотоническая концентрация NaCl может рассматриваться как простейший *физиологический раствор*, предназначенный для работы с изолированными органами и тканями насекомых. Более совершенные физиологические растворы являются не только изотоническими, но и изоионическими, так как они содержат неорганические ионы в соотношениях, характерных для плазмы гемолимфы. В качестве примера можно привести состав физиологического раствора,

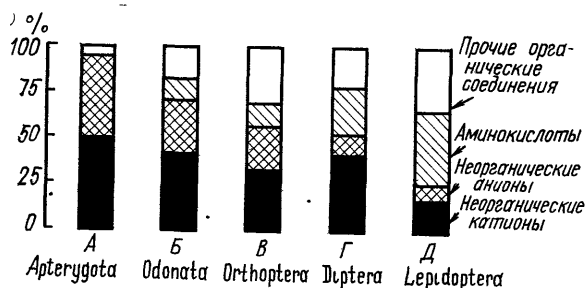


Рис. 42. Процентные соотношения концентраций осмотически эффективных соединений в плазме гемолимфы у первичнобескрылых насекомых (А), стрекоз (Б), прямокрылых (В), двукрылых (Г) и чешуекрылых (Д) (по Sutcliffe, 1963)

предложенного Ямасаки и Нарахаша (Yamasaki, Narahashi, 1959) для таракана *Periplaneta americana* (в граммах на литр дистиллированной воды): NaCl — 12,5, KCl — 0,2, KH_2PO_4 — 0,03 и CaHPO_4 — 0,25.

У позвоночных и многих беспозвоночных животных осмотическое давление внутрисполостных жидкостей создается, главным образом, неорганическими катионами и анионами. В гемолимфе членистоногих неорганические ионы продолжают доминировать у ракообразных, паукообразных, многоножек и первичнобескрылых насекомых. Например, в гемолимфе первичнобескрылых неорганические ионы составляют около 95% от общего содержания осмотически эффективных соединений (рис. 42, А). Однако у крылатых насекомых состав гемолимфы существенно изменяется. В таких отрядах как стрекозы и прямокрылые содержание неорганических ионов снижается до 70 и 55%, а аминокислоты составляют 10% осмотической концентрации гемолимфы (рис. 42, Б, В). Вклад аминокислот в создание осмотического давления возрастает до 25% у двукрылых и почти до 40% у чешуекрылых (рис. 42, Г, Д). Очевидно в ходе эволюции крылатых насекомых происходило постепенное замещение неорганических ионов гемолимфы аминокислотами, которые на высших этапах филогенеза получили преобладающее значение в качестве осмотически эффективных соединений.

Насекомые имеют специальные механизмы осморегуляции, поддерживающие осмотическое давление гемолимфы на постоянном

уровне. В процессы осморегуляции вовлекаются покровные ткани, кишечник и мальпигиевы сосуды.

Пресноводные насекомые хорошо регулируют осмотическое давление плазмы по отношению к омывающей их воде. У личинок комаров *Aedes aegypti* и *Culex pipiens* осмотическое давление гемолимфы почти одинаковое в дистиллированной воде и при концентрации солей, достигающей 1%. В более

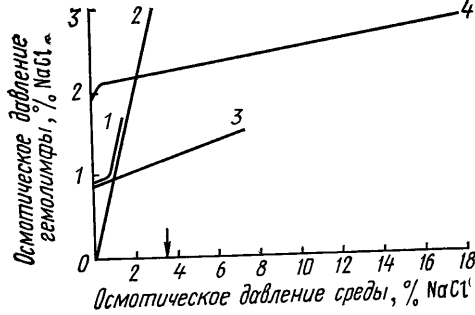


Рис. 43. Зависимость осмотического давления гемолимфы от осмотического давления среды у водных личинок двукрылых (по Shaw, Stobbart, 1963):

1 — личинки комара *Aedes aegypti*, обитающие в пресной воде, 2 — изотоническая линия, иллюстрирующая прямую зависимость осмотического давления от содержания солей в воде, 3 — личинки комара *Aedes detritus*, обитающие в солоноватой воде, 4 — личинки мухи *Ephydra cinerea*, обитающие в соленой воде

комаров поглощают неорганические ионы преимущественно через анальные папиллы. Показано, что 90% ионов Na^+ , проникающих в гемолимфу личинок из внешней среды, транспортируется через поверхность анальных папилл. В семействе комаров-звонцов (*Chironomidae*) приспособление личинок к жизни в водоемах с низким содержанием солей (например, оз. Байкал) ведет к увеличению размеров анальных папилл. Наоборот, у видов, обитающих в морях и соленых озерах, папиллы редуцированы до степени небольших бугорков. Адаптация личинок комаров к повышенной солености сопровождается уменьшением размеров анальных папилл (рис. 44).

Насекомые, обитающие в солоноватой воде, тоже обладают осморегуляторными механизмами, однако, эти механизмы допускают постепенное увеличение осмотического давления гемолимфы по мере возрастания концентрации солей в воде (рис. 43, 3). По-видимому, насекомые — обитатели солоноватых вод выработали какие-то физиологические особенности, позволяющие им без вреда выдерживать значительные изменения осмотического давления гемолим-

концентрированных растворах осморегуляция не осуществляется, и осмотическое давление гемолимфы возрастает параллельно с увеличением содержания солей в воде (рис. 43, 1, 2). Аналогичные данные получены и для других пресноводных насекомых. Все они оказались не приспособленными к существованию в воде с высокой концентрацией солей.

Следовательно, у пресноводных насекомых осморегуляторные механизмы могут поддерживать только гипертоничность, но не гипотоничность гемолимфы по отношению к окружающей среде. Гипертоническое состояние плазмы поддерживается благодаря активному поглощению ионов через кишечник, покровы и различные покровные образования. Личинки

фы. На этой основе возникла замечательная экологическая лабильность некоторых видов рода *Chironomus*, способных жить и в пресной и в морской воде.

Насекомые, обитающие в соленой воде, могут регулировать осмотическое давление гемолимфы, находясь в среде с широким диапазоном солености. К таким насекомым относятся, например, личинки мух-береговушек (*Ephydriidae*). Личинки *Ephydrella sp.* остаются живыми в течение нескольких дней как в дистиллированной воде, так и при концентрации NaCl, достигающей 29%. Личинки другой мухи *Ephydra cinerea*, встречающиеся в Большом Соленом озере в штате Юта (США), поддерживают гипотоническое состояние гемолимфы в воде с соленостью NaCl равной 18% (рис. 43,4). У этих личинок ионы Na^+ , проникающие в кишечник и в гемоцель, быстро выводятся из организма благодаря интенсивной работе мальпигиевых сосудов и задней кишки.

Наземные насекомые могут поддерживать осмотическое давление гемолимфы и противостоять его повышению в результате испарения воды с поверхности тела. Снижение относительной влажности воздуха до 0 — 10% приводит к резкому усилению скорости испарения, но сопровождается незначительным повышением осмотического давления гемолимфы. Насекомые могут также противодействовать повышению осмотического давления гемолимфы при увеличении содержания солей в пище и питьевой воде или при искусственном введении гипертонического солевого раствора в кишечник и гемоцель.

Регуляция осмотического давления гемолимфы основана на изменениях количества растворенных в ней веществ. У наземных насекомых неорганические ионы и аминокислоты могут активно перемещаться из гемолимфы в ткани и вновь возвращаться в гемолимфу. Направление этих ионных потоков определяется осмотическим давлением гемолимфы. В процессах выведения «излишних» ионов во внешнюю среду особенно велика роль ректальных сосочков задней кишки. Например, у саранчи-шистоцерки *Schistocerca gregaria*, которая может пить и пресную, и соленую воду, при поглощении пресной воды содержание ионов Na^+ и Cl^- в полости прямой кишки (там, где находятся ректальные сосочки) намного ниже, чем в гемолимфе (табл. 5). Однако при поглощении саранчой соленой воды содержание этих же ионов в полости прямой кишки в несколько раз выше, чем в гемолимфе. Следовательно, повышение осмоти-

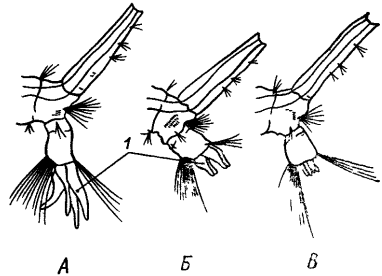


Рис. 44. Изменения размеров анальных папилл у личинок комаров *Aedes aegypti* в зависимости от содержания солей в воде (по Wigglesworth):

A — в дистиллированной воде; B — при 0,006 % NaCl; B — при 0,65% NaCl; 1 — анальные папиллы

ческого давления гемолимфы, обусловленное высоким содержанием солей в питьевой воде, побуждает ректальные сосочки к интенсивному захвату ионов и выведению их из организма. Если же насекомые пьют пресную воду, ректальные сосочки способствуют сохранению ионов и возвращают их в гемолимфу.

Таблица 5. Осмотическое давление и содержание ионов Na^+ и Cl^- в гемолимфе и задней кишке саранчи *Schistocerca gregaria* в зависимости от содержания солей в питьевой воде (по Phillips, 1964)

Питьевая вода	Гемолимфа и участки задней кишки	Осмотическое давление (изотоническая концентрация NaCl, %)	Содержание ионов, ммоль/л	
			Na^+	Cl^-
Пресная	Плазма гемолимфы	1,27	108	115
	Тонкая кишка	1,38	20	93
	Прямая кишка	2,61	1	5
Соленая	Плазма гемолимфы	1,65	158	163
	Тонкая кишка	—	67	192
	Прямая кишка	5,95	405	569

НЕОРГАНИЧЕСКИЕ ВЕЩЕСТВА ГЕМОЛИМФЫ

Свободные неорганические вещества находятся в плазме гемолимфы в ионизированном состоянии. Они используются насекомыми не только для поддержания осмотического давления гемолимфы, но и как резерв ионов, необходимых для работы живых клеток. Процессы, связанные с переносом неорганических ионов через клеточные мембраны, обуславливают возникновение биоэлектрических потенциалов. Поэтому закономерности, управляющие распределением ионов между клетками и внеклеточными растворами, привлекают пристальное внимание физиологов.

К основным катионам гемолимфы относятся натрий, калий, кальций и магний. У каждого вида насекомых количественные соотношения между этими ионами зависят от его систематического положения, среды обитания и пищевого режима.

Для древних и относительно примитивных отрядов крылатых насекомых, таких как стрекозы, тараканы и прямокрылые, характерна высокая концентрация ионов Na^+ при относительно низкой концентрации всех остальных катионов (рис. 45, А—Д). Однако в таких специализированных отрядах, как перепончатокрылые и чешуекрылые, содержание Na^+ в гемолимфе невысокое, и поэтому другие катионы (Mg^{2+} , K^+ или Ca^{2+}) приобретают доминирующее значение (рис. 45, Е—К).

В разных таксономических группах насекомых обитание в водной среде способствует увеличению концентрации ионов Na^+ в гемолимфе и снижению концентрации ионов K^+ . Например, у всех наземных гусениц гемолимфа содержит больше калия, чем натрия

(рис. 45, E—З), а у водных гусениц огневки *Nymphula nymphæta*. наблюдаются обратные соотношения этих катионов. Водные личинки двукрылых и ручейников тоже характеризуются высоким содержанием натрия в гемолимфе.

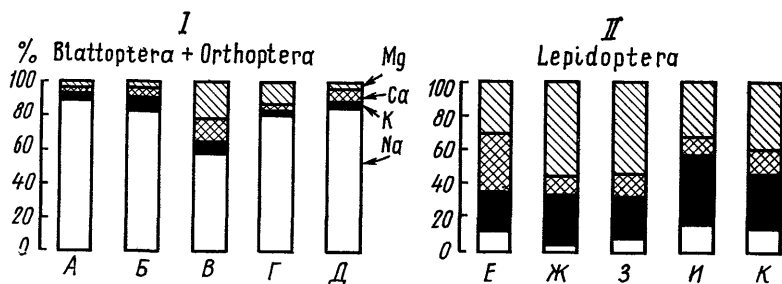


Рис. 45. Процентные соотношения концентраций неорганических катионов в плазме гемолимфы у ортоптеридных насекомых (тараканы и прямокрылые, I) и у чешуекрылых (II) (по Florkin, Jeuniaux, 1974):

A — *Periplaneta americana*, Б — *Leucophaea maderae*, В — *Locusta migratoria*; Г — *Chortophaga viridissima*, Д — *Gryllotalpa gryllotalpa*, E — *Cossus cossus* (гусеница); Ж — *Barathra brassicae* (гусеница); З — *Bombyx mori* (гусеница), И — *Barathra brassicae* (бабочка), К — *Bombyx mori* (бабочка)

Пищевые режимы насекомых отражаются на содержании натрия и других неорганических катионов гемолимфы. Как видно из данных, приведенных в табл. 6, количественные соотношения ионов в гемоцеле зоофагов и фитофагов существенно различаются.

Таблица 6. Относительное содержание неорганических катионов в гемолимфе и корме насекомых (по Florkin, Jeuniaux, 1974)

Насекомые и корма	Содержание ионов, %			
	Na ⁺	K ⁺	Ca ²⁺	Mg ²⁺
Кровь быка	69,9	25,9	1,5	2,7
Гемолимфа личинки овода <i>Gastrophilus intestinalis</i>	78	4,9	2,7	14,4
Древесина тополя (<i>Populus sp.</i>)	0,9	7,3	85,2	6,6
Гемолимфа гусеницы <i>Cossus cossus</i>	12	23,1	33,6	31,3
Листья бирючины (<i>Ligustrum vulgare</i>)	4,4	14,3	77,9	3,8
Гемолимфа палочника <i>Carausius morosus</i>	4,4	13,9	8,2	73,5
Листья картофеля (<i>Solanum tuberosum</i>)	Следы	40,3	35,8	23,9
Гемолимфа жука <i>Leptinotarsa decemlineata</i>	1,1	21,4	15,6	61,9
Листья крыжовника (<i>Grossularia reclinata</i>)	Следы	43,4	47,3	9,3
Гемолимфа личинки пилильщика <i>Pteronidia ribesii</i>	1,3	35,2	14,2	49,3
Листья моркови (<i>Daucus carota</i>)	5,7	39,1	47,4	7,8
Гемолимфа гусеницы <i>Papilio machaon</i>	8,9	29,8	22	39,3

Питание животными кормами, обогащенными ионами Na^+ , способствует усиленному накоплению этих ионов и сохраняет низкую концентрацию K^+ . В опытах на тараканах *Periplaneta americana* показано, что уровень калия в гемолимфе насекомых-полифагов можно искусственно повысить путем скармливания им пищи с высоким содержанием калиевых солей. Растительные корма отличаются высоким содержанием, калия, кальция и магния при низком содержа-

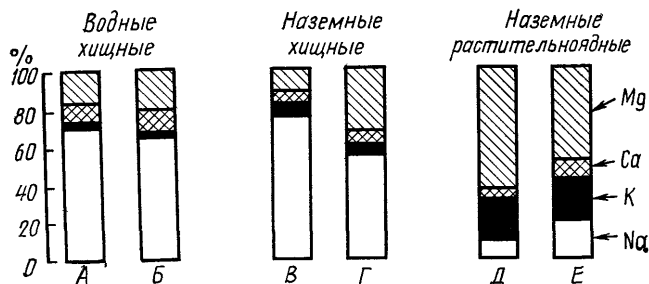


Рис. 46. Процентные соотношения концентраций неорганических катионов в плазме гемолимфы у различных экологических групп жесткокрылых (по Florkin, Jeuniaux, 1974):

A — *Dytiscus marginalis*, B — *Hydrophilus piceus*, B — *Nebria brevicollis*, Г — *Cantharis fusca*, Д — *Gasteroidea vindula*, E — *Rhynchophorus palmarum*

нии натрия. Поэтому у специализированных фитофагов в гемолимфе увеличивается концентрация ионов Mg^{2+} , K^+ и Ca^{2+} , но снижается содержание ионов Na^+ . Для подавляющего большинства фитофагов особенно характерно накопление Mg^{2+} в гемолимфе.

Связь доминирующих катионов гемолимфы с экологическими условиями наглядно выявляется в отряде жесткокрылых. У хищных жуков при водном и наземном образе жизни в гемолимфе доминируют ионы Na^+ (рис. 46, А—Г). У наземных растительоядных жуков на первый план выдвигаются ионы Mg^{2+} ; значительно возрастает и концентрация ионов K^+ (рис. 46, Д, Е).

При неполном метаморфозе насекомых относительное содержание катионов гемолимфы почти не изменяется. У чешуекрылых, испытывающих полный метаморфоз, ионный состав гемолимфы тоже сходен на личиночных и имагинальных стадиях (см. рис. 45, Ж—К). Однако в гемолимфе перепончатокрылых наблюдается смена доминирующих катионов во время полного метаморфоза: у личинок медоносной пчелы *Apis mellifera* доминирует калий, а у взрослых пчел — натрий.

Среди неорганических анионов гемолимфы на первом месте стоит хлор. У насекомых, развивающихся с неполным метаморфозом, от 50 до 80% неорганических катионов гемолимфы уравнивается анионами Cl^- . Однако в гемолимфе насекомых, развивающихся с полным метаморфозом, концентрация хлоридов сильно снижается. У чешуекрылых анионы Cl^- могут уравновесить только 8—14%

неорганических катионов, содержащихся в гемолимфе. Значительный дефицит неорганических анионов в гемолимфе чешуекрылых возмещается, вероятно, анионными группами органических кислот.

Помимо хлора гемолимфа насекомых имеет другие неорганические анионы, например H_2PO_4^- и HCO_3^- . Концентрация этих анионов обычно невысокая, но они могут играть важную роль в поддержании кислотно-щелочного равновесия в плазме гемолимфы.

ОРГАНИЧЕСКИЕ ВЕЩЕСТВА ГЕМОЛИМФЫ

Плазма гемолимфы содержит разнообразные органические вещества — углеводы, органические кислоты, глицерин, липиды, аминокислоты, дипептиды, олигопептиды, белки и пигменты. Из этих веществ липиды и некоторые белки находятся в водной среде в виде коллоидных частиц, а остальные вещества образуют молекулярные или ионные растворы.

Основной *углевод* гемолимфы насекомых — это дисахарид трегалоза, построенный из двух молекул глюкозы (см. с. 73). На долю этого сахара приходится 80—90% всех углеводов, содержащихся в плазме гемолимфы. Известно несколько исключений из этого правила. Например, трегалоза заменяется глюкозой в гемолимфе личинок мухи *Phormia regina*. Однако у куколок и имаго *P. regina* достигается высокое содержание ее в плазме гемолимфы.

У насекомых трегалоза служит транспортной формой углеводов. Клетки жирового тела синтезируют ее из глюкозы, а затем выделяют ее в гемолимфу. Синтезированный дисахарид с током гемолимфы разносится по всему телу и поглощается теми тканями, которые нуждаются в углеводах. В тканях трегалоза расщепляется до глюкозы специальным ферментом — трегалазой.

Высокая активность трегалазы обнаруживается в кишечнике, мальпигиевых сосудах, жировом теле и мышцах. Очевидно, клетки всех этих органов могут использовать трегалозу в качестве поставщика глюкозы, необходимой для энергетического обмена или других биохимических реакций. У многих насекомых глюкоза, освобождаемая при расщеплении трегалозы, — важнейший источник энергии при работе крылового аппарата.

Трегалаза имеется и в гемолимфе насекомых. Она содержится в гемоцитах, но угнетается специальным ингибитором, свободно растворенным в плазме. Поэтому ферментативное расщепление трегалозы в гемолимфе не осуществляется. Только в периоды линек ингибирование трегалазы в гемоцитах снимается, и начинается интенсивный распад трегалозы, содержащейся в плазме гемолимфы. Глюкоза, освобождаемая в ходе этого распада, поглощается эпидермальными клетками и расходуется ими для синтеза новой кутикулы. Как известно, глюкоза служит исходным компонентом для синтеза хитина. В отличие от мышечных клеток эпидермальные клетки не имеют собственной трегалазы, и поэтому они могут использовать трегалозу гемолимфы только в периоды линек. В межлиночные периоды они довольствуются тем небольшим ко-

личеством свободной глюкозы, которая постоянно присутствует в гемолимфе.

В гемолимфе насекомых можно обнаружить почти все органические кислоты, участвующие в реакциях цикла Кребса (см. с. 54). У личинок насекомых, развивающихся с полным метаморфозом, отмечается особенно высокое содержание лимонной кислоты в плазме гемолимфы.

Глицерин отсутствует в гемолимфе насекомых в теплое время года, но накапливается в больших количествах во время зимовки. Например, у муравьев *Camponotus pennsylvanicus*, собранных зимой, содержание глицерина в плазме гемолимфы достигает 10% по отношению к общему количеству содержащихся в ней веществ, а летом глицерин полностью исчезает. Повышенное содержание его при зимней диапаузе отмечается на любой стадии жизненного цикла.

Накопление глицерина в гемолимфе зимующих насекомых отражает их приспособление к действию отрицательных температур. Создавая повышенное осмотическое давление гемолимфы, глицерин тем самым снижает точку замерзания плазмы и повышает холодостойкость насекомых.

Липиды поступают в гемолимфу, главным образом, из кишечника и жирового тела. Наиболее значительную часть липидной фракции гемолимфы составляют глицериды, т. е. сложные эфиры глицерина и жирных кислот. В зависимости от числа гидроксильных остатков, замещенных жирными кислотами, соединения этого ряда могут быть отнесены к моно-, ди- или триглицеридам. У большинства насекомых липиды накапливаются в жировом теле в виде триглицеридов (жиров), а гемолимфа транспортирует, главным образом, диглицериды. Транспортная функция диглицеридов оправдывает высокое их содержание в плазме гемолимфы. Однако у клопа-солдатика *Pyrhocoris apterus* и резервные липиды жирового тела, и транспортные липиды гемолимфы представлены триглицеридами.

Жирные кислоты, которые входят в состав глицеридов гемолимфы, потребляются мышцами и другими тканями. Крыловая мускулатура прямокрылых использует липиды в качестве основных источников энергии. Диглицериды гемолимфы обеспечивают бесперебойное снабжение мышц жирными кислотами во время полета саранчовых. Полагают, однако, что у совки *Prodenia eridania* гемолимфа транспортирует к крыловым мышцам не диглицериды, а свободные жирные кислоты, освобождаемые в результате расщепления триглицеридов клетками жирового тела.

Для крылатых насекомых характерна очень высокая концентрация *свободных аминокислот* в плазме гемолимфы (см. рис. 42). У палочника *Carausius morosus* аминокислотная фракция гемолимфы составляет 300—400 мг на 100 мл плазмы; у гусениц и куколок чешуекрылых она может даже превышать 1 г на 100 мл. Обычно в гемолимфе обнаруживается 15—16 свободных аминокислот, среди них максимального содержания достигают глутаминовая кислота и пролин (табл. 7).

Таблица 7. Содержание аминокислот (в мг на 100 мл плазмы) в гемолимфе палочника *Carasius morosus*, жука-водолюба *Hydrophilus piceus* и гусениц златогузки *Euproctis chrysorrhoea* (по Florkin, Jeuniaux, 1974)

Аминокислоты	Насекомые		
	<i>C. morosus</i>	<i>H. piceus</i>	<i>E. chrysorrhoea</i>
Аланин	10—60	60	33
Аргинин	19—27	7—11	44—58
Аспарагиновая кислота	6—14	17—18	9—22
Валин	22—25	11—20	29—49
Гистидин	55—58	8—12	107—161
Глицин	23—31	17—26	48—94
Глутаминовая кислота	50—77	131—195	302—343
Изолейцин	7—13	8—25	15—32
Лейцин	10—14	7	13—23
Лизин	20—28	20—24	50—105
Метионин	9—13	3	1—13
Пролин	10—16	122—283	129—157
Серин	0	22—35	0
Тирозин	5—8	2—9	0—5
Треонин	29—40	12—17	30—54
Фенилаланин	6—9	6—7	8—15
Всего	293—424	467—756	870—1154

Аминокислоты гемолимфы вовлекаются в процессы осморегуляции. Показано, что в периоды обезвоживания и последующего обводнения насекомых изменяется суммарная концентрация аминокислот в плазме гемолимфы. Активные перемещения аминокислот из гемолимфы в ткани и их возвращения в гемолимфу способствуют поддержанию постоянного осмотического давления в гемоцеле.

Пополнение запаса аминокислот в гемолимфе происходит из пищи, перевариваемой в кишечнике, и из жирового тела, клетки которого могут синтезировать заменимые аминокислоты. У насекомых, развивающихся с полным метаморфозом, дополнительными источниками аминокислот могут быть белки тех личиночных органов, которые разрушаются во время метаморфоза. Поэтому у чешуекрылых и двукрылых аминокислоты гемолимфы достигают максимальной концентрации в середине куколочной стадии, когда в основном завершаются процессы гистолиза. После этого наблюдается неуклонное снижение содержания аминокислот, обусловленное их включением в белковые компоненты формирующихся имагинальных органов.

Жировое тело, снабжающее гемолимфу аминокислотами, выступает и в роли их потребителя. Оно поглощает из гемолимфы аминокислоты, расходуемые на синтез белков. Для эпидермальных клеток аминокислоты гемолимфы являются поставщиками азотистых соединений в периоды линек. Линька особенно сильно отражается на

содержании тирозина и триптофана, потому что эти аминокислоты используются для синтеза склеротизирующих агентов и пигментов кутикулы. Гусеницы шелкопрядов перед окукливанием расходуют аминокислоты гемолимфы на синтез белков шелка. У тутового шелкопряда *Bombyx mori* во время коконирования шелкоотделительные железы потребляют из гемолимфы глицин, аспарагиновую кислоту,

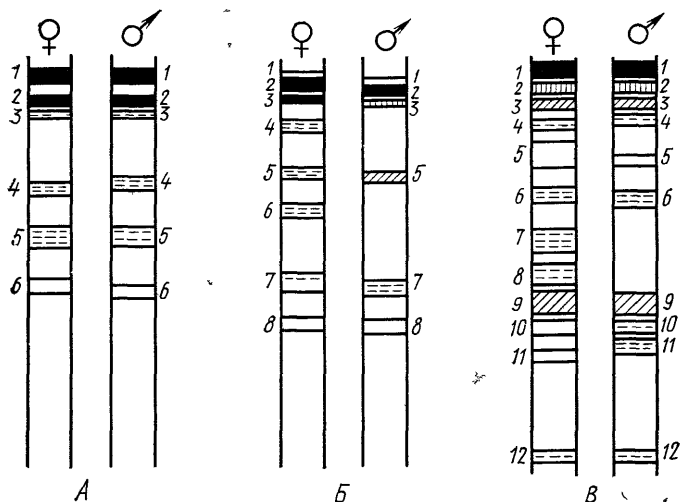


Рис. 47. Электрофореграммы белков гемолимфы у самцов и самок клопа *Gerris nepalensis* (А), жука *Corynodes peregrinus* (Б) и бабочки *Delias eucharis* (Б) (по Gupta, 1975):

фракция 12 у *D. eucharis* соответствует «альбуминоподобному белку», фракции 4 и 6 у *C. peregrinus*, 7 и 8 у *D. eucharis* — специфическим половым белкам (вителлогенинам)

серии, треонин и пролин. Аминокислоты гемолимфы могут служить и энергетическим материалом для некоторых органов. Например, крыловые мышцы мухи це-це *Glossina palpalis* используют растворенный в плазме пролин в качестве обычного и легко мобилизуемого источника энергии.

Помимо свободных аминокислот в гемолимфе насекомых обнаруживаются *дипептиды и олигопептиды*. Дипептиды служат для транспорта особо важных аминокислот, участвующих в процессах развития и метаморфоза насекомых. Известно, что затвердевание и пигментация пупариев у мух требуют высокого содержания тирозина в гемолимфе. У личинки мухи *Sarcophaga bullata* эта аминокислота доставляется к покровам специальным дипептидом, который первоначально был назван «саркофагином», а затем идентифицирован как β -аланил-*l*-тирозин. Использование дипептида в качестве переносчика тирозина очень выгодно, потому что он гораздо лучше растворяется в плазме гемолимфы, чем свободный тирозин. Олигопептиды выполняют функцию «хранилищ» аминокислот в гемолим-

фе. В их состав входят главным образом заменимые аминокислоты, которые синтезируются про запас клетками жирового тела.

Общее содержание белков в гемолимфе насекомых довольно высокое — от 1 до 5 г на 100 мл плазмы. Методом электрофореза на полиакриламидном геле удается выделить из гемолимфы от 10 до 30 белковых фракций. Число таких фракций варьирует в зависимости от таксономического положения, пола и стадии развития насекомых. Некоторые видовые и половые различия в распределении плазменных белков на электрофореграммах показаны на рис. 47. По физико-химическим свойствам почти все белки, содержащиеся в гемолимфе насекомых, более сходны с глобулинами крови человека, чем с ее альбуминами. Однако у некоторых жуков и бабочек в гемолимфе найдена белковая фракция, вполне сходная с альбуминами крови (рис. 47, В, фракция 12).

Электрофореграммы белков гемолимфы могут использоваться в систематике насекомых как для целей видовой диагностики, так и для решения спорных вопросов о филогенетических взаимоотношениях надвидовых таксонов. Например, гемолимфа всех изученных видов клопов характеризуется отсутствием «альбуминоподобного» белка и специфических половых белков. У бабочек-павлиноглазок (*Saturniidae*) и бражников (*Sphingidae*) электрофоретические спектры плазменных белков адекватно отражают родство видов в пределах родов и различия между семействами.

Содержание белков в гемолимфе и их качественный состав изменяются при развитии и метаморфозе насекомых. Развитие личинок сопровождается повышением концентрации плазменных белков, а в каждом личиночном возрасте наблюдаются циклические изменения белков гемолимфы, связанные с периодами линек. Общее содержание белков в гемолимфе снижается во время линьки и вновь возрастает после сбрасывания личинной шкурки. По-видимому, некоторые белки гемолимфы включаются в водорастворимую белковую фракцию формирующейся кутикулы. У саранчи *Locusta migratoria* при подготовке личинок к линьке в гемолимфе появляется специфический белок, отсутствующий в межличиночный период. При полном метаморфозе насекомых содержание белков в гемолимфе особенно резко снижается перед окукливанием, когда клетки жирового тела начинают активно поглощать плазменные белки. Запас белков в гемолимфе восстанавливается у молодой куколки во время интенсивного гистолиза личиночных тканей.

У многих насекомых гемолимфа половозрелых самок содержит белковые фракции, отсутствующие у самцов (рис. 47, Б, фракции 4 и 6; В, фракции 7 и 8). Подобные белки получили название *вителлогенинов*, потому что они используются для целей вителлогенеза — образования желтка в формирующихся яйцах, Вителлогенины синтезируются в жировом теле, а гемолимфа транспортирует их к созревающим ооцитам.

Приведенные факты указывают на участие белков гемолимфы в морфогенетических процессах. Помимо морфогенетической функции плазменные белки могут выполнять транспортную функцию: глюкопротеиновые и липопротеиновые фракции гемолимфы переносят уг-

леводы и жиры к различным органам, нуждающимся в этих продуктах. Некоторые плазменные белки выполняют ферментативную функцию: одни из них участвуют в синтезе мочевой кислоты, другие проявляют эстеразную активность и обеспечивают внеклеточный гидролиз сложных эфиров. О защитной функции плазменных белков см. с. 113.

Среди *пигментов*, содержащихся в гемолимфе, заслуживают упоминания каротиноиды и флавоноиды (см. с. 17, 18). Они создают желтую или зеленоватую окраску гемолимфы. Зеленая окраска тела, свойственная богомолам, некоторым саранчовым и гусеницам, обуславливается пигментами гемолимфы. В создании этой окраски основную роль играют тетрапирролы, химически связанные с плазменными белками, и желтый каротиноид или птерин.

Гемоглобин тоже относится к числу пигментов, состоящих из белка и тетрапиррола. У насекомых он встречается очень редко, а в плазме гемолимфы обнаруживается только у некоторых водных личинок комаров-звонцов (*Chironomidae*). Концентрация гемоглобина у этих личинок может быть очень высокой. Например, у *Chironomus plumosus* масса гемоглобина одной личинки составляет 45% от ее сырой массы. Гемоглобин насекомых отличается большим сродством к кислороду. По-видимому, присутствие гемоглобина в гемолимфе позволяет личинкам семейства *Chironomidae* создавать запасы кислорода в организме и объясняет их высокую устойчивость к анаэробнозю.

ГЕМОЦИТЫ

Гемоциты насекомых представляют собой снабженные ядрами мезодермальные клетки, циркулирующие в гемолимфе. Они подразделяются на несколько типов. *Прогемоциты* (рис. 48, А) — это округлые клетки с крупными ядрами и узкими полосками внеядерной цитоплазмы, лишённые внутриклеточных включений и способные к митотическим делениям. *Плазмоциты* (рис. 48, Б) крайне изменчивы по форме, могут переходить в амёбовидное состояние, лишены внутриклеточных включений и тоже способны к митозам. *Гранулоциты* (рис. 48, В) сходны с плазмоцитами, но в отличие от них содержат гранулы запасных питательных веществ. У большинства насекомых гранулоциты принадлежат к самым многочисленным клеткам гемолимфы. Например, у гусениц коконопряда *Malacosoma neustria* они составляют 80% от общего числа гемоцитов. *Эноцитойды* (рис. 48, Г) — округлые клетки, сходные с гранулоцитами. В цитоплазме эноцитойдов содержатся гранулированные или кристаллические включения. *Цистоциты* (рис. 48, Д) покрыты снаружи темным ободком цитоплазмы и снабжены немногочисленными гранулами внутриклеточных включений. *Сфероциты и адипогемоциты* (рис. 48, Е, Ж) обычно имеют округлую или овальную форму, а их цитоплазма заполнена гранулами, жировыми каплями и вакуолями.

Предполагается, что все морфологические типы гемоцитов возникают из одного источника — прогемоцитов. В культурах тканей

мелкие делящиеся прогемоциты могут превращаться в крупные запасующие клетки типа гранулоцитов и адипогемоцитов. *Кроветворные органы насекомых*, представленные островками клеток в разных участках тела, формируются, главным образом, из прогемоцитов.

Благодаря способности к трансформациям клетки гемолимфы, находящиеся в разных морфологических состояниях, могут выпол-

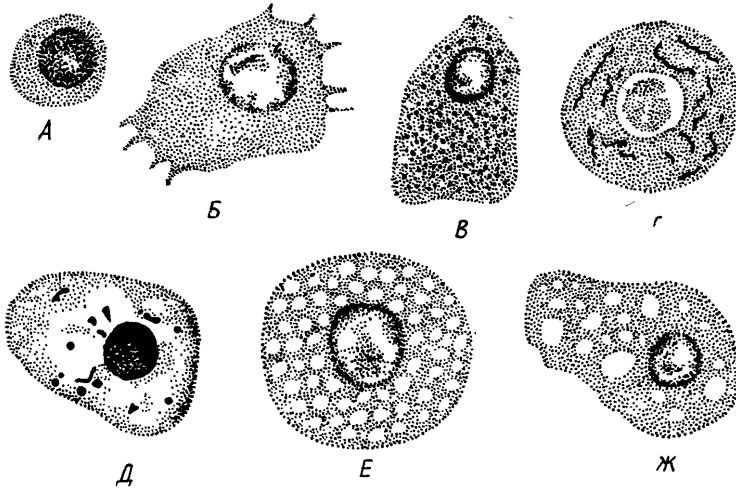


Рис. 48. Гемоциты насекомых (по Шарман, 1969; с изменениями):

A — прогемоцит; *B* — плазмцит; *B* — гранулоцит; *Г* — энцитотид; *Д* — цистцит; *Е* — сфероцит; *Ж* — адипогемоцит

нять разные функции. Обычно каждый тип гемоцитов накапливается в максимальном количестве на определенных этапах жизненного цикла. Поэтому любая стадия развития характеризуется специфичной для нее *гемограммой*, отражающей процентное соотношение разных типов гемоцитов. Гемограмма крайне чувствительна к физиологическим изменениям в организме насекомого. Она может использоваться для оценки «упитанности» насекомых или для ранней диагностики заболеваний, зараженности паразитами и отравления инсектицидами. Указывают и на возможность использования гемограмм в систематике насекомых.

Плазмциты, гранулоциты, сфероциты и адипогемоциты могут переходить в амeboидное состояние и выполнять фагоцитарные функции. Они активно захватывают чужеродные тела и микроорганизмы, проникающие в тело насекомых. При полном метаморфозе амeboидные гемоциты участвуют и в гистоллизе личиночных органов, разрушающихся на куколочной стадии. У куколок мухи *Sarcophaga bullata* способные к фагоцитозу гемоциты являются одной из модификаций гранулоцитов. Во время формирования пупария у них происходят многократные митозы без последующего разделения самих клеток. В результате образуются многоядерные гемоцитарные

массы, которые активно захватывают и переваривают фрагменты разрушаемых личиночных тканей.

Сфероциты, адипогемоциты и некоторые другие типы гемоцитов принимают участие в процессах накопления и расходования питательных веществ. У гусениц совки *Prodenia eridania* гранулы гликогена обнаруживаются в клетках гемолимфы, начиная с третьего возраста. По мере роста гусениц содержание гликогена в гемоцитах увеличивается и достигает максимума перед окукливанием. Гликоген расходуется куколками и отсутствует в гемоцитах бабочек. Жировые включения появляются в клетках гемолимфы у коколирующихся гусениц и полностью исчезают во время развития куколок. По-видимому, гемоциты не синтезируют жиры, а получают их от клеток жирового тела. На куколочной стадии гемоциты снабжают питательным материалом формирующиеся имагинальные органы. У куколок мух адипогемоциты образуют тонкие цитоплазматические отростки, которые вступают в связь с развивающимися мышечными и эпидермальными клетками. По таким цитоплазматическим отросткам питательные вещества передаются от гемоцитов к другим клеткам.

Клетки гемолимфы играют важную роль в обмене тирозина и его производных. Сфероциты и энотоиды содержат профенолазу — неактивный предшественник фермента тирозиназы, обеспечивающего превращение тирозина в ДОФА (см. с. 16). Под влиянием некоторых активаторов и при повреждении покровов профенолаза переходит в активное состояние, в гемолимфе накапливается ДОФА, из которого образуются темные пигменты меланины. Эти реакции объясняют быстрое потемнение гемолимфы на открытом воздухе: атмосферный кислород активирует профенолазу и окисляет ДОФА до хинонов, образующих полимерные молекулы меланинов.

СВЕРТЫВАНИЕ ГЕМОЛИМФЫ

При повреждении покровов у многих насекомых гемолимфа, вытекающая наружу, свертывается и образует кровяной сгусток. В свертывании гемолимфы принимают участие гемоциты и плазма. Этот процесс протекает в два этапа: сначала происходит *коагуляция* плазмы, а затем *агглютинация* (склеивание) гемоцитов.

Некоторые цистоциты, названные *коагулоцитами*, способны выделять *коагулины* — вещества, вызывающие свертывание гемолимфы. Цитоплазма коагулоцитов заполнена гранулами, исчезающими вскоре после начала коагуляции. По-видимому, содержимое этих гранул расходуется на образование коагулинов.

У прямокрылых и тараканов под фазово-контрастным микроскопом можно увидеть как вокруг коагулоцитов образуется ореол загустевшей плазмы. Под электронным микроскопом коагулировавшая плазма приобретает вид сплошной губчатой массы. Иная картина наблюдается при свертывании гемолимфы у гусениц. В этом случае коагулоциты образуют длинные тонкие тяжи, вокруг кото-

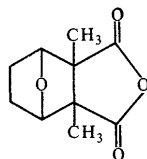
рых и происходит коагуляция плазмы. В сетке переплетающихся цитоплазматических тяжей застревают другие гемоциты, пассивно вовлекаясь в формирование кровяного сгустка. У большинства перепончатокрылых свертывание гемолимфы осуществляется одновременно двумя путями: плазма загустевает как вокруг коагулоцитов, так и в переплетениях цитоплазматических тяжей.

В крови позвоночных животных существуют специальные клетки *тромбоциты*, образующие кровяной сгусток. Аналогичные клетки обнаружены в гемолимфе мухи *Calliphora erythrocephala*. При образовании кровяного сгустка от тромбоцитов отшнуровываются небольшие участки цитоплазмы, обладающие ярко выраженной способностью к агглютинации.

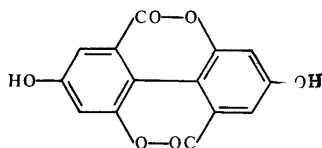
ЗАЩИТНЫЕ ФУНКЦИИ И ИММУННЫЕ РЕАКЦИИ ГЕМОЛИМФЫ

Одна из самых важных функций гемолимфы заключается в защите насекомых от инфекций и других повреждающих факторов биологического происхождения. Защитная функция гемолимфы основывается на плазменных (гуморальных) и гемоцитарных (клеточных) реакциях.

Плазменные защитные реакции обуславливаются содержащимися в гемолимфе токсическими веществами, антибиотиками и белками, обладающими антимикробным действием. Токсические компоненты гемолимфы могут защищать некоторых насекомых от хищников. Например, гемолимфа шпанской мушки *Lytta vesicatoria*, нарывников *Mylabris*, маек *Meloë* и других жуков из семейства Meloidae содержит ядовитое терпеновое соединение кантаридин:



Это вещество вызывает кожные воспалительные реакции и явления общей интоксикации у позвоночных животных. Примером антибиотиков, содержащихся в гемолимфе насекомых, является насутин выделенный из термитов рода *Nasutitermes*:



Несомненно, что антибиотики и некоторые плазменные белки могут создавать устойчивость насекомых к болезнетворным микроорганизмам.

Как известно, в крови позвоночных животных действуют две независимые системы иммунитета — неспецифическая и специфическая. *Неспецифический иммунитет* основан на выделении в кровь антибактериальных белковых продуктов, создающих естественную или приобретенную устойчивость животных к заболеваниям. К числу наиболее изученных соединений этого рода принадлежит лизоцим — фермент, разрушающий оболочки бактериальных клеток. Показано, что у насекомых неспецифическая система иммунитета тоже включает использование лизоцима, а спектр его действия на различные группы микроорганизмов совпадает с действием фермента, выделенного из куриного белка.

Специфический иммунитет у позвоночных животных связан с образованием антител, избирательно направленных против антигенов, которые вырабатываются определенными штаммами или видами патогенных микроорганизмов. Антитела принадлежат к глобулиновым белкам. Защитное действие любого антитела основано на его способности соединяться с определенным антигеном. Вакцинация, т. е. применение вакцины с ослабленными или убитыми возбудителями заразного заболевания, стимулирует образование специфических антител и создает устойчивость к данному заболеванию.

В гемолимфе насекомых антитела не образуются. Несмотря на это, вакцинация эффективно предохраняет насекомых от болезни, вызываемой бактерией *Pseudomonas aeruginosa*. Возникающий при этом специфический иммунитет объясняется выделением в гемолимфу какого-то вещества, не имеющего ничего общего с антителами. Это вещество не является белком, но, по-видимому, вступает в химическую связь с плазменными белками и транспортируется ими по телу насекомого. Иммунитет вырабатывается после однократного введения вакцины и сохраняется недолго. Она достигает максимального действия через 24 ч и исчезает через несколько дней после вакцинации. Агентами, вызывающими специфический иммунитет, являются полисахаридные компоненты бактериальных клеток.

Гемоцитарные защитные реакции, действующие в гемолимфе насекомых, направлены против микроорганизмов и многоклеточных паразитов. В первом случае наблюдается фагоцитоз, а во втором случае — *инкапсуляция* паразита. Оба типа реакций осуществляются амебоидными гемоцитами.

Проникновение мелких чужеродных объектов в гемоцель насекомого стимулирует фагоцитарные реакции гемоцитов. После инъекции туши в тело гусеницы *Prodenia eridania* значительно увеличивается число фагоцитирующих клеток в гемолимфе. Бактерии, вирусы и споры микоспоридий активно захватываются и перевариваются амебоидными гемоцитами. Фагоцитарные реакции гемоцитов, несомненно, являются одним из наиболее универсальных за-

щитных механизмов, влияющих на устойчивость насекомых к болезнетворным микроорганизмам.

Реакции инкапсуляции заключаются в образовании гемоцитарных капсул вокруг яиц и личинок эндопаразитов. Капсула формируется в основном из амебодных плазмочитов. Клетки, образуя-

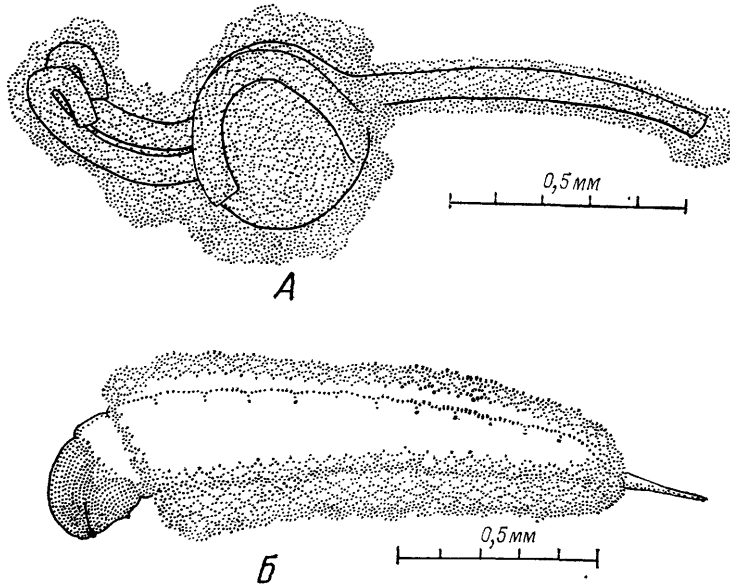


Рис. 49. Капсулы, образуемые гемоцитами вокруг инородных объектов, внесенных в полость тела насекомых (по Salt, 1963):

А — гемоциты гусеницы *Ephestia kühniella* инкапсулируют ганглий саранчи; *Б* — гемоциты саранчи *Schistocerca gregaria* инкапсулируют личинку наездника *Nemeritis canescens*

щие стенки капсулы, склеиваются друг с другом кислыми мукополисахаридами. Заключенный в капсулу паразит испытывает недостаток кислорода и питательных веществ; он перестает развиваться и вскоре погибает. Капсула возникает вокруг паразитических нематод, яиц и личинок наездников или даже искусственно внесенных в гемолимфу «чужих» органов (рис. 49). Инкапсулируются и неживые объекты — волоски шерсти, кусочки пластмассы или дерева. Нередко инкапсуляция живого или неживого объекта дополняется меланизацией гемолимфы с участием тирозиназы.

Приспосабливаясь к своим хозяевам, эндопаразиты разными путями избегают инкапсуляции гемоцитами или механически разрушают стенки формирующейся капсулы. Некоторые эндопаразиты могут подавлять реакцию инкапсуляции. Например, гусеницы мельничной огневки *Ephestia kühniella* образуют гемоцитарные капсулы вокруг разнообразных объектов, внесенных в полость тела (рис. 49),

А). Однако личинки наездника *Nemeritis canescens* не инкапсулируются в гемолимфе этих гусениц и благополучно развиваются до окукливания. Реакция инкапсуляции предотвращается какими-то веществами, которые находятся на покровах личинок. Эти вещества не обладают общим токсическим действием и поэтому паразитированные гусеницы сохраняют способность инкапсулировать другие инородные тела. Действие этих веществ на гемоциты видоспецифично и не предотвращает инкапсуляцию личинок *N. canescens* в гемолимфе несвойственных им хозяев (рис. 49, Б).

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ ЖИРОВОГО ТЕЛА

Жировое тело представляет мезодермальное образование неопределенной формы, часто снабженное многочисленными лопастями, которые проникают между внутренними органами. В составе жирового тела выделяют два слоя: *висцеральный слой* тяготеет к кишечнику, а *париетальный* располагается ближе к покровам (рис.50). Окраска жирового тела в большинстве случаев желтовато-белая, реже желтая или зеленая.

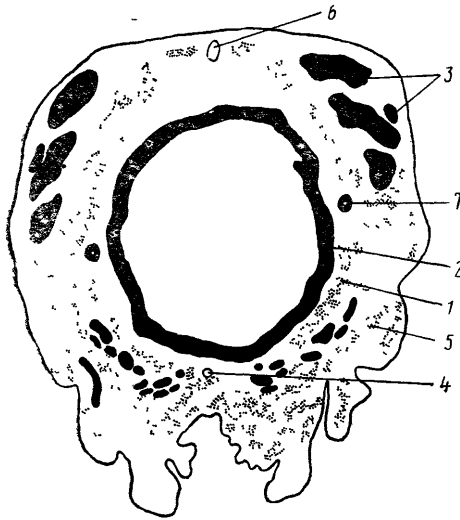


Рис. 50. Схема расположения жировой ткани на поперечном срезе через тело гусеницы рода *Pieris* (по Charman, 1969):

- 1 — вентральный слой жирового тела, 2 — кишечник, 3 — мышцы, 4 — нервная цепочка, 5 — париетальный слой жирового тела, 6 — сердце, 7 — шелкоотделительная железа

Жировая ткань обнаруживается на всех стадиях развития, однако она наиболее развита у личинок последнего возраста. Во время линек, голодания, метаморфоза, при развитии половых продуктов и диапаузе расходуются резервные вещества и происходит частичная редукция жирового тела. Показано, что на степень ожирения насекомых влияют длина дня, температура, химический состав и количество пищи.

Клетки жирового тела близки к гемоцитам. У многих насекомых удаётся даже

обнаружить постепенные морфологические переходы от типичных гемоцитов, циркулирующих с гемолимфой, к клеткам, оседающим на внутренних органах, а затем и к клеткам, напоминающим островки жировой ткани. Поэтому жировое тело и гемолимфу часто рассматривают как единую систему тканей внутренней среды.

В функциональном отношении клетки жирового тела и гемоциты тоже тесно взаимосвязаны. В период активного питания личинок гемоциты переносят усвоенные пищевые продукты от кишечника к жировому телу, в котором накапливаются резервные питательные вещества. В случае необходимости эти вещества могут быть вновь переданы гемоцитам и разнесены ими по всему телу. Следовательно, гемоциты и жировое тело выполняют отдельные операции по рациональному использованию питательных веществ. При этом жировое тело является не только пассивным «накопителем» питательных веществ, но и основным органом промежуточного обмена. В его клетках протекают процессы биосинтеза и превращения белков, жиров и углеводов. Недаром жировое тело насекомых считается аналогом печени млекопитающих.

Синтез резервных и транспортных продуктов происходит в клетках жирового тела, называемых *трофоцитами*. Резервные продукты откладываются про запас в самих трофоцитах, а транспортные выделяются в гемолимфу и доставляются ею к различным органам.

Гистохимическое изучение трофоцитов позволяет наблюдать динамику накопления и расходования резервных продуктов в жировом теле. У личинок комаров рода *Aedes*, начиная с самых ранних этапов постэмбрионального развития, в трофоцитах содержатся резервные липиды в виде оформленных жировых капель. Значительно позже (в третьем личиночном возрасте) в трофоцитах откладывается гликоген, а незадолго до окукливания появляются и белковые резервные продукты. Постепенное расходование резервов жирового тела происходит на куколочной стадии и завершается в первые дни имагинальной жизни.

При голодании насекомые потребляют резервные продукты, количество которых в трофоцитах быстро уменьшается. Как показали наблюдения Уигглсуорса (Wigglesworth, 1942), у личинок комара *Aedes aegypti* после 12-дневного голодания жировые капли, гранулы гликогена и белка исчезают полностью, а в трофоцитах остаются только вакуоли, заполненные водой (рис. 51, А, Б). Израсходованный запас питательных веществ восстанавливается во время питания. Если личинки потребляют углеводную пищу, в трофоцитах откладываются главным образом гликоген и, в меньшей степени, жир (рис. 51, Г₁ — Г₄). При питании оливковым маслом жировые капли составляют единственный резервный продукт (рис. 51, Д₁ — Д₄). Чистый белковый рацион вызывает отложение в трофоцитах жировых капель и гранул резервного белка (рис. 51, Е₁ — Е₅).

Таким образом, жиры и синтезируются и накапливаются трофоцитами при любом химическом составе пищи. Жиры играют роль важнейших резервных продуктов не только у личинок комаров, но и у других насекомых.

Кроме трофоцитов в состав жирового тела входят *уратные клетки*, накапливающие мочевую кислоту (рис. 51, В), и *мицетоциты* —

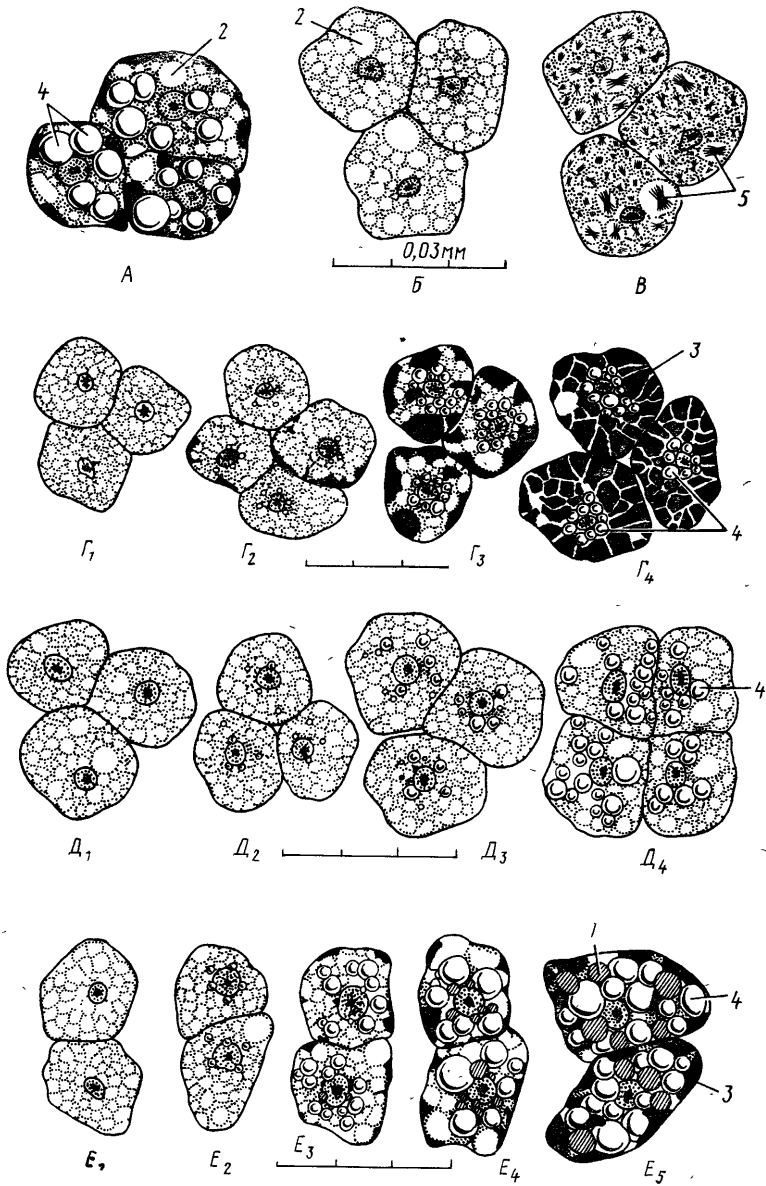


Рис. 51. Накопление и расщедование продуктов в трофocyтaх личинок комара *Aedes aegypti* (по Wigglesworth, 1942):

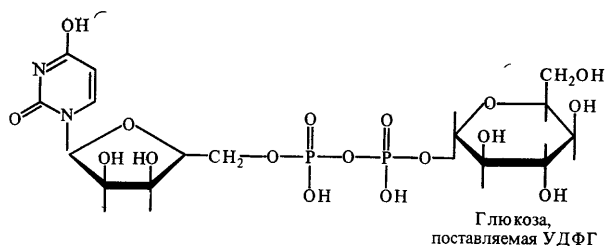
А — трофocyт только что отлинявшей личинки IV-го возраста; В — то же после 12 дней голодания; В — уратные клетки в жировом теле голодавших личинок; Г₁, Д₁ и Е₁ — трофocyты голодных личинок; Г₂, Г₃ и Г₄ — через 1, 2 и 4 суток после питания крахмалом; Д₂, Д₃ и Д₄ — через 1, 2 и 3 суток после питания оливковым маслом; Е₂, Е₃, Е₄ и Е₅ — через 1, 2, 3 и 7 суток после питания казеином; 1 — белковые гранулы, 2 — вакуоли, заполненные водой, 3 — отложения гликогена, 4 — жировые капли, 5 — кристаллы мочевой кислоты

специальные клетки, в которых живут симбиотические микроорганизмы. Однако уратных клеток и мицетоцитов в жировом теле намного меньше, чем трофоцитов.

РЕЗЕРВНЫЕ И ТРАНСПОРТНЫЕ ПРОДУКТЫ ЖИРОВОГО ТЕЛА

Углеводы запасаются в трофоцитах жирового тела в виде резервного полисахарида гликогена. Обычно в жировом теле содержится 20—30% гликогена по отношению к сухой массе этого органа. Однако содержание резервных углеводов сильно изменяется во время роста и развития насекомых. У гусениц тутового шелкопряда *Bombyx mori* только на протяжении последнего возраста относительное количество гликогена в трофоцитах увеличивается с 5 до 20%.

Основной транспортный углевод насекомых — это дисахарид трегалоза. Жировое тело — единственный поставщик трегалозы, содержащейся в гемолимфе. Клетг и Эванс (Clegg, Evans, 1961) показали, что синтез трегалозы успешно осуществляется изолированными участками жировой ткани, помещенными в инкубационную среду. По-видимому, в жировом теле существуют конкурентные взаимоотношения между синтезом трегалозы и гликогена. Оба углевода синтезируются из глюкозы, поставляемой уридиндифосфоглюкозой (УДФГ). В присутствии избыточных количеств глюкозо-6-



фосфата усиливается синтез трегалозы, но подавляется синтез гликогена.

Направление метаболических превращений углеводов в жировом теле регулируется гормональным путем. Гормон линьки — экдизон вызывает усиленный синтез трегалозы, а в отсутствие этого гормона глюкоза превращается в гликоген. Следовательно, в период линьки, когда эпидермальные клетки нуждаются в глюкозе для построения новой кутикулы, временно прекращается отложение резервного углевода и стимулируется образование транспортного сахара.

Липиды находятся в клетках жирового тела в виде капельножидких включений (см. рис. 51), состоящих в основном из глицеридов. Триглицериды (жиры) соответствуют резервным липидам жирового тела. Транспортные липиды, синтезируемые в жировом

теле и передаваемые в гемолимфу, представлены диглицидами и триглицеридами.

Содержание липидов в жировом теле обычно достигает 50—70% по отношению к сухой массе этого органа, причем 85—95% липидной фракции приходится на долю триглицеридов. Остальные липиды жирового тела представлены диглицидами, моноглицеридами, свободными жирными кислотами, фосфолипидами и стеринами. Основными фосфолипидными компонентами жирового тела являются фосфатидилэтаноламин и фосфатидилхолин.

При постэмбриональном развитии насекомых качественный состав липидов остается постоянным, но их содержание сильно изменяется, достигая максимума перед окукливанием. Повышенное содержание триглицеридов особенно характерно для миграционного состояния и диапаузы насекомых. Во время миграций саранчовых и бабочек *Danaus plexippus* основными энергетическими резервами служат триглицериды, сосредоточенные в жировом теле. При подготовке к диапаузе у мух *Musca autumnalis* происходит накопление липидов, представленных главным образом триглицеридами.

Жирные кислоты, входящие в состав глицеридов жирового тела, могут быть как насыщенными (предельными), так и ненасыщенными (непредельными). И те и другие имеют не меньше 12, но не больше 18 атомов углерода, образующих открытую цепь. Наиболее обычные кислоты жирового тела представлены олеиновой, пальмитиновой и стеариновой кислотами. У чешуекрылых отмечается высокое содержание пальмитолеиновой и линоленовой кислот, а у клопа-солдатика *Pyrrhocoris apterus* жировое тело содержит много линолевой кислоты.

Жирные кислоты могут синтезироваться в жировом теле из ацетата, глюкозы и аминокислот. В бесклеточных гомогенатах жирового тела в присутствии всех необходимых кофакторов успешно осуществляется синтез длинноцепочечных насыщенных кислот, например пальмитиновой кислоты. Жировое тело может синтезировать и ненасыщенные кислоты с одной двойной связью, например олеиновую кислоту. Полиненасыщенные жирные кислоты, содержащие больше одной двойной связи, обычно не синтезируются насекомыми. Потребности насекомых в этих кислотах удовлетворяются за счет пищевого рациона.

Жирные кислоты используются насекомыми в качестве энергетического материала и как исходные компоненты для синтеза глицеридов и фосфолипидов. Главные жирные кислоты, синтезируемые жировым телом капустницы *Pieris brassicae*, — пальмитиновая, олеиновая и пальмитолеиновая — служат важнейшими источниками энергии для крыловых мышц. У гусениц *Hyalophora cecropia* после инъекции пальмитиновой кислоты, меченной по углероду, в течение первых 45 мин жирная кислота включается и в транспортные диглициды, и в резервные триглицериды. Но в последующие 2 ч, когда уровень транспортных липидов в гемолимфе достигает насыщения, жирные кислоты используются только для синтеза триглицеридов, откладываемых про запас в клетках жирового тела.

Белки накапливаются в трофоцитах в виде оформленных гранул (см. рис. 51, E_5). Содержание белков в жировом теле существенно изменяется в ходе развития и метаморфоза. У насекомых, испытывающих полный метаморфоз, в конце личиночной стадии достигается максимальное содержание белков — до 40—50% по отношению к сухой массе жирового тела. Как правило, по их относительному содержанию в жировом теле белковые резервы лишь немного уступают резервным липидам.

Жировое тело синтезирует резервные белки, накапливаемые в трофоцитах, и транспортные белки, выделяемые в гемолимфу. У личинок мух рода *Calliphora* до 50% всех белковых продуктов жирового тела приходится на долю белка, названного *каллифорин*ом. Этот белок отличается высоким содержанием тирозина, имеет молекулярную массу 540 000 и состоит из 6 или 7 субъединиц. Каллифорин отсутствует в яйцах, интенсивно синтезируется на личиночной стадии, а у предкуколок и куколок его содержание снижается, достигая минимума в первые дни имагинальной жизни. Информационная РНК, участвующая в синтезе каллифорина, содержится в жировом теле личинок, но не обнаруживается у предкуколок, куколок и взрослых мух. При инкубации жирового тела личинок с валином — ^{14}C в течение 1,5 ч 84,5% синтезируемого белка освобождается в инкубационную среду, а 15,5% откладывается в качестве резерва в жировом теле.

Вителлогенины — типичные транспортные белки, которые продуцируются клетками жирового тела у самок многих насекомых и используются для формирования желтка в развивающихся яйцах. У бабочки *Hyalophora cecropia* вителлогенин впервые появляется перед окукливанием гусениц, а его содержание достигает максимума в конце куколочной стадии. У самок таракана *Periplaneta americana* существуют два вителлогенина, которые появляются в жировом теле через несколько дней после имагинальной линьки. В обоих случаях наиболее интенсивный синтез вителлогенинов совпадает по времени с отложением желтка в яйцах.

Синтез резервных и транспортных белков регулируется гормонами, влияющими на развитие насекомых. Активационный гормон, который вырабатывается нейросекреторными клетками мозга и накапливается в первой паре мозговых желез (*corpora cardiaca*), стимулирует синтез белка в жировом теле. Экдизон — стероидный гормон, вызывающий линьку насекомых, тоже способствует быстрому включению аминокислот в белки жирового тела. Ювенильный гормон, задерживающий метаморфоз и обладающий гонадотропным действием, оказывает стимулирующее влияние на синтез вителлогенинов.

Нуклеиновые кислоты не относятся ни к резервным, ни к транспортным продуктам жирового тела, но они определяют последовательность аминокислот в синтезируемых белках. ДНК содержится в ядрах трофоцитов, а РНК — в ядрах и цитоплазме. Как правило, содержание ДНК в жировом теле поддерживается на постоянном уровне в течение всего жизненного цикла. Скорость синтеза РНК и

ее содержание в каждом личиночном возрасте подвержены циклическим изменениям, связанным с периодами линек. Минимальный уровень синтеза РНК в трофоцитах достигается перед линькой, а максимальный — вскоре после линьки. В начале куколочной стадии скорость синтеза РНК незначительна, но она заметно возрастает на более поздних этапах развития куколки. У имаго синтез РНК коррелирует с созреванием половых продуктов. Самый низкий уровень РНК наблюдается у диапаузирующих насекомых. Гормон линьки — экдизон активирует синтез РНК в ядрах трофоцитов.

КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА И ОРГАНЫ КРОВООБРАЩЕНИЯ

Кровообращением называется движение гемолимфы, обеспечивающее перенос питательных веществ в теле насекомого. Кровообращение обуславливается пульсирующими органами. Основным пульсирующим органом у насекомых служит *сердце*. Оно имеет вид длинной трубки и проходит над кишечником через все брюшко (рис. 52). Деятельность сердца обеспечивает рациональное распределение и использование питательных веществ, но не является обязательным условием жизнедеятельности насекомых. Показано, что после хирургического удаления или разрушения сердца насекомые не только остаются живыми, но даже сохраняют высокий уровень подвижности.

Сердце поделено на *камеры*, соответствующие брюшным сегментам. В процессе эволюции насекомых наблюдалась тенденция к уменьшению числа сердечных камер. Например, у поденок сердце имеет 10 камер, а у клопов и двукрылых — не более 4. Между соседними камерами находятся парные боковые отверстия — *остии*, снабженные *остияльными клапанами*. При обычном движении гемолимфы по сердцу, направленном сзади наперед, остии пропускают гемолимфу внутрь сердца, но автоматически закрываются, когда она устремляется в полость тела. При обратном токе гемолимфы, который наблюдается у некоторых насекомых, остияльные клапаны широко открываются и не функционируют.

Стенка сердца построена из двух слоев — *адвентиции* и *мышечного слоя*. Адвентиция прикрывает сердце снаружи. Она образуется из волокнистой соединительной ткани, в которой присутствуют эластические волокна и так называемые *перикардальные клетки*, сходные с гемócитами. Мышечный слой состоит из поперечнополосатых волокон, объединяемых под общим названием *миокарда*. Ритмические сокращения миокарда обуславливают деятельность сердца. Формирующие миокард мышечные волокна связаны друг с другом поперечными цитоплазматическими мостиками. Как правило, сердце на заднем конце замкнуто, а впереди продолжено в *аорту*, приносящую гемолимфу к голове (рис. 52). Вместе с сердцем аорта образует *спинной кровеносный сосуд*. Она лишена камер и остий, а ее стенки не имеют мышечного слоя.

В полости тела насекомого кровообращение поддерживается двумя *диафрагмами* (рис. 53), которые, как и сердце, располагаются в брюшке и лишь у прямокрылых частично заходят в грудь. Спинная диафрагма проходит между сердцем и кишечником. Она отделяет дорсальную часть тела — *кардиальный синус* — от расположенного ниже *перивисцерального синуса*. Брюшная диафрагма

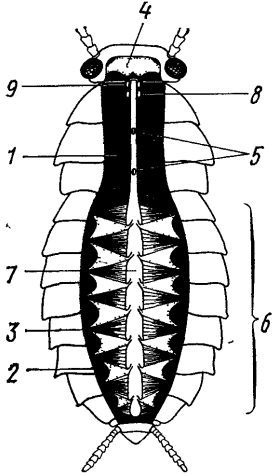


Рис. 52. Схема расположения сердца у таракана (по Eidmann, 1941):

1 — аорта, 2 — диафрагма, 3 — крыловидные мышцы, 4 — мозг, 5 — ответвления крыловых кровеносных сосудов, 6 — сердце, 7 — сердечные камеры, 8 — corpora allata, 9 — corpora cardiaca

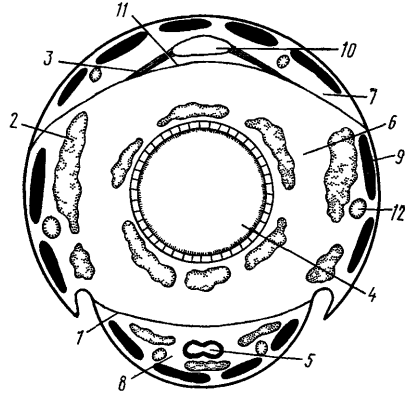


Рис. 53. Схема расположения сердца и диафрагм

на поперечном срезе через тело насекомого:

1 — брюшная диафрагма, 2 — жировая ткань, 3 — крыловидные мышцы, 4 — кишечник, 5 — нервная цепочка, 6 — перивисцеральный синус, 7 — перикардиальный синус, 8 — перинеуральный синус, 9 — продольные мышцы, 10 — сердце, 11 — спинная диафрагма, 12 — трахеи

лежит между кишечником и нервной цепочкой. Она отделяет самый нижний *перинеуральный синус* от перивисцерального. На обеих диафрагмах находятся мышечные волокна, способные к самостоятельным сокращениям. На спинной диафрагме мышечные волокна образуют *крыловидные мышцы*, расположенные по сегментам, соответственно камерам сердца. Волокна крыловидных мышц прикрепляются к стенкам сердца и участвуют в его работе.

Циркуляция гемолимфы в теле насекомого происходит по схеме, показанной на рис. 54. Из полости тела она проникает через остии в сердце. Сокращения миокарда проталкивают гемолимфу в аорту, откуда она изливается в голову. Возвращаясь из головы в грудь, она заходит в ноги и крылья. Движение гемолимфы в крыльях осуществляется по жилкам: она заходит в крыло вдоль его костального края, а выходит в полость тела через медиальные и анальные жилки. Из груди переливается в брюшко, откуда вновь заходит в сердце.

Реверсия сокращений сердца, обуславливающая обратный ток гемолимфы, обнаружена у некоторых насекомых. Это явление наблюдал еще Мальпиги в 1669 г. Им впервые было установлено, что гемолимфа может заходить в сердце через аорту и двигаться по нему в направлении спереди назад. У бабочек семейства Saturniidae

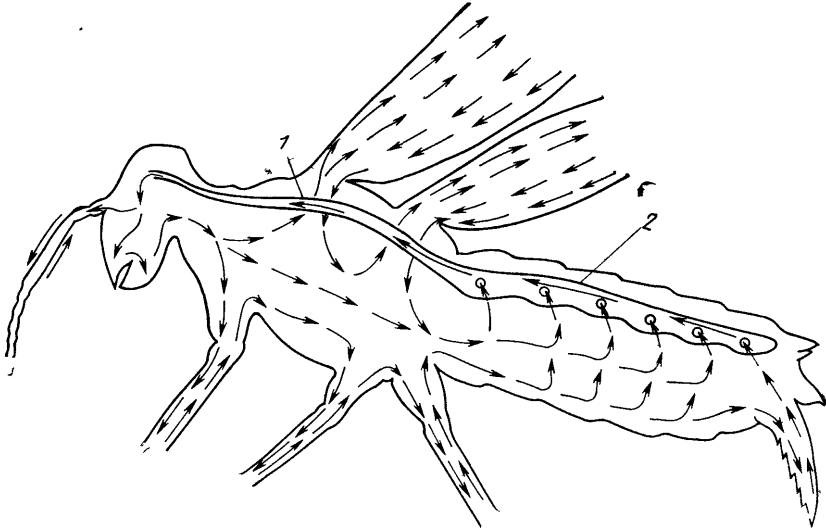


Рис. 54. Основные токи гемолимфы в теле пилильщика (по В. П. Тыщенко, 1976):
1 — аорта, 2 — сердце

обнаруживается усложненный ритм кровообращения, основанный на попеременном чередовании прямых и обратных движений гемолимфы в спинном кровеносном сосуде.

Местные пульсирующие органы проталкивают гемолимфу в антенны, ноги и крылья. У таракана *Blatta orientalis* антеннальный пульсирующий орган состоит из широкой фронтальной мышцы, которая соединяется с двумя ампулами, расположенными у основания антенн. Ампулы растягиваются и заполняются гемолимфой при сокращении этой мышцы. Самостоятельные сокращения ампул выталкивают гемолимфу в антенны. По такой же схеме устроены и другие местные пульсирующие органы: в любом из них находится либо ампула, либо мембранозная сократительная перегородка, связанная со специальной мышцей. Все местные пульсирующие органы функционально не связаны с сердцем и характеризуются собственным ритмом сокращений.

ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ СЕРДЦА

В типичном случае деятельность сердца начинается с возникновения на заднем конце его перистальтической волны, распространяющейся вперед к аорте. Частота сокращений сердца варьирует в

широких пределах; она увеличивается с повышением температуры и снижается по мере роста личинок. На имагинальной стадии сердце работает в более частом ритме, чем у личинок последнего возраста и у куколок (табл. 8). При наблюдающемся у некоторых насекомых периодическом чередовании прямых и обратных пульсаций гемолимфы перегоняется к голове более частыми, но мелкими, а от головы более редкими, но глубокими, сокращениями миокарда.

Таблица 8. Изменения частоты сокращений сердца (среднее число сокращений за 1 мин) при развитии и метаморфозе насекомых (по данным разных авторов)

Насекомые	Стадии развития			
	Личинка первого возраста	Личинка последнего возраста	Куколка	Имаго (самец и самка)
Саранча <i>Locusta migratoria</i>	105,7	67,7	—	70,6 73
Жук <i>Cicindela cancellata</i>	68,2	29,2	19,2	62,5
Комар <i>Anopheles quadrimaculatus</i>	131,7	106,6	109,1	127,5 151,2
Бабочка <i>Barathra brassicae</i>	82,8	44,6	29,5	86,7 88,7

Возникновение перистальтической волны начинает *сердечный цикл*, который состоит из трех фаз: 1) *систола* — период сокращения, 2) *диастола* — период расслабления, 3) *диастазис* — общая пауза сердца. Обычно сердце насекомого сокращается быстрее, чем расслабляется, поэтому фаза систолы короче, чем фаза диастолы. При повышении частоты сердцебиений продолжительность систолы и диастолы почти не изменяется, но диастазис укорачивается или даже совсем исчезает.

Деятельность сердца сопровождается механическими эффектами, которые можно записать в виде *механокардиограммы* (МКГ). У таракана *Periplaneta americana* на МКГ отмечается восходящая волна, соответствующая систоле, и нисходящая волна, соответствующая диастоле (рис. 55, А). Последняя разбивается на два процесса: первоначальное более быстрое расслабление миокарда постепенно замедляется и переходит в диастазис. В конце диастазиса перед новым сокращением наблюдается небольшое расслабление — *предсистолический зубец*, или *предсистола*.

Электрические явления, сопровождающие деятельность сердца, могут быть записаны в виде *электрокардиограммы* (ЭКГ). Форма ЭКГ, регистрируемой от работающего сердца насекомого, зависит от условий ее отведения и не отличается таким постоянством, как ЭКГ позвоночных животных. В основе ЭКГ лежат изменения электрических потенциалов в возбужденных клетках миокарда. Введение микроэлектродов внутрь мышечного волокна позволяет запи-

сать внутриклеточный потенциал действия, который предшествует механическому эффекту (рис. 56). У бабочки *Hyalophora cecropia*

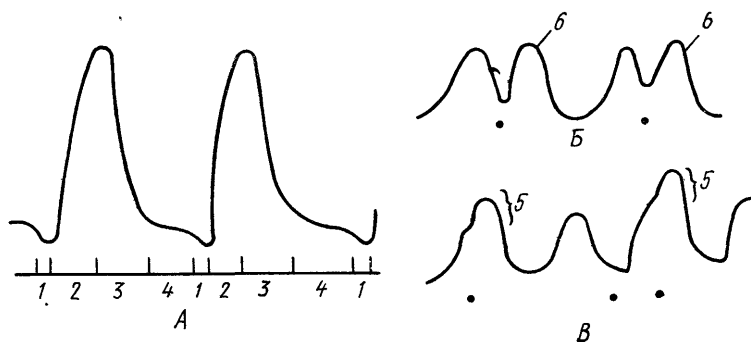


Рис. 55. Механокардиограмма таракана *Periplaneta americana* и ее изменения под влиянием прямого электрического раздражения (по Yeager, 1938, 1939):

A — механокардиограмма; *Б* — эффект одиночных электрических раздражении сердца во время диастолы; *В* — эффект одиночных электрических раздражении во время систолы; 1 — предсистолический зубец, 2 — систола, 3 — диастола, 4 — диастазис, 5 — суммационное увеличение систолы, б — экстрасистола; точками отмечены моменты нанесения электрических раздражений

амплитуда внутриклеточных потенциалов действия, отводимых от мышечных волокон миокарда, составляет в среднем 85 мВ.

Сердце таракана *Periplaneta americana* не дает максимального сокращения во время систолы. Поэтому электрическое раздражение, приложенное к уже

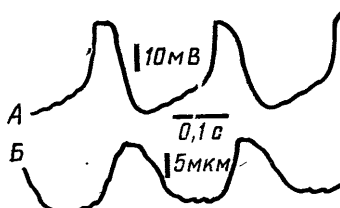


Рис. 56. Одновременная регистрация внутриклеточных потенциалов действия (*A*) и сокращений сердца (*Б*) мухи *Sarcophaga bullata* (по Williams et al., 1968):

сокращения сердца регистрировались с помощью лазерного

сокращенному сердцу, ведет к увеличению амплитуды сокращения (см. рис. 55, *В*). Следовательно, наблюдается суммация двух сокращений: одного, возникающего при автоматической работе сердца, и другого, вызываемого раздражением миокарда одиночным ударом электрического тока. Если сердце раздражается электрическим током во время диастолы или диастазиса, то происходит дополнительное его сокращение — *экстрасистола* (см. рис. 55, *Б*).

Как известно, сердце позвоночного животного во время систолы сокращается с максимальной силой и не может развить следующее сокращение до того, как закончится предыдущий сократительный акт. Это

положение послужило одним из доказательств физиологического закона «все или ничего». Сердце таракана способно к суммированию двух последовательных сокращений, и закон «все или ничего» к нему оказывается неприменимым. Очевидно, у насекомых не все мышеч-

ные волокна, входящие в состав миокарда, участвуют в систолическом сокращении. Поэтому электрическое раздражение позволяет вовлечь в сократительную реакцию дополнительное число мышечных волокон и увеличить амплитуду сокращения или вызвать экстрасистолу.

ИННЕРВАЦИЯ СЕРДЦА И РЕГУЛЯЦИЯ КРОВООБРАЩЕНИЯ

Ритм сердечных сокращений определяется возбуждением *пейсмейкеров* (водителей ритма), которые могут иметь нервную или мышечную природу. В первом случае автоматизм сердца является *нейрогенным*, а во втором — *миогенным*. У насекомых ритмические

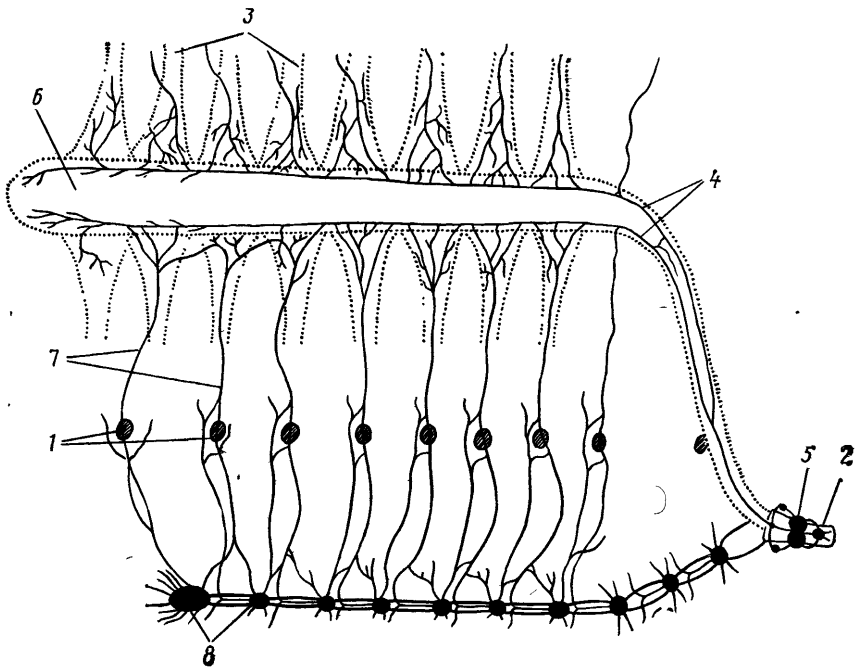


Рис. 57. Схема иннервации сердца у гусениц тутового шелкопряда (*Bombyx mori*) (по Kuwana, 1932):

1 — дыхальца, 2 — кишечник, 3 — крыловидные мышцы, 4 — латеральные нервы, 5 — мозг, 6 — сердце, 7 — сегментарные нервы, 8 — ганглии

сокращения сердца имеют миогенное происхождение: они зарождаются в пейсмейкерных клетках миокарда. Однако основной миогенный ритм деятельности сердца может быть изменен регулируемыми импульсами нервной системы или гормональными влияниями.

У многих насекомых сердце имеет двойную иннервацию — от центральной нервной системы оно получает *сегментарные нервы*, а от вегетативной нервной системы — *латеральные нервы* (рис. 57).

Сегментарные нервы берут начало от ганглиев нервной цепочки и подходят к сердцу в составе нервных веточек, снабжающих дорсальные мышцы брюшка. Единственная пара латеральных нервов начинается от стоматогастрической нервной системы и проходит в виде двух длинных стволов по бокам спинного кровеносного сосуда. У тараканов и палочников в латеральных нервах помимо нервных волокон находятся также *кардиальные нейроны*, а у личинок стрекоз и у гусениц тутового шелкопряда *Bombyx mori* таких нейронов нет. Среди кардиальных нейронов обнаруживаются как обычные нейроны, так и нейросекреторные клетки, содержащие гранулы секретируемого материала.

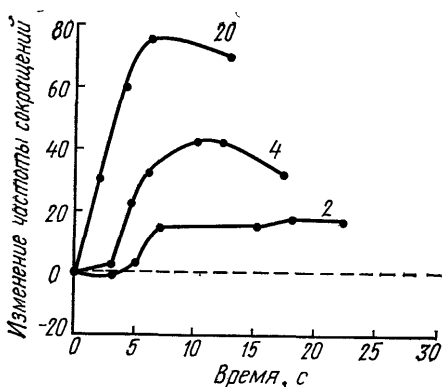


Рис. 58. Влияние электрического раздражения сегментарных нервов на частоту сокращений сердца у таракана *Periplaneta americana* (по Miller, 1969):

ось ординат — увеличение или уменьшение числа сокращений за 1 мин, пунктир — исходная частота сокращений в контрольном опыте; цифры — частота раздражения (число ударов электрического тока за 1 с)

У таракана *Periplaneta americana* импульсы сегментарных и латеральных нервов оказывают стимулирующее влияние на деятельность сердца. Показано, что электрическое раздражение сегментарных нервов увеличивает ритм сердечных сокращений пропорционально частоте раздражения (рис.58). Возбуждение латеральных нервов тоже сопровождается учащением сердцебиений, а после хирургического удаления всех нервов, обслуживающих сердце, частота его сокращений снижается до минимального уровня. По-видимому, у тараканов в системе иннервации сердца нет тормозящих нервов, подобных блуждающему нерву

позвоночных животных. Однако у мухи *Calliphora erythrocephala* движения ног и крыльев вызывают рефлекторное торможение сердечных сокращений. В этом случае сегментарные нервы передают на сердце тормозные влияния, которые исходят от грудных ганглиев.

Как известно, у позвоночных животных ацетилхолин является химическим переносчиком тормозящих влияний блуждающего нерва на сердечную мышцу. Воздействие ацетилхолина на сердце таракана *P. americana* вызывает учащение сердцебиений, причем минимальная действующая концентрация составляет $2 \cdot 10^{-9}$ моль/л. Чувствительность сердца к ацетилхолину проявляется только при сохранении латеральных нервов и исчезает после их удаления. Показано, что ацетилхолин повышает спонтанную активность кардиальных нейронов, но не влияет на мышечные волокна миокарда. У тех насекомых, у которых отсутствуют кардиальные нейроны,

сердце не реагирует даже на высокие концентрации ацетилхолина.

Среди эндокринных органов, регулирующих деятельность сердца у насекомых, наиболее важную роль играют мозговые железы *corpora cardiaca*, оказывающие возбуждающее действие как на кардиальные нейроны, так и на мышечные волокна миокарда.

Двойная иннервация сердца свойственна не всем насекомым. Ее можно рассматривать как атавистический остаток более сложной системы нервов и ганглиев, обслуживающих сердца у примитивных членистоногих. Среди современных членистоногих к этому состоянию наиболее близки мечехвосты и некоторые ракообразные, у которых в составе симпатической нервной системы имеются специальные сердечные ганглии, обуславливающие нейрогенные сокращения миокарда. В связи с общим упрощением кровеносной системы в процессе эволюции насекомых вначале исчезли сердечные ганглии, от них сохранились лишь кардиальные нейроны в латеральных нервах. В результате редукции сердечных ганглиев нейрогенный ритм работы сердца заменился миогенным ритмом, регулируемым нервной системой. В ходе дальнейшей эволюции у некоторых насекомых начинают исчезать и сердечные нервы. Например, у личинки комара *Anopheles quadrimaculata* и у бабочки *Hyalophora cecropia* стенки сердца вообще не иннервируются, а нервные волокна от брюшных ганглиев подходят только к крыловидным мышцам. В этих случаях кровообращение регулируется главным образом гормональными факторами.

Глава шестая

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

ЦЕНТРАЛЬНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

По общему плану строения центральная нервная система (ЦНС) насекомых соответствует нервной цепочке. Она состоит из отдельных нервных центров — *ганглиев*, соединенных парными или одиночными *коннективами* (рис. 59, 60, 61). Самая передняя часть нервной системы, называемая мозгом, занимает дорсальное положение по отношению к пищеварительному каналу. Остальная часть ЦНС находится под кишечником.

Мозг (рис. 59, А) является синганглием, возникающим в результате полного слияния трех отдельных ганглиев. *Протоцеребрум* — это передний наиболее крупный и сложно устроенный отдел мозга. Он обслуживает органы зрения — глазки и фасеточные глаза. По бокам протоцеребрума выступают *зрительные доли*, связывающие мозг с фасеточными глазами. *Дейтоцеребрум* — это второй отдел мозга, иннервирующий антенны. Как правило, антеннальный нерв начинается двумя обособленными корешками — двигательным и чувствительным. В месте их отхождения образуются небольшие выросты — *обонятельные доли* дейтоцеребрума. *Тритоцеребрум* — это третий отдел мозга, посылающий

нервы к верхней губе и мышцам углов рта. Он разделен на две симметричные половинки, расположенные по бокам пищевода. Тритоцеребрум — высший центр иннервации внутренних органов (см. с. 132).

От мозга отходят окологлоточные коннективы. Огибающая кишка с обеих сторон, они сходятся на *подглоточном ганглии*

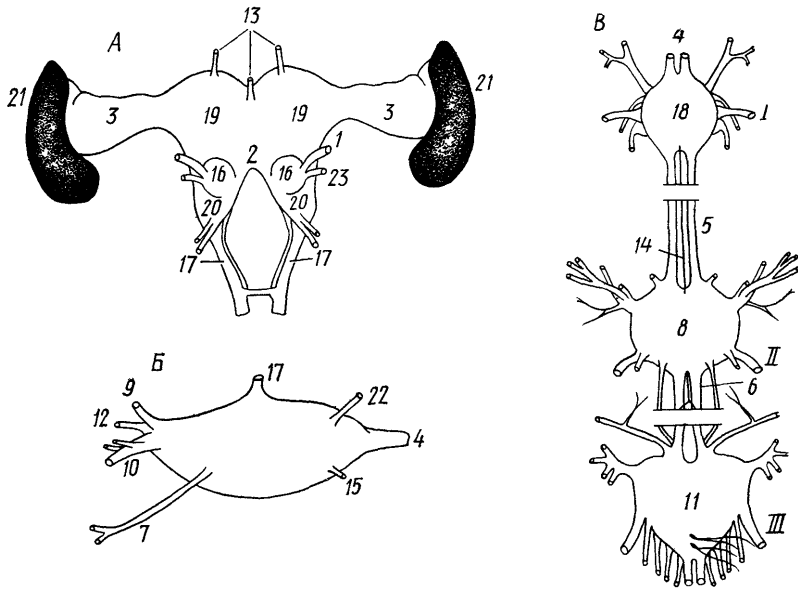


Рис. 59. Головные и грудные ганглии богомола *Mantis religiosa* (по Nesbitt, 1941): А — мозг; Б — подглоточный ганглий; В — грудные ганглии; 1 — двигательный корешок антеннального нерва, 2 — дейтоцеребрум, 3 — зрительные доли протоцеребрума, 4 — коннективы между подглоточным и первым грудным ганглиями, 5 и 6 — коннективы между грудными ганглиями, 7 — лабиальный нерв, 8 — мезоторакальный ганглий, 9 — мандибулярный нерв, 10 — максиллярный нерв, 11 — метаторакальный ганглий, слившийся с тремя ганглиями брюшка, 12 — нерв гипофаринкса, 13 — нервы дорсальных глазков, 14 — непарный нерв, 15 — нерв слюнных желез, 16 — обонятельные доли дейтоцеребрума, 17 — окологлоточные коннективы, 18 — проторакальный ганглий, 19 — протоцеребрум, 20 — тритоцеребрум, 21 — фасеточные глаза, 22 — церебральный нерв, 23 — чувствительный корешок антеннального нерва, I, II и III — нервы первой, второй и третьей пары ног

(рис. 59, Б), с которого начинается вентральная нервная цепочка. Подглоточный ганглий иннервирует ротовые органы и слюнные железы. Он имеет сложное происхождение и возникает в результате полного слияния трех ганглиев головы.

В исходном состоянии вентральной нервной цепочки у предков современных членистоногих каждый ганглий обслуживал только собственный сегмент. У насекомых произошло обособление грудного отдела, на котором находятся основные локомоторные органы — ноги и крылья. Поэтому *грудные ганглии* (рис. 59, В) получили усиленное развитие и приобрели морфологические черты, отличающие их от *брюшных ганглиев*.

Для всего класса насекомых типична тенденция к слиянию отдельных ганглиев и к соответствующему укорочению нервной цепочки. Это присуще почти всем крупным отрядам и подотрядам крылатых насекомых. Так, у короткоусых двукрылых количество обособленных брюшных ганглиев изменяется от 6 до 0, т. е. до полного их слияния с грудными ганглиями (рис. 60). Аналогичные вариации в степени слияния ганглиев ventральной нервной цепочки наблюдаются у перепончатокрылых и жесткокрылых.

При неполном метаморфозе на всех стадиях сохраняется постоянный план строения ЦНС. Полный метаморфоз нередко сопровождается концентрацией ганглиев и уменьшением их числа у имаго по сравнению с личинками. У многих чешуекрылых личиночная нервная система, состоящая из 12—13 обособленных ганглиев, превращается в имагинальную нервную систему, состоящую из 8—9 ганглиев (рис. 61). Процессы слияния нервных центров протекают на куколочной стадии. У мух подобная интеграция нервной цепочки тоже составляет типичное явление, сопровождающее метаморфоз.

Однако у некоторых мух имаго имеют менее концентрированную нервную систему, чем личинки. В таких случаях во время куколочного развития происходит дезинтеграция ЦНС. Например, у личинок слепней (Tabanidae) ventральная нервная цепочка представлена единой нервной массой, состоящей из 12 плотно соприкасающихся друг с другом ганглиев,

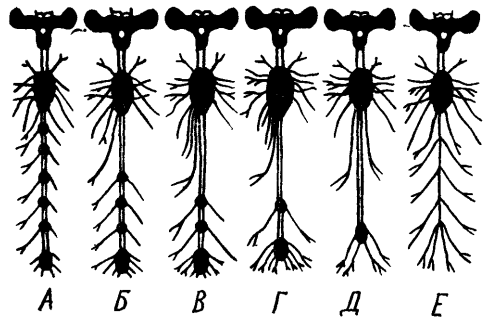


Рис. 60. Схема строения нервной цепочки у мух из разных семейств (по Brandt, 1879):

A — слепни (Tabanidae); B — львинки (Stratiomyidae); C — шаровки (Cyrtilidae); D — цветочные мухи (Syrphidae); E — большеголовки (Conopidae); F — настоящие мухи (Muscidae)

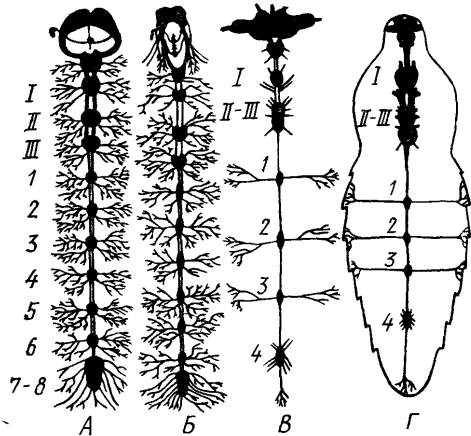


Рис. 61. Изменения центральной нервной системы при метаморфозе совки *Heliothis zea* (по Chauthani, Callahan, 1967):

A — гусеница; B — предкуполка (коконующая гусеница); C — куполка на 10 день после окукливания; D — бабочка; I — III — номера грудных ганглиев, 1—8 — номера брюшных ганглиев

а у взрослых слепней обнаруживаются 3 слившихся грудных и 5—6 обособленных брюшных ганглиев (рис. 60, А).

При полном метаморфозе сильно изменяется строение мозга. У личинок он выглядит как цельное образование, а его подразделение на прото-, дейто- и тритоцеребрум появляется только у куколок. Кроме того, на куколочной стадии зрительные доли протоцеребрума приобретают окончательную форму, характерную для имаго.

ВЕГЕТАТИВНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Вегетативная нервная система обслуживает внутренние органы. У насекомых она состоит из трех отделов — краниального, туловищного и каудального.

Краниальный отдел вегетативной нервной системы представлен *стоматогастрической системой* (рис. 62). Она начинается от тритоцеребрума

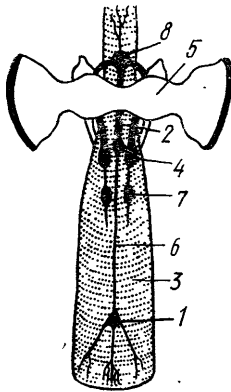


Рис. 62. Мозг и стоматогастрическая нервная система таракана (по Obenberger, 1952):

1 — вентрикулярный ганглий, 2 — возвратный нерв, 3 — кишечник, 4 — кардиальные тела, 5 — мозг, 6 — пищеводный нерв, 7 — прилежащие тела, 8 — фронтальный ганглий

двумя специальными коннективами, которые направляются вперед и сходятся на *фронтальном ганглии*. Этот ганглий с помощью *возвратного нерва* соединяется с *затылочным ганглием*, расположенным позади мозга. У тараканов от затылочного ганглия отходит *пищеводный нерв*, заканчивающийся *вентрикулярным ганглием*. У саранчовых два пищеводных нерва и, соответственно, два вентрикулярных ганглия. Со стоматогастрической системой тесно связаны мозговые железы — *кардиальные тела (corpora cardiaca)* и *прилежащие тела (corpora allata)*. С помощью специальных нервов кардиальные и прилежащие тела соединяются с мозгом и затылочным ганглием. У клопа *Rhodnius prolixus* мозговые железы и затылочный ганглий сливаются в одно непарное образование.

Стоматогастрическая система иннервирует переднюю кишку и сердце. Мышцы внутренних органов, обслуживаемых стоматогастрическими ганглиями, способны к миогенным сокращениям, но импульсы вегетативной нервной системы изменяют ритм и амплитуду этих сокращений. Показано, что у саранчи *Schistocerca gregaria* перистальтические движения кишечника регулируются вентрикулярными ганглиями. От стоматогастрической нервной системы берут начало латеральные нервы, участвующие в регуляции сокращений сердца (см. с. 128). Кардиальные и прилежащие тела являются эндокринными органами. Они выделяют в гемолимфу гормоны, регулирующие деятельность внутренних орга-

нов, обмен веществ, поведение, развитие и размножение насекомых (см. девятую главу).

Туловищный отдел вегетативной нервной системы представлен *непарным нервом*, расположенным между коннективами грудных и брюшных ганглиев (см. рис. 59, В). Высшим ассоциативным центром системы непарного нерва является *притоцеребрум*.

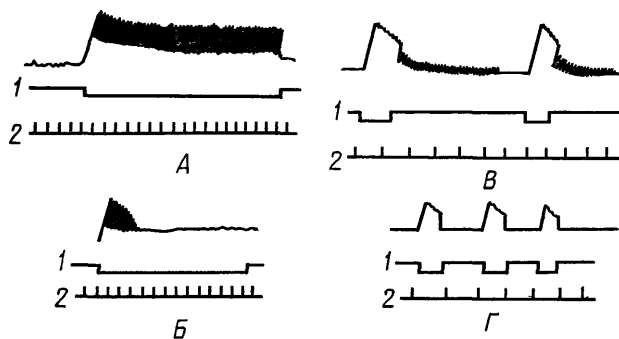


Рис. 63. Роль непарного нерва в регуляции сокращений крыловых мышц саранчи

Locusta migratoria (по А. К. Воскресенской, 1959):

А — сокращения крыловых мышц при частоте раздражения метаторакального ганглия 15 в 1 с; Б — то же после разрушения системы непарного нерва; В — следовые ритмические сокращения крыловых мышц при частоте раздражения метаторакального ганглия 50 в 1 с, Г — то же после разрушения системы непарного нерва; 1 — отметка раздражения, 2 — отметка времени 10 с

Непарный нерв насекомых считается аналогом симпатической нервной системы позвоночных животных. Его ответвления иннервируют дыхальца и трахеи. Импульсы непарного нерва вызывают сокращения мышц, обслуживающих замыкательные аппараты дыхалец (см. с. 44). По данным А. К. Воскресенской (1959), непарный нерв иннервирует также скелетные мышцы и оказывает на них регулирующее (адаптационно-трофическое) влияние. Эта функция непарного нерва особенно четко проявляется на крыловых мышцах насекомых. После разрушения системы непарного нерва наблюдается быстрая утомляемость крыловых мышц и подавляются или полностью исчезают следовые ритмические сокращения, характерные для неповрежденного нервно-мышечного прибора (рис. 63).

В последнем брюшном ганглии непарный нерв распадается на две ветви, иннервирующие заднюю кишку и половые органы. Эта часть непарного нерва составляет *каудальный отдел* вегетативной нервной системы.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НЕРВНЫХ ЦЕНТРОВ

Ганглии и коннективы насекомых имеют специальную систему оболочек, изолирующих нервные клетки от гемолимфы. *Экстранейральная оболочка*, образованная клетками жирового тела, обнаружена у палочников и саранчовых. Она участвует в снабжении ЦНС питательными веществами. *Ганглионарная оболочка* хорошо выражена у всех насекомых.

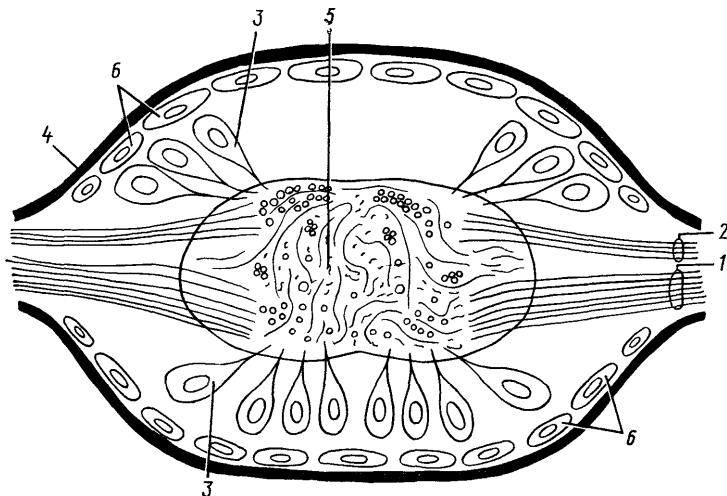


Рис. 64. Схема поперечного среза через ганглии насекомого (по В. П. Тыщенко, 1977)

1 — вентральный корешок бокового нерва, 2 — дорсальный корешок, 3 — нервные клетки, 4 — нейрилемма, 5 — нейропилль, 6 — перинейриум

Она состоит из двух слоев: наружного неклеточного, называемого *нейрилеммой*, и внутреннего клеточного — *перинейриума* (рис. 64).

Нейрилемма содержит основное небелковое вещество и большое количество белковых фибрилл. Она защищает ЦНС от механических повреждений. Клетки перинейриума регулируют транспорт ионов и молекул через нейрилемму. Благодаря деятельности этих клеток внутриганглионарная жидкость имеет постоянный химический состав, необходимый для генерации потенциалов нервными клетками. Другую важную функцию перинейриума составляет поглощение из гемолимфы питательных веществ и последующая их передача в ганглии и коннективы.

В трофическом обслуживании ЦНС важную роль играет *нейроглия*, состоящая из многочисленных глиальных клеток. Эти клетки тесно примыкают к нейронам и их отросткам, обволакивая их со всех сторон (рис. 65, А). Вокруг самых толстых отростков нервных клеток они образуют многократно закрученные спирали, напоминающие шванновские оболочки мягкотных нервных волокон у позвоночных животных (рис. 65, Б). Основное

назначение клеток нейроглии заключается в регуляции поступления ионов и молекул к нервным клеткам.

Расположение нейронов и других клеток в ганглии соответствует закономерной структуре нервных центров членистоногих.

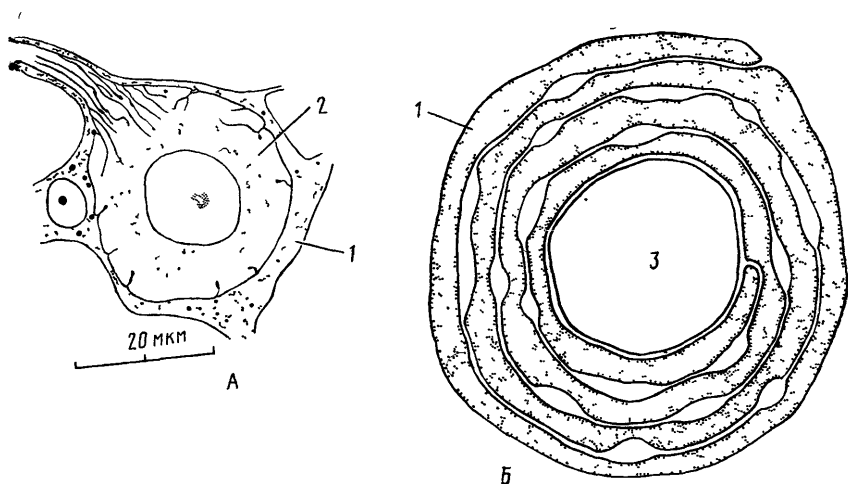


Рис. 65. Взаимоотношения нервных и глиальных клеток в ганглиях таракана *Periplaneta americana* (по Wigglesworth, 1960; Smith, Treherne, 1965):

А — тело нейрона, окруженное глиальной клеткой; Б — глиальная клетка, образующая спиральные витки вокруг отростка нервной клетки; 1 — глиальные клетки, 2 — нервная клетка, 3 — отросток нервной клетки

Перинеириум образует клеточный слой ганглионарной оболочки, а глиальные клетки и тела нейронов находятся в корковом слое, расположенном под оболочкой (см. рис. 64). Вся центральную часть ганглия занимает *нейропиль*, образованный тесно переплетающимися отростками и разветвлениями нервных клеток. В нейропиле сосредоточены все синаптические контакты между нервными клетками.

Подглоточный ганглий не обнаруживает существенных отклонений от типичной схемы строения нервного центра. Однако мозг насекомого имеет более сложное строение, чем ганглии вентральной нервной цепочки. В протоцеребральном отделе мозга находятся *ассоциативные центры*, наиболее важными из которых являются *центральное тело*, *протоцеребральный мост* и *грибовидные (стебельчатые) тела* (рис. 66). Каждый из этих центров получает возбуждение от других отделов ЦНС и от разнообразных рецепторов.

Центральное тело и протоцеребральный мост находятся в межцеребральной области мозга (*pars intercerebralis*). Они образованы группами мелких нервных клеток и тесными переплетениями их отростков. Грибовидные тела, расположенные симмет-

рично по обе стороны от медиальной линии мозга, имеют сложную форму. Расширенная передняя часть грибовидного тела назы-

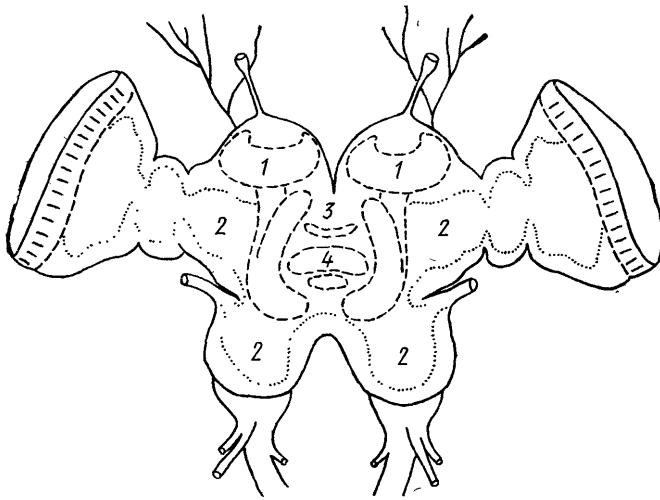


Рис. 66. Основные ассоциативные центры мозга саранчи *Gomphoceris rufus* (по Huber, 1965):

1 — грибовидные тела, 2 — нейропил, 3 — протоцеребральный мост, 4 — центральное тело

вается чашечкой. Она формируется из множества специальных *глобулярных нейронов* (рис. 67), отростки которых образуют ножку (стебелек) грибовидного тела. Степень развития грибовидных тел коррелируют со сложностью поведения насекомых. Они достигают максимального развития у общественных перепончатокрылых.

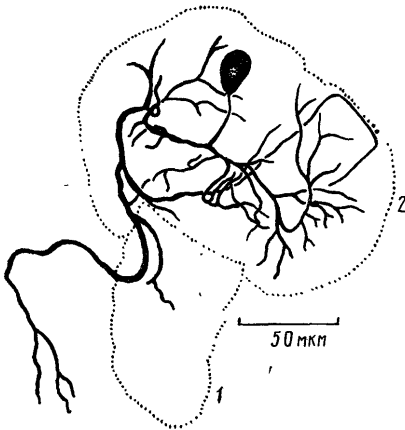


Рис. 67. Одиночный нейрон в грибовидном теле бражника *Sphinx ligustri* (по Strausfeld, 1976):

1 — стебелек грибовидного тела, 2 — чашечка

Почти на всех ганглиях ЦНС обнаруживаются *нейросекреторные клетки*. Особенно много таких клеток в протоцеребруме (см. девятую главу).

Общее количество клеток в одиночном грудном или брюшном ганглии насекомого обычно не превышает нескольких тысяч. Так, во втором брюшном ганглии палочника *Carausius morosus* насчитывается 2100—2200 клеток, в том числе 600 ± 50 нейронов, 1000 ± 100 глиальных клеток и 500 ± 30 клеток перинеирума. У сверчка *Gryllus domesticus* в

Таблица 9. Число нейронов в разных отделах мозга у рабочих особей и трутней медоносной пчелы *Apis mellifera* (по Witthöft, 1967)

Отделы мозга	Рабочая пчела	Трутень
Зрительные доли	432712	807 658
Грибовидные тела	339 488	295010
Остальная часть протоцеребрума	38470	45539
Дейтоцеребрум	14702	16530
Всего	825 372	1 164737

последнем брюшном ганглии, образовавшемся в результате слияния нескольких одиночных ганглиев, насчитывается примерно 2100 нейронов и на каждую нервную клетку приходится 8 глиальных клеток. Мозг насекомого содержит нейронов больше, чем вся остальная часть ЦНС. Более 90% нейронов ЦНС сосредоточено в мозге. Особенно много их в грибовидных телах и зрительных долях протоцеребрума (табл. 9). Характерная особенность мозга — это относительно низкая численность глиальных клеток. Например, в мозге медоносной пчелы *Apis mellifera* они составляют около 5% от общего числа клеток.

НЕРВНЫЕ КЛЕТКИ И РЕФЛЕКТОРНЫЕ ДУГИ

Основной рабочий элемент нервной системы — нервная клетка, или *нейрон*. Любой нейрон состоит из *тела клетки* и его отростков. В зависимости от количества отростков нервные клетки делятся на униполярные, биполярные и мультиполярные.

Нейроны ЦНС насекомых, как правило, униполярны: от овального или округлого тела отходит только один *клеточный отросток* (рис. 68). По физиологическим свойствам он сходен с телом нервной клетки. В области *главного мозгового разветвления* клеточный отросток образует утолщение, от которого отходят многочисленные *дендриты*. Назначение дендритов хорошо известно: они получают возбуждение от других нейронов и передают его в главное мозговое разветвление. Самый длинный отросток нервной клетки — это *аксон*. Он начинается от главного мозгового разветвления и направляется к другим нейронам или к исполнительным органам — *эфекторам*. Наиболее обычными эфекторами служат мышцы, железы, а у некоторых насекомых также и органы свечения. По ходу аксона от него могут отходить *коллатеральные ветви*, значительно расширяющие сферу связей нейрона с другими нервными клетками.

В дендритах возникает местное возбуждение, которое затухает по мере его распространения и поэтому может распространяться только на небольшие расстояния. Достигнув главного мозгового разветвления, местное возбуждение нескольких дендритов сумми-

руется и порождает распространяющееся возбуждение, которое в виде дискретных нервных импульсов проводится по аксону к его окончаниям. При достаточно коротком клеточном отростке распространяющееся возбуждение может заходить и на тело нервной клетки. Нейроны периферической нервной

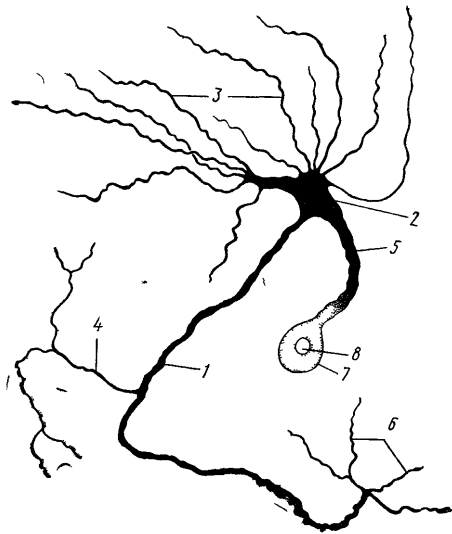


Рис. 68. Типичный нейрон насекомого
(по В. П. Тыщенко, 1977)

1 — аксон, 2 — главное мозговое разветвление, 3 — дендриты, 4 — коллатеральная ветвь аксона, 5 — клеточный отросток, 6 — концевые разветвления аксона, 7 — тело нейрона, 8 — ядро

системы насекомых редко бывают униполярными, обычно они биполярные или мультиполярные (рис. 69). В биполярном нейроне короткий дендрит и длинный аксон отходят непосредственно от тела клетки. Мультиполярный нейрон снабжен одним аксоном и несколькими дендритами, отходящими от тела клетки.

Работа нервной системы осуществляется по принципу рефлекторных дуг. В состав любой рефлекторной дуги входят рецептор, эффектор и нервные клетки, относящиеся к разным функциональным категориям (рис 70).

Сенсорные нейроны обычно биполярные или мультиполярные (см. рис. 69). Их тела находятся на периферии и аксоны, которые называют *чувствительными нервными волокнами*, входят в ганглии в составе периферических нервов. Следовательно, сенсорные

нейроны проводят распространяющееся возбуждение в центростремительном направлении

Мотонейроны всегда униполярные (см. рис. 68). Их тела находятся в ганглиях и аксоны, которые называют *двигательными нервными волокнами*, выходят из ганглиев, направляясь к мышцам, железам и органам свечения. Следовательно, мотонейроны проводят возбуждение в центробежном направлении

Чувствительные и двигательные волокна часто объединяются в одном смешанном нерве. В таких случаях чувствительные волокна занимают вентральную часть нервного ствола, а в его дорсальной части размещаются двигательные волокна. Как правило, возбуждение «стекается» в ганглий по большому числу тонких чувствительных волокон, а выходит из него по значительно меньшему числу толстых двигательных волокон. Например, в смешанном нерве, обслуживающем мезоторакальную ногу клопа *Rhodnius prolixus*, насчитывается почти 2000 чувствительных волокон,

а их средний диаметр составляет 0,5 мкм. В этом же нерве насчитывается только 130 двигательных волокон, диаметр которых колеблется от 1 до 5 мкм.

Сенсорный нейрон и мотонейрон могут образовать примитивную рефлекторную дугу. В такой *двухнейронной (моносинаптической) рефлекторной дуге* возбуждение, возникающее в сенсор-

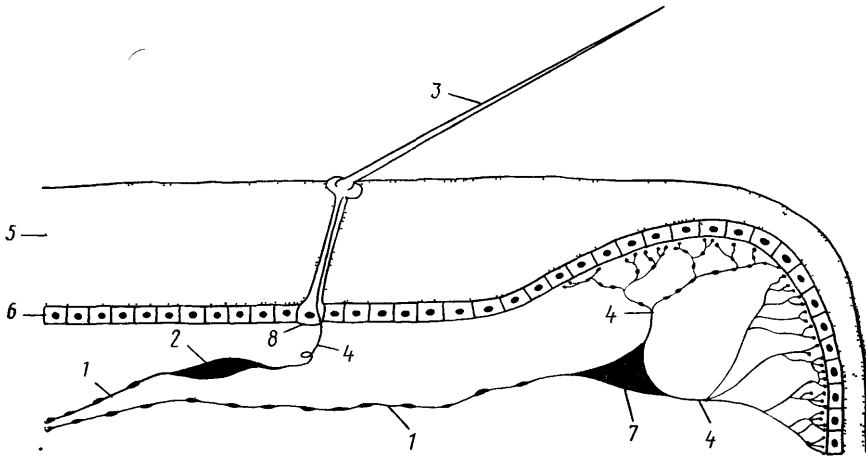


Рис. 69. Схема сенсорной иннервации покровов у личинки стрекозы *Aeschna sp.*
(по А. А. Заварзину, 1952):

1 — аксоны, 2 — биполярный нейрон, 3 — волосок трихоидной сенсиллы, 4 — дендриты, 5 — кутикула, 6 — клетки эпидермиса, 7 — мультиполярный нейрон, 8 — трихогенная клетка

ном нейроне при раздражении рецептора, передается на мотонейрон, вызывая мышечное сокращение или иную реакцию эффектора (рис. 70, А). Двухнейронные рефлекторные дуги многочисленны в нервных центрах аннелид, ракообразных и паукообразных, но у насекомых они встречаются крайне редко.

Как правило, в формировании рефлекторных дуг в нервной системе насекомых участвуют *интернейроны*, связывающие сенсорные нейроны с мотонейронами. Интернейроны целиком, со всеми своими разветвлениями, помещаются внутри ганглиев и коннектив. В *трехнейронной рефлекторной дуге* имеется только один интернейрон, а в *полинейронной (полисинаптической)* их несколько (рис. 70, Б, В). В результате переработки возбуждения интернейронами несколько импульсов «на входе» рефлекторной дуги могут превратиться «на ее выходе» в длительный разряд импульсов.

В ЦНС аннелид, ракообразных и паукообразных обнаружены многочисленные *поливалентные нейроны*, которые совмещают функции интернейронов и мотонейронов. Нейроны, обладающие

такими свойствами, имеют два аксона: один из них направляется к эффектору, а другой контактирует с дендритами мотонейрона или интернейрона (рис. 70, *В*). В нервной системе насекомых поливалентных нейронов мало, и они не играют заметной роли в рефлекторной деятельности.

Некоторые аксоны интернейронов в ЦНС насекомых называют *гигантскими аксонами*. Они характеризуются необычными морфологическими и физиологическими свойствами.

Гигантские аксоны имеют большой диаметр, проходят без синаптических перерывов через всю вентральную нервную цепочку, проводят возбуждение с высокой скоростью и играют важную роль в интегративной деятельности нервной системы.

У таракана *Periplaneta americana* гигантские аксоны связывают последний брюшной ганглий с подглоточным ганглием и мозгом (рис. 71). Диаметр наиболее толстого аксона достигает 45 мкм, а наиболее тонкого — 20 мкм. В каждом брюшном или грудном ганглии диаметр аксонов заметно уменьшается и вновь увеличивается при переходе из ганглия в коннективу. В последнем брюшном ганглии обнаруживаются клеточные тела, отростки которых образуют гигантские аксоны. В нейропиле последнего брюшного

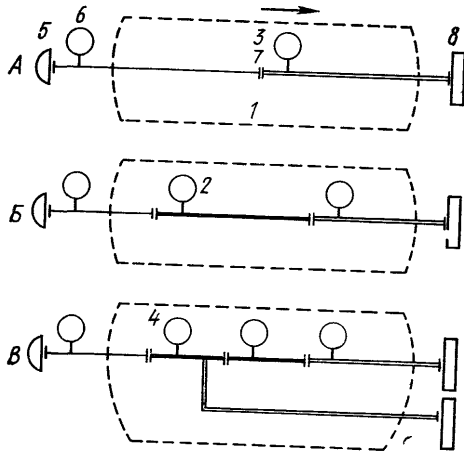


Рис. 70. Схемы рефлекторных дуг: *А* — двухнейронная, *Б* — трехнейронная, *В* — полинейронная с поливалентной нервной клеткой, *1* — ганглий, *2* — интернейрон, *3* — мотонейрон, *4* — поливалентный нейрон, *5* — рецептор, *6* — сенсорный нейрон, *7* — центральный синапс, *8* — эффектор; стрелка — направление передачи возбуждения по рефлекторным дугам

ганглия гигантские аксоны образуют синапсы с чувствительными волокнами церкальных нервов.

При воздействии звуков или движений воздуха на церки таракана гигантские аксоны генерируют импульсы, направляющиеся к грудным ганглиям и мозгу. В грудных ганглиях возбуждение переключается с гигантских аксонов на мотонейроны, обслуживающие мышцы ног. В мозге возбуждение гигантских аксонов передается на мотонейроны, обслуживающие мышцы антенн. Поэтому обдувание церок струёй воздуха вызывает две рефлекторные реакции: бегство таракана от источника раздражения и ориентировочные движения антенн. Реакция бегства может запускаться по трехнейронной рефлекторной дуге, составленной из сенсорных церкальных аксонов, гигантских аксонов и мотонейронов грудных ганглиев (рис. 71). Однако эта же реакция запускается и через полинейронный путь. Среднее звено полиней-

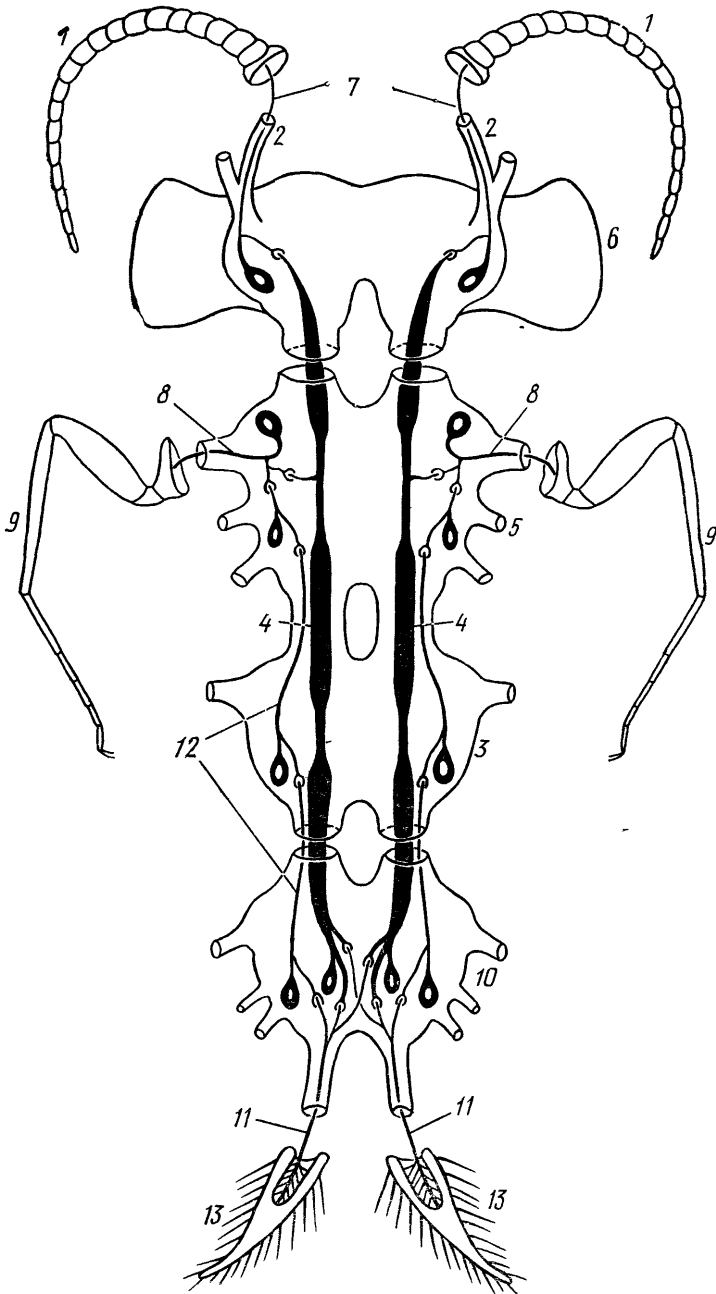


Рис. 71. Система гигантских аксонов у таракана.

1 — антенны, 2 — антеннальные нервы, 3 — брюшной ганглий, 4 — гигантские аксоны, 5 — грудной ганглий, 6 — мозг, 7 — аксоны мотонейронов, обслуживающие антенны, 8 — аксоны мотонейронов, обслуживающие ноги, 9 — ноги, 10 — последний брюшной ганглий, 11 — сенсорные аксоны церкальных рецепторов, 12 — тонкие восходящие аксоны интернейронов, 13 — церки

ронной рефлекторной дуги представлено тонкими отростками интернейронов, образующих синаптические перерывы в брюшных ганглиях.

Гигантские аксоны обнаружены не только у тараканов, но и у саранчовых, сверчков, медведок и у некоторых других насекомых. В ЦНС бабочек семейства Saturniidae прослежено формирование системы гигантских аксонов при метаморфозе (см. с. 150).

ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ В НЕРВНЫХ КЛЕТКАХ

Движение волны возбуждения по аксону отражается в изменениях электрических потенциалов: возбужденный участок аксона приобретает отрицательный заряд по отношению к невозбужденному участку. Появляющийся в месте возбуждения электроотрицательный потенциал получил название *потенциала действия* (ПД). Форма ПД зависит от способа его отведения. Когда ПД отводится с поверхности аксона двумя электродами, он имеет двухфазную форму. Когда один электрод находится на поверхности аксона, а другой вводится в электронейтральную ткань (например, в жировое тело), записывается однофазный ПД. При ритмическом раздражении аксона ударами электрического тока можно записать ряд двухфазных или однофазных ПД, частота которых будет соответствовать частоте раздражения (рис. 72). Регистрация электрических явлений с поверхности нейронов

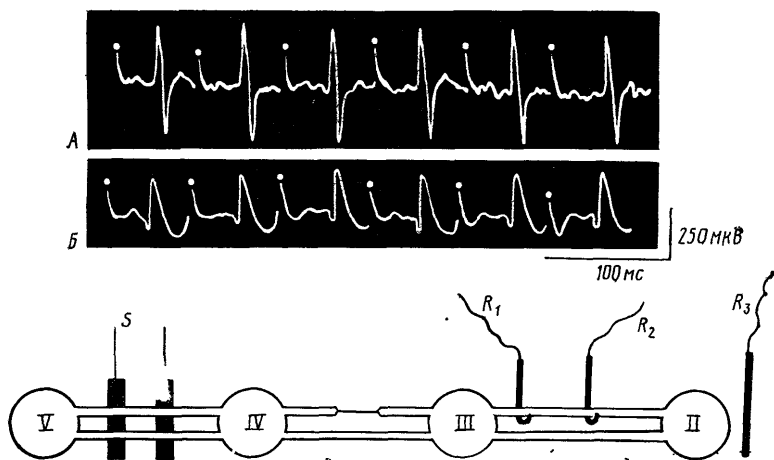


Рис. 72. Двухфазные (А) и однофазные (Б) потенциалы действия гигантского аксона таракана *Blaberus giganteus* (по В. П. Тыщенко, 1977):

I — жировое тело, *R*₁—*R*₃ — регистрирующие электроды, *S* — раздражающие электроды; под осциллограммами показана схема расположения электродов на нервной цепочке: двухфазные потенциалы отводятся электродами *R*₁ и *R*₂, а однофазные — *R*₁ и *R*₃; II—V — брюшные ганглии; на одной из коннектив между ганглиями III и IV перерезаны все связи, за исключением небольшого участка, содержащего один гигантский аксон; частота раздражения 10 в 1 с; моменты нанесения раздражения отмечены точками на осциллограммах

позволяет следить за проведением нервных импульсов, но не дает возможности исследовать механизмы, генерирующие ПД. Только используя внутриклеточные микроэлектроды, можно изучать физико-химические закономерности, на которых основано нервное возбуждение и торможение. Внутриклеточный микроэлектрод представляет собой тонкую пипетку с диаметром кончика около 1 мкм, заполненную раствором KCl. Микроэлектрод вводится внутрь нейрона, а второй (индифферентный) электрод помещается в физиологический раствор, омывающий препарат.

В невозбужденном нейроне внутриклеточный микроэлектрод регистрирует мембранный потенциал (МП) в виде отрицательной разности потенциалов между внутренним содержимым клетки и ее наружной поверхностью. В гигантских аксонах таракана *Periplaneta americana* МП составляет в среднем 77 мВ. Примерно такой же величины достигает МП в аксонах ракообразных и моллюсков.

Если в аксон кроме регистрирующего микроэлектрода ввести раздражающий электрод, можно наблюдать за поведением МП вблизи пункта раздражения (рис. 73, А—В). Ток, направленный внутрь аксона, увеличивает МП, т. е. вызывает гиперполяризацию клетки. Если удвоить силу тока, амплитуда гиперполяризационного ответа тоже возрастает вдвое, но его форма и знак не изменяются. Ток, направленный изнутри аксона наружу, уменьшает МП; он вызывает деполяризацию клетки. Амплитуда этой деполяризации зависит от силы раздражения, но такая зависимость проявляется только до определенного предела, называемого *порогом возбуждения* аксона. Когда

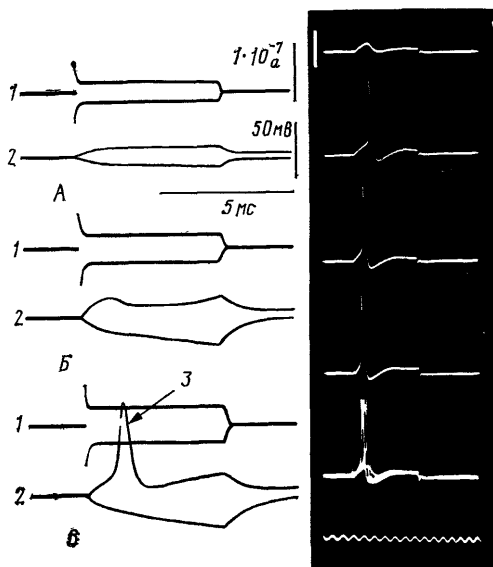


Рис. 73. Изменения мембранного потенциала гигантского аксона таракана *Periplaneta americana* вблизи пункта раздражения прямоугольными толчками тока (по Yamasaki, Narahashi, 1963):

А — электрические эффекты, проявляющиеся при слабом раздражении; Б — то же при увеличенной силе раздражения; В — то же при более значительном увеличении силы раздражения; Г — ответы аксона на одиночные толчки деполяризующего тока (сила тока возрастает сверху вниз; на нижней осциллограмме показаны накладывающиеся друг на друга потенциалы, вызванные несколькими раздражителями); 1 — отметка раздражения (отклонение вниз — ток, направленный внутрь аксона; отклонение вверх — ток, направленный наружу), 2 — изменения мембранного потенциала (отклонение вниз — гиперполяризация; отклонение вверх — деполяризация), 3 — потенциал действия; отметка времени 1000 кол/с

сила деполяризирующего тока достигает пороговой величины, в аксоне возникает распространяющийся ПД (рис. 73, В). В гигантских аксонах таракана критическая деполяризация, порождающая ПД, составляет 15—29 мВ.

Таким образом, импульсы тока могут вызывать подпороговые изменения МП, которые регистрируются вблизи раздражающего электрода. Эти местные потенциалы зависят от силы раздражения, а их знак определяется направлением раздражающего тока.

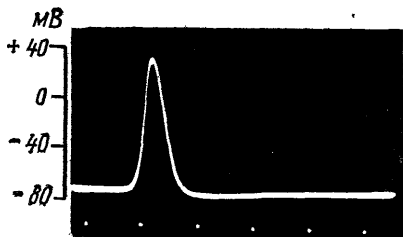


Рис. 74. Одиночный потенциал действия, записанный внутриклеточным микроэлектродом от гигантского аксона таракана *Periplaneta americana* (по Yamasaki, Narahashi, 1959):
отметка времени 0,5 мс

Гиперполяризационный местный процесс увеличивает МП и затрудняет возникновение ПД. Такие процессы связаны с торможением нервных клеток. Деполяризационный местный процесс уменьшает МП и приближает его к пороговому уровню, при котором происходит возбуждение нейрона и генерируется ПД.

В некоторых нейронах насекомых, снабженных короткими аксонами, ПД не возникают, а проведение

возбуждения осуществляется путем электротонического распространения местных потенциалов. Такие *безимпульсные нейроны* обнаружены в фоторецепторах и зрительных долях протоцеребрума (см. с. 224).

Интернейроны, передающие информацию внутри одного ганглия без ее выхода в коннективы, также неспособны генерировать импульсы ПД, имеющего постоянную амплитуду и не затухающего по мере его распространения, называют *спайком*. Амплитуда спайкового потенциала не зависит от силы раздражения (рис. 73, Г). При внутриклеточной регистрации амплитуда ПД в гигантском аксоне таракана достигает 99 мВ, а его продолжительность составляет 0,5 мс (рис. 74). В момент возбуждения аксона происходит реверсия МП: стремительно уменьшаясь, этот потенциал не только достигает нулевой линии, но и приобретает обратный знак. Следовательно, при возникновении ПД внутреннее содержимое нейрона получает кратковременный положительный заряд по отношению к его наружной поверхности. Этот положительный потенциал называется *овершутом*; он вычисляется как разность между ПД и МП. В гигантских аксонах таракана овершут в среднем составляет 22 мВ (ПД-99 мВ, МП-77 мВ).

Для объяснения происхождения биоэлектрических потенциалов большое значение имели исследования Ходжкина (Hodgkin, 1964), который дал современную трактовку *мембранной теории*, предложенной еще в начале нашего века. По этой теории аксон можно уподобить хорошо проводящему ток электролитному гелю, окру-

женному изолирующей мембраной. Проницаемость этой мембраны обладает значительной избирательностью по отношению к разным ионам. Важнейшим фактором, определяющим МП, является асимметричное распределение ионов калия по обе стороны клеточной мембраны. В момент возбуждения нервной клетки резко повышается проницаемость мембраны для натрия, который и служит основным ионом, создающим ПД. Эти кардинальные положения мембранной теории нашли убедительное подтверждение в экспериментах на гигантских аксонах тараканов. Было показано, что МП гигантских аксонов зависит от содержания K^+ в физиологическом растворе, омывающем нервную цепочку. В то же время амплитуда ПД не зависит от K^+ , но обнаруживает прямо пропорциональную зависимость от содержания Na^+ в растворе.

У позвоночных и многих беспозвоночных животных содержание калия высокое в цитоплазме нейронов и низкое в тканевых жидкостях, омывающих нервные клетки. Натрий, наоборот, содержится в более высокой концентрации в тканевых жидкостях, чем в цитоплазме нейронов. Такое «неравновесное» распределение ионов между клетками и окружающими их растворами составляет необходимое условие генерации МП и ПД. Гемолимфа таракана *Periplaneta americana* вполне удовлетворяет этому условию, поскольку в ней натрия содержится гораздо больше, чем калия (см. рис. 45, А). Однако многие специализированные насекомые-фитофаги имеют необычные соотношения неорганических ионов в гемолимфе: содержание калия может в несколько раз превышать содержание натрия (см. рис. 45, Е—К). Применение мембранной теории к аксонам, функционирующим в такой среде, связано со значительными трудностями.

Таблица 10. Содержание ионов Na^+ и K^+ в гемолимфе и нервной системе у двух видов насекомых (по Treherne, 1965)

Насекомые	Содержание ионов ммоль/л					
	в гемолимфе		во внутриганглионарной		в цитоплазме нейронов	
	Na^+	K^+	Na^+	K^+	Na^+	K^+
Таракан	157	12,3	283,6	17,1	67,2	225,1
Палочник	20,1	33,7	212,4	124,5	86,3	555,8

Тварог и Редер (Twarog, Roeder, 1956) выдвинули предположение о барьерной функции ганглионарной оболочки. По их мнению, нейрилема и перинеириум защищают нейроны от гемолимфы, создавая труднопроходимый барьер для перехода ионов из полости тела в ганглии и нервы. В таком случае в пространстве, ограниченном ганглионарной оболочкой, должна существовать

стабильная ионная среда, необходимая для генерации биоэлектрических потенциалов.

Действительно, межклеточная жидкость, находящаяся внутри ганглиев и нервов насекомых, по концентрации неорганических ионов сильно отличается от гемолимфы (табл. 10). Соотношение ионов Na^+ и K^+ во внутриганглионарной жидкости соответствует требованиям мембранной теории. Поэтому даже у специализированных фитофагов нейроны функционируют в среде с высоким содержанием натрия и сравнительно низким содержанием калия.

Однако опыты с использованием меченых атомов не подтвердили предположение о барьерной функции ганглионарных оболочек. Оказалось, что Na^+ и K^+ легко проникают через оболочки внутрь ганглиев и нервов. По-видимому, относительное постоянство ионного состава внутриганглионарной жидкости поддерживается за счет динамически уравновешенных потоков ионов через нейрилемму и перинеириум. У таракана *Periplaneta americana* транспорт ионов натрия из гемолимфы в ЦНС осуществляется на основе активных процессов, требующих затрат энергии, а ионы калия транспортируются пассивно, за счет диффузии.

ПРОВЕДЕНИЕ ВОЗБУЖДЕНИЯ ПО АКСОНАМ

Состояние распространяющегося возбуждения в аксоне можно вызвать механическими, химическими или электрическими раздражениями. Пороговая величина раздражителя служит мерилom *возбудимости* нервной ткани. Для измерения возбудимости аксона обычно применяются электрические раздражения, которые легко градуируются по напряжению и длительности их действия. Закономерные отношения между силой и длительностью раздражающего тока имеют вид кривой, показанной на рис. 75. Как видно из этой кривой силы—длительности, чем слабее применяемый раздражитель, тем дольше он должен действовать на нервные клетки, чтобы вызвать в них состояние возбуждения.

Для сравнительной характеристики возбудимости аксонов используют методику, предложенную известным французским физиологом Л. Лапиком. При работе по этой методике первоначально измеряется *реобаз*а — наименьшее напряжение постоянного тока, необходимое для того, чтобы при неограниченном времени его действия возбудить нервную клетку. Реобаза гигантских аксонов таракана *P. americana* составляет около 27 мВ (рис. 75). Уже по величине реобазы можно судить о возбудимости аксонов, но обычно для этой цели пользуются другим показателем — *хронаксией*. Это понятие характеризует наименьшее время, в течение которого необходимо воздействовать на ткань током, равным по силе удвоенной реобазе, чтобы вызвать распространяющееся возбуждение. Хронаксия гигантских аксонов таракана равна 0,1 мс. Чем меньше хронаксия, тем выше возбудимость аксона.

Возбудимость нервных клеток тесно связана с их *лабильностью*, под которой понимают способность живой ткани воспроиз-

водить ритм раздражения. Выражением этой способности может служить максимальное число импульсов, воспроизводимых данным аксоном за единицу времени. Лабильность гигантских аксонов бабочки *Antheraea pernyi* составляет около 220 имп/с. При раздражении этих аксонов с частотой меньше 220 Гц число спай-ков соответствует числу ударов электрического тока (рис. 76. А—В). Когда частота раздражения достигает 250 Гц, гигантские аксоны отвечают в более редком ритме (рис. 76, Г). Следовательно, при частоте раздражения, превышающей лабильность аксонов, наблюдается трансформация ритма: аксоны начинают отвечать не на каждый стимул, а преобразуют ритм раздражения в собственный ритм ответов.

Лабильность аксона определяется его *рефрактерностью*. Когда на гигантские аксоны бабочки *A. pernyi* наносят два последовательных раздражения, разделенных интервалом времени в 30 мс, появляются два обособленных ПД одинаковой амплитуды (рис. 77, А). Если интервал между раздражениями сокращается до 15 мс, второй ПД уменьшается (рис. 77, Б). Наконец, при интервале, равном 3 мс, записывается только один ПД, а второе раздражение остается без ответа (рис. 77, В).

Время, в течение которого возбужденный участок аксона не отвечает на раздражения, называется *абсолютным рефрактерным периодом*. В гигантских аксонах насекомых такое состояние полной невозбудимости длится 2—3 мс. Затем абсолютная рефрактерность сменяется *относительным рефрактерным периодом*, продолжительность которого составляет 13—18 мс. Раздражение, действующее на аксон во время относительной рефрактерности, вызывает уменьшенный ПД. Очевидно, электровозбудимые структуры нервной ткани должны иметь какой-то промежуток времени для полного восстановления их чувствительности к раздражениям.

Возбудимость, лабильность и рефрактерность составляют три взаимосвязанных параметра, характеризующих способность аксонов проводить распространяющееся возбуждение. *Скорость проведения* по аксонам насекомых колеблется в пределах от 0,3 до 6—7 м/с и в целом ниже, чем у позвоночных животных. При прочих равных условиях скорость проведения возрастает с увеличе-

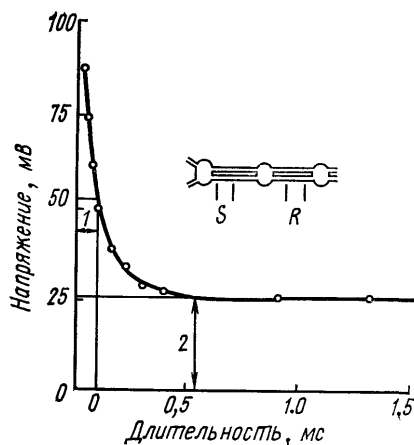


Рис. 75. Зависимость между пороговым напряжением и минимальной длительностью раздражающего тока, вызывающего возбуждение гигантских аксонов таракана *Periplaneta americana* (по Roeder, 1953)
1 — хронаксия, 2 — реобазы, S — раздражающие электроды, R — регистрирующие электроды, над кривой силы длительности показана схема расположения электродов на коннективах брюшного участка нервной цепочки

нием диаметра аксонов (табл. 11). Поэтому наиболее быстрая передача импульсов достигается в гигантских аксонах, имеющих наибольший диаметр. Возникновение системы гигантских аксонов

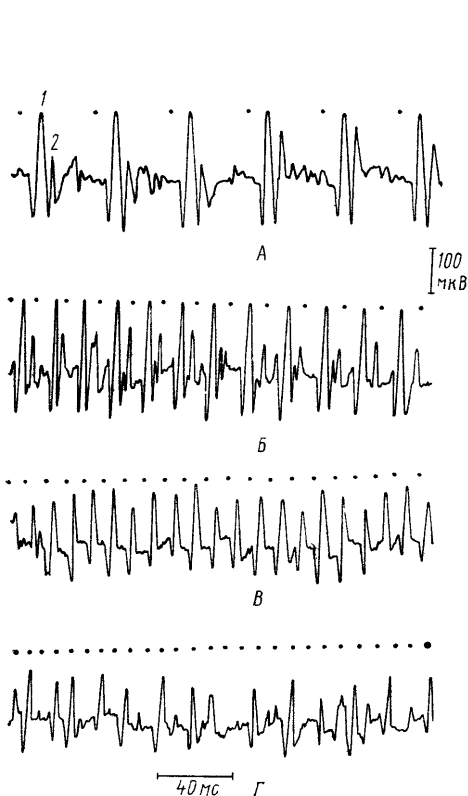


Рис. 76. Трансформация ритма при электрических раздражениях нервной цепочки бабочки *Antheraea pernyi* с частотой 50 (А), 100 (Б), 200 (В) и 250 (Г) ударов в 1 с (по В. П. Тыщенко, 1977):

1 — потенциалы гигантских аксонов, 2 — потенциалы тонких аксонов, точки — отметки раздражения

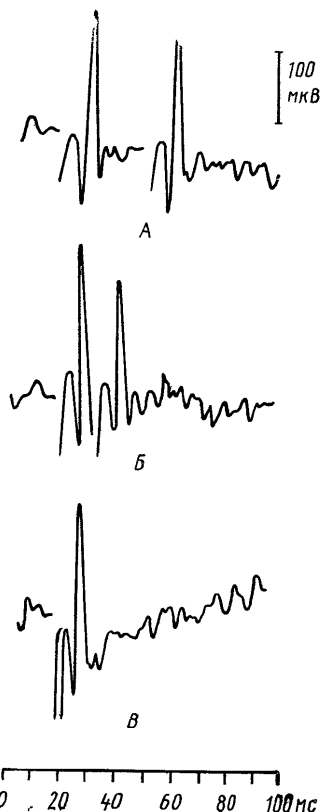


Рис. 77. Относительная и абсолютная рефрактерность в гигантских аксонах бабочки *Antheraea pernyi*:

А — потенциалы действия при двух последовательных раздражениях, разделенных интервалом в 30 мс, Б — интервал между раздражениями уменьшен до 15 мс; В — интервал между раздражениями уменьшен до 3 мс

в разных отрядах насекомых было связано с появлением быстрых локомоторных реакций (полет, бег, плавание), требующих ускоренной передачи возбуждения по рефлекторным дугам. У гусениц *A. pernyi*, у которых отсутствуют гигантские аксоны, на проведение возбуждения из последнего брюшного ганглия в последний грудной ганглий затрачивается 160 мс. У бабочек, обладающих гигантскими аксонами, возбуждение проходит этот же

путь за 40 мс. Следовательно, гигантские аксоны увеличивают скорость проведения нервных импульсов и позволяют сократить время рефлекса на 120 мс.

Таблица 11. Зависимость скорости проведения нервных импульсов и амплитуды потенциалов действия (ПД) от диаметра аксонов, входящих в состав метоторакального нерва таракана *Periplaneta americana* (по Pearson et al., 1970)

№№ аксонов	Диаметр, мкм	Скорость проведения, м/с	Амплитуда двухфазного ПД, мВ	Амплитуда монофазного ПД, мВ
1	1,6	0,51	0,073	0,043
2	1,9	0,47	0,13	0,085
3	5,1	1,71	1,2	0,88
4	5,7	1,66	1,3	0,96
5	10,7	2,66	4,1	2,9
6	16,1	3,71	9,7	7,4

Амплитуда потенциалов, обнаруживает такую же пропорциональную

зависимость от диаметра аксона, как и скорость проведения нервных импульсов (см. табл. 11). Однако в аксоне, сохраняющем постоянный диаметр, амплитуда ПД одинакова на любом расстоянии от точки раздражения. Следовательно, аксоны насекомых проводят возбуждения без декремента, т. е. без уменьшения ПД по мере его распространения. У бабочки *A. pernyi* гигантские аксоны проходят без синаптических перерывов через все брюшные ганглии и коннективы. Но на коннективе перед последним грудным ганглием аксоны уменьшаются в диаметре.

Поэтому ПД, достигающий этой коннективы, имеет уменьшенную амплитуду (рис. 78, А). При распространении возбуждения в обратном направлении амплитуда ПД не изменяется (рис. 78, Б), так как на всех остальных коннективах диаметр аксонов остается постоянным.

регистрируемых от разных аксонов,

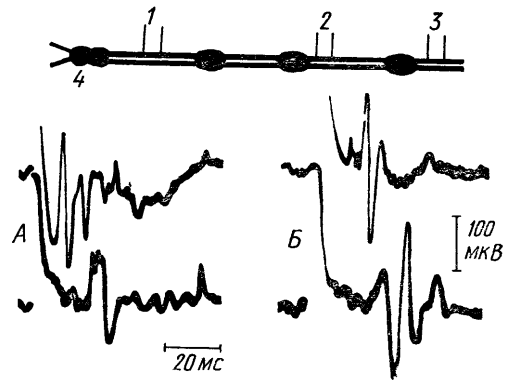


Рис. 78. Потенциалы действия гигантских аксонов бабочки *Antheraea pernyi* при отведении от разных коннектив (по В. П. Тыщенко, 1977):

А — раздражение электродами 1, регистрация электродами 2 (верхняя запись) и 3 (нижняя запись), Б — раздражение электродами 3, регистрация электродами 2 (верхняя запись) и 1 (нижняя запись), 4 — последний брюшной ганглий; в верхней части рисунка показана схема расположения электродов на брюшном участке нервной цепочки

Бездекрементное распространение возбуждения свойственно и позвоночным и беспозвоночным животным. Только такой способ передачи нервных импульсов гарантирует максимальное сохранение передаваемых сигналов. В противном случае многие важные сигналы затухали и терялись бы по пути. Поэтому *декрементное распространение возбуждения* по аксонам насекомых наблюдается только в период онтогенетического формирования новых нейронов и рефлекторных дуг. В ходе полного метаморфоза чешуекрылых происходит развитие системы гигантских аксонов, отсутствующих у гусениц, но функционирующих в нервной системе бабочек. У прониимфы и куколок, когда эти аксоны начинают возникать, их потенциалы уменьшаются, удаляясь от точки раздражения. Следовательно, формирующиеся при метаморфозе имагинальные аксоны вначале проводят возбуждение с декрементом. Только незадолго до выхода бабочки из куколочной шкурки завершается переход от декрементного распространения нервных импульсов к бездекрементной сигнализации.

Бездекрементное проведение является следствием закона «все или ничего», управляющего распространением возбуждения по аксонам позвоночных и беспозвоночных животных. Согласно этому закону, амплитуда ПД не зависит от силы раздражения, вызвавшего этот потенциал. Подадим ли мы на одиночный аксон сильное или слабое раздражение, амплитуда ПД будет одинаковой. Однако для того чтобы возникло распространяющееся возбуждение, сила раздражения должна превышать определенную пороговую величину.

Направление распространения нервных импульсов зависит от местоположения того участка нервной клетки, в котором зарождается распространяющееся возбуждение. При раздражении рецепторов сенсорные нейроны передают возбуждение от периферии к центру, мотонейроны — от центра к периферии, а интернейроны — от сенсорных нейронов к мотонейронам (см. рис. 70). При искусственном электрическом раздражении любого аксона возбуждение распространяется в обе стороны от точки раздражения и, начав двигаться в одном направлении, не поворачивает обратно. Следовательно, аксоны характеризуются потенциальной способностью к двустороннему проведению возбуждения.

ПЕРЕДАЧА ВОЗБУЖДЕНИЯ В ЦЕНТРАЛЬНЫХ СИНАПСАХ

Проведение возбуждения по рефлекторной дуге связано с его передачей через центральные синапсы (см. рис. 70). У насекомых они находятся в нейропиле ганглиев и образуются за счет контактов — нервных отростков — двух аксонов, двух дендритов или аксона и дендрита. В синаптическом участке отростки контактирующих клеток не сливаются, но очень близко подходят друг к другу. Между мембраной пресинаптического волокна и постси-

наптическим волокном остается промежуток, называемый синаптической щелью.

В зависимости от способа передачи нервных импульсов центральные синапсы подразделяются на два типа — химические и электротонические. В химическом синапсе пресинаптическое волок-

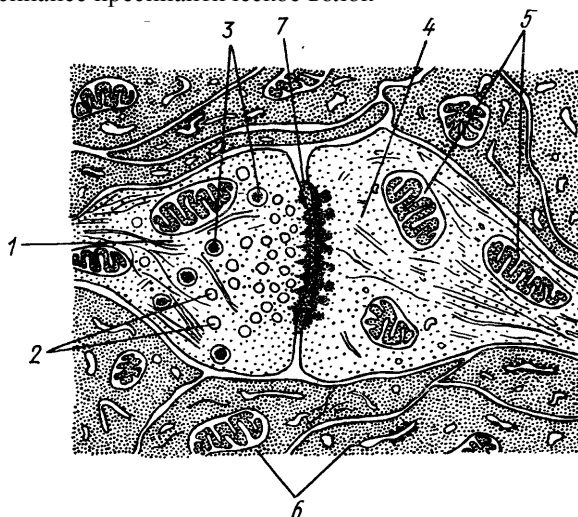


Рис. 79. Схема химического центрального синапса (по А. А. Заварзину, 1976): 1 — пресинаптическое нервное волокно (аксон), 2 — агранулярные синаптические пузырьки, 3 — гранулярные синаптические пузырьки, 4 — постсинаптическое нервное волокно (дендрит), 5 — митохондрии, 6 — нейроглия, 7 — синаптическая щель

но может выделять специальное вещество, служащее медиатором (переносчиком) возбуждения. Запасы медиатора находятся в многочисленных синаптических пузырьках (рис. 79). Когда распространяющееся возбуждение достигает кончика пресинаптического волокна, медиатор выделяется в синаптическую щель и возбуждает постсинаптическое волокно. В электротоническом си-

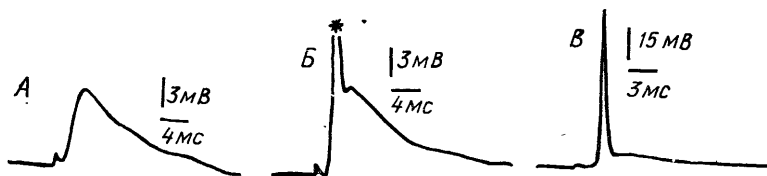
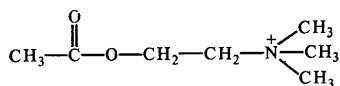


Рис. 80. Возбуждающие постсинаптические потенциалы (ВПСП) и потенциалы действия в гигантских аксонах таракана *Periplaneta americana* при одиночных электрических раздражениях церкального нерва (по Pichon, Callec, 1970): А — подпороговый ВПСП; Б — сверхпороговый ВПСП, порождающий потенциал действия (отмечен звездочкой); В — потенциал действия при повышенной скорости регистрации

напсе возбуждение, приходящее в концевой участок пресинаптического волокна, «перескакивает» на постсинаптическое волокно без участия медиатора. В таких синапсах синаптическая щель очень узкая, а синаптические пузырьки отсутствуют.

Центральные синапсы насекомых в большинстве случаев имеют характерные признаки химических синапсов. Пузырьки пресинаптических волокон достигают диаметра 110 нм, а синаптическая щель составляет 10—20 нм. Раздражение пресинаптического волокна вызывает местную деполяризацию в постсинаптическом волокне. Эта местная электрическая реакция называется *возбуждающим постсинаптическим потенциалом* (ВПСП). Когда ВПСП достигает некоторого критического уровня, на его основе возникает спайк (рис. 80).

Важнейший медиатор возбуждения в центральных синапсах — ацетилхолин:



В нервной системе насекомых обнаружено высокое содержание ацетилхолина и двух обслуживающих его ферментов: *холинацетилазы* — фермента, синтезирующего ацетилхолин, и *холинэстеразы* — фермента, разрушающего его. Вся *холинэргическая система*, охватывающая ацетилхолин, холинэстеразу и холинацетилазу, приурочена к нервной системе; она отсутствует в мышечной ткани и гемолимфе. Внутри ганглиев холинэстераза находится, главным образом, в нейропиле, т. е. именно там, где сосредоточены центральные синапсы. С помощью электронного микроскопа доказана приуроченность холинэстеразы к местам синаптических контактов и наружным мембранам нервных клеток.

Холинэстераза необходима для разрушения ацетилхолина после того, как он окажет свое возбуждающее воздействие на постсинаптическое нервное волокно. Поэтому холинэргические синапсы, в которых медиатором является ацетилхолин, характеризуются высокой чувствительностью к действию *антихолинэстеразных агентов* — веществ, угнетающих холинэстеразу. К таким агентам относятся, например, эзерин, простигмин (прозерин) и фосфорорганические инсектициды (см. с. 163). Воздействие антихолинэстеразного агента на нервную систему насекомого вначале приводит к «перевозбуждению» нервных клеток. Нередко в этих условиях «перевозбуждения» постсинаптическое волокно отвечает длительным разрядом импульсов на одиночное электрическое раздражение пресинаптического волокна (рис. 81). Подобные постсинаптические разряды импульсов отражают накопление избыточных количеств неразрушенного медиатора в центральных синапсах. При длительном действии антихолинэстераз-

ного агента эффект «перевозбуждения» сменяется полным выключением синаптической передачи и гибелью насекомых. Высокая чувствительность нервной системы насекомых к действию антихолинэстеразных агентов подтверждает функцию ацетилхолина как медиатора возбуждения в центральных синапсах.

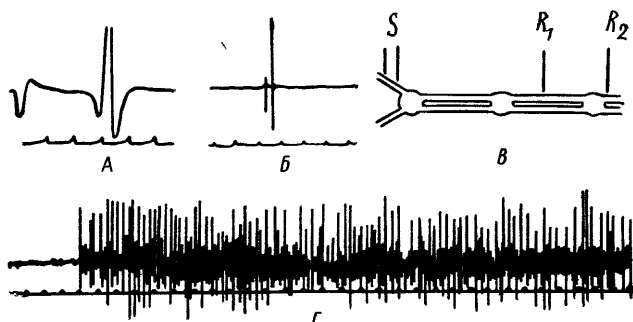


Рис. 81. Влияние антихолинэстеразного агента — диизопропилфторфосфата (ДФФ) на синаптическую передачу в последнем брюшном ганглии таракана *Periplaneta americana* (по Roeder, 1967):

A — постсинаптический потенциал действия, вызванный одиночным электрическим раздражением церкальных нервов; *B* — то же при повышенной скорости регистрации; *B* — схема расположения электродов; *Г* — постсинаптический ответ на одиночное пресинаптическое раздражение после действия ДФФ на нервную систему; R_1 , R_2 — регистрирующие электроды, S — раздражающие электроды

Ацетилхолин легко проникает через ганглионарные оболочки. Но проникающий внутрь ганглиев ацетилхолин быстро разрушается холинэстеразой и не успевает проявить свое действие в нейропиле, где находятся центральные синапсы. Поэтому нанесенный на ганглии ацетилхолин оказывает слабое влияние на электрическую активность нервной системы и не нарушает синаптическую передачу. Если же вводить ацетилхолин непосредственно в нейропиле, то можно найти нейроны, проявляющие очень высокую чувствительность к действию этого вещества. В одних нейронах ацетилхолин вызывает разряды нервных импульсов, а в других — повышает частоту собственной импульсации (рис. 82). У таракана *Periplaneta americana* даже очень низкая концентрация ацетилхолина, равная 10^{-13} моль/л, оказывает возбуждающее влияние на некоторые нейроны последнего брюшного ганглия.

Итак, по современным представлениям, передача возбуждения в центральном холинэргическом синапсе насекомого осуществляется в такой последовательности: 1. В пресинаптическом волокне холинацетилаза синтезирует ацетилхолин, запасаемый в синаптических пузырьках. 2. ПД пресинаптического волокна вызывает освобождение квантованных порций ацетилхолина в синаптическую щель. 3. Ацетилхолин диффундирует через синапти-

ческую щель, раздражает постсинаптическую мембрану и разрушается холинэстеразой. 4. В постсинаптическом волокне, испытывающем воздействие ацетилхолина, возникает ВПСП. 5. Когда ВПСП достигает критического уровня, в постсинаптическом волокне зарождается распространяющийся ПД (спайк).

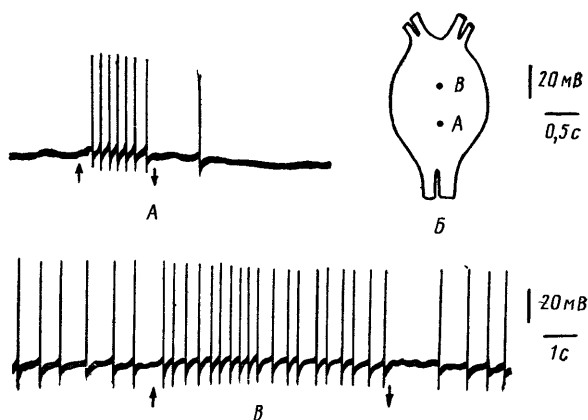


Рис. 82. Влияние ацетилхолина на электрическую активность нейронов, расположенных в последнем брюшном ганглии таракана *Periplaneta americana* (по Callec, Voistel, 1967):

A — потенциалы действия одиночного нейрона, вызванные инъекцией ацетилхолина в концентрации 10^{-6} М; *Б* — расположение нейронов, чувствительных к действию ацетилхолина; *В* — изменения электрической активности одиночного нейрона, обусловленные инъекцией ацетилхолина в концентрации 10^{-5} М; стрелками на осциллограммах показано начало и прекращение инъекции ацетилхолина внутрь ганглия

В нервной системе насекомых существуют не только холинэргические синапсы, но, вероятно, и *адренэргические синапсы*, в которых медиаторами возбуждения служат моноаминные соединения (адреналин, норадреналин, серотонин и др.). В нейропиле некоторых ганглиев обнаружены тесные синаптические контакты особого рода, имеющие морфологические признаки электротонических синапсов. Однако окончательное доказательство электрической передачи в таких синапсах может быть получено только при их детальном физиологическом исследовании.

ЦЕНТРАЛЬНОЕ ТОРМОЖЕНИЕ

Торможение проявляется в виде активного подавления рефлекторной реакции при раздражении нервных путей. Когда рефлекторная реакция подавляется на уровне нервно-мышечного прибора, торможение называется *периферическим*. При подавлении рефлекторной реакции в нервном центре торможение называют *центральным*.

В осуществлении центрального торможения важнейшую роль играют *тормозные синапсы*. В таких синапсах раздражения пресинаптических волокон вызывают гиперполяризационные *тормозные постсинаптические потенциалы* (ТПСП). В нейропиле грудных ганглиев таракана ТПСП регистрируются в ответ на раздражения ножных нервов.

Полагают, что медиатором торможения в ЦНС насекомых является γ -аминомасляная кислота (ГАМК): $\text{NH}_2\text{—CH}_2\text{—CH}_2\text{—CH}_2\text{—COOH}$. Это соединение подавляет электрическую активность в ганглиях и коннективах насекомых. В метаторакальном ганглии таракана *Periplaneta americana* ГАМК вызывает гиперполяризацию нейронов. Гиперполяризационный эффект проявляется даже при низкой концентрации ГАМК, равной 10^{-13} моль/л. Следовательно, чувствительность нейронов в ГАМК сравнима с их чувствительностью к ацетилхолину, выполняющему функции медиатора возбуждения в нервной системе насекомых (см. с. 152).

ПРОВЕДЕНИЕ ВОЗБУЖДЕНИЯ ЧЕРЕЗ ГАНГЛИИ

В ганглии рефлекторный путь прерывается синапсами, поэтому проведение импульсов через ганглий существенно отличается от обычного проведения по аксону. В отличие от аксона, способного передавать возбуждение в обе стороны от пункта раздражения, синапс характеризуется *односторонним проведением*. Если в нервном центре существует синаптический перерыв, то нервные импульсы проходят через такой центр только в ортодромном направлении — от сенсорных путей к мотонейронам. Антидромные импульсы, идущие в противоположном направлении, блокируются в постсинаптическом нейроне. Одностороннее проведение через ганглии обуславливается химическим механизмом передачи возбуждения в центральных синапсах.

Передача возбуждения через синапс связана с затратами времени на выделение медиатора, его диффузию через синаптическую щель и взаимодействие с постсинаптической мембраной. Промежуток времени, необходимый для всех этих процессов, называется *синаптической задержкой*. Для синапсов, образованных волокнами церкального нерва с гигантскими аксонами в последнем брюшном ганглии, установлены следующие значения синаптической задержки: у таракана *Periplaneta americana* — 0,97—2,08 мс, а у саранчи *Schistocerca gregaria* — 2,2—3,3 мс.

Для ганглиев насекомых типична такая организация нейронных связей, при которой множество пресинаптических волокон сходится на одном постсинаптическом волокне (рис. 83). В этом случае возбуждающее воздействие одного пресинаптического волокна вызывает подпороговые местные потенциалы в постсинаптическом волокне. Для того чтобы в нем возникло распространяющееся возбуждение, необходимо одновременное и совместное воздействие нескольких (или даже многих) пресинаптических волокон. Следовательно, центральные синапсы способны сумми-

ровать подпороговые раздражения, поступающие к ним от разных пресинаптических волокон. Это явление называется *пространственной суммацией*.

Многочисленные подпороговые раздражения постсинаптического волокна со стороны одного синапса тоже могут суммироваться и вызвать распространяющееся возбуждение. Это явление называется *временной суммацией*. Оно выражается в том, что 1 импульс пресинаптического волокна

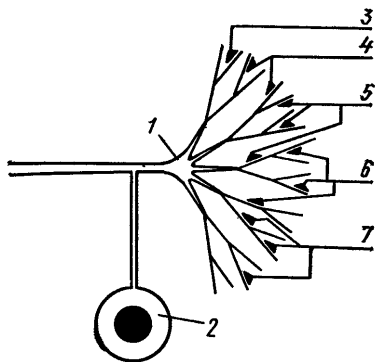


Рис. 83. Схема межнейронных связей в типичном центральном синапсе насекомого:

1 — постсинаптический нейрон, 2 — тело постсинаптического нейрона, 3—7 — пресинаптические волокна

не возбуждает постсинаптическое волокно, а несколько таких импульсов, следующих друг за другом, оказывают ясный возбуждающий эффект.

Сравнительно редко постсинаптическое волокно отвечает на раздражение в ритме импульсов, поступающих к нему от пресинаптического волокна. Обычно в синапсе наблюдается *трансформация ритма*, в результате чего частота потенциалов либо повышается, либо понижается. Поэтому ритм импульсов на «входе» ганглия, как правило, не равнозначен ритму импульсов на его «выходе».

У певчей цикады *Graptopsaltria nigrofuscata* трансформация ритма изучалась на рефлекторном пути, ведущем от сенсорных волокон каудального нерва к двум крупным звуковым мышцам (рис. 84, А). Эти мышцы иннервируются из метаторакального ганглия, причем каждая звуковая мышца получает только 1 аксон мотонейрона. По данным Хагивара и Ватанабе (Hagiwara, Watanabe, 1956) при слабом одиночном (раздражении каудального нерва в аксоне мотонейрона регистрируется 1 ПД (рис. 84, Б, 1). При постепенном повышении силы раздражения наблюдается эффект трансформации ритма: число импульсов в ответе мотонейрона увеличивается (рис. 84, Б, 2—6). Каждая «пачка» таких импульсов вызывает серию ритмических сокращений звуковых мышц и кратковременное пение цикады.

Полагают, что в метаторакальном ганглии цикады трансформация ритма происходит на уровне синаптического контакта между сенсорными аксонами и отростками специальных интернейронов. Эти клетки выделяют в особую группу *пейсмейкерных нейронов*, потому что они обладают замечательной способностью трансформировать одиночные или ритмические импульсы в собственный ритм возбуждения. У *G. nigrofuscata* пейсмейкерные нейроны, связанные со звуковыми мышцами, генерируют импульсы с частотой 100 в 1 с при любом ритмическом раздражении каудальных нервов. Синаптическая трансформация ритма наблю-

дается не только в звукопроизводящем аппарате певчих цикад, но и в крыловом аппарате всех летающих насекомых. В этом случае основными преобразователями ритма являются пейсмейкерные клетки, расположенные в грудных ганглиях (см. с. 167).

При ритмическом раздражении нервных волокон ПД регистрируются только до тех пор, пока продолжается действие раздражителя. В нервных центрах импульсная активность может продолжаться и после прекращения раздражения, т. е. имеют место *эффекты последействия*. Особенно длительное последействие наблюдается в грудных ганглиях, обслуживающих крыловую мускулатуру летающих насекомых (рис. 85). На периферии эти эффекты воспроизводятся в виде следовой ритмической активности мышц, подробно изученной А. К. Воскресенской (1959) и А. К. Воскресенской и В. Л. Свидерским (1960). Длительность следового ритмического разряда в крыловых мышцах насекомых варьирует в широких пределах: у бабочек *Saturnia pyri* она составляет 3—5 с (см. рис. 85), у саранчи *Locusta migratoria* — 30—60 с, а у шмеля *Bombus sp.* достигает 4—5 мин.

Когда импульсы чувствительных волокон приходят в ганглий, они редко ограничиваются одной рефлекторной дугой. Обычно происходит *иррадиация импульсов* по сетям интернейронов. Хорошим примером широкой иррадиации нервных импульсов может служить каталептоидное состояние палочника *Carausius morosus*. В ответ на яркое освещение глаз или внезапное прикосновение к телу палочник впадает в состояние неподвижности, внешне напоминающее каталепсию позвоночных животных. Каталептоидная неподвижность палочника поддерживается мозговыми импульсами. Следовательно, когда это состояние вызывается рефлекторно, сигналы от рецепторов приходят в мозг, а специальные «командные» импульсы иррадируют по всем ганглиям и вызывают общее торможение двигательной активности.

Вследствие иррадиации импульсов по центральной нервной системе оказывается возможным возбудить один и тот же ин-

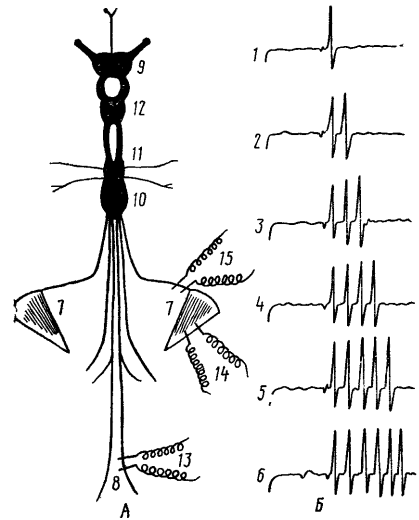


Рис. 84. Трансформация ритма в грудных ганглиях певчей цикады *Graptosaltria nigrofuscata* (по Hagiwara, Watanabe, 1956):

А — схема нервной цепочки, показывающая расположение электродов; *Б* — потенциалы звуковой мышцы, возникающие в ответ на одиночное раздражение каудального нерва электродами э1 (сила раздражения увеличивается в направлении от 1 к 6); 7 — звуковые мышцы, 8 — каудальные нервы, 9 — мозг, 10 — метаторакальный ганглий, 11 — проторакальный ганглий, 12 — подглоточный ганглий, 13 — раздражающие электроды, 14 и 15 — регистрирующие электроды на звуковой мышце и двигательных нервах

тернейрон при раздражении разных рецепторов. Например, у саранчи *Locusta migratoria* в зрительных долях протоцеребрума найдены такие нервные клетки, которые реагируют и на звуковые и на зрительные стимулы. Подобные нейроны, реагирующие на действие разных рефлекторных раздражителей, называются *мультимодальными нейронами*.

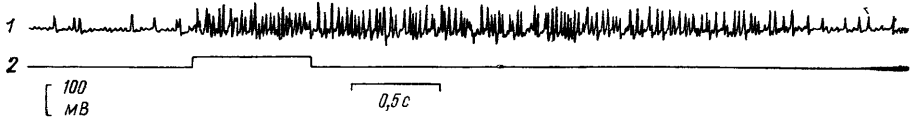


Рис. 85. Ответ на ритмическое раздражение и эффект последействия в крыловом нерве бабочки *Saturnia pyri* (по В. П. Тыщенко, 1977):

1 — электрическая активность, 2 — отметка раздражения; раздражение (прямоугольные импульсы постоянного тока частотой 20 в 1 с) наносится на коннективы между грудными ганглиями

Распространение возбуждения в каждом ганглии происходит по проторенным путям, ограниченными зонами торможения. Центральное торможение удерживает возбуждение в определенном русле и закрывает побочные синапсы, через которые импульсы могли бы перейти на другие нейронные сети. Таким образом, иррадиация импульсов допускает очень широкое распространение возбуждения, но лишь немногие нейронные пути остаются открытыми и доступными для него.

При частом повторении одинаковых раздражителей могут блокироваться даже проторенные нейронные пути. В таких случаях рефлекторная реакция не осуществляется, потому что возникает *эффект привыкания*. Зильбер-Гачелин (Zilber-Gachelin, 1966) наблюдал такой эффект у таракана *Blaberus fuscus*. На раздражение церок струей воздуха таракан отвечает «рефлексом бегства», но при многократных повторениях этого раздражения рефлекс затухает. Установлено, что привыкание возникает вследствие блокирования синаптической передачи в последнем брюшном ганглии, где сенсорные аксоны церкальных нервов контактируют с восходящими аксонами интернейронов (см. рис.71).

Эффект привыкания может быть обнаружен при регистрации активности отдельных центральных нейронов (рис. 86), что следует отличать от обычного утомления. Если при утомлении ослабляется реакция клетки на любые раздражители, то привыкание сопровождается снижением чувствительности нервной системы к одинаковым по силе и качеству раздражителям. Следовательно, при привыкании мы имеем дело не с генерализованным, а с избирательным понижением реактивности нейронов.

Эффекты, обучения открывают новые пути для распространения импульсов по ЦНС. В поведенческих экспериментах многие исследователи наблюдали изменения походки насекомых после

ампутации одной или двух конечностей. Эти наблюдения доказывают, что в нервной системе сравнительно легко устанавливаются новые нейронные связи в результате переключения импульсов с одной рефлекторной дуги на другую.

Таракан *Blatta orientalis* чистит каждую антенну передней ногой противоположной стороны. На второй и третий день после ампутации передних конечностей он пытается чистить антенну средней ногой, но, не умея стоять на трех ногах, теряет равновесие и падает. Позднее, на пятый и шестой день, таракан приучается поддерживать устойчивое положение тела на трех ногах и уверенно чистит антенну средней ногой.

Электрофизиологические исследования показали, что даже на изолированной нервной системе четко проявляется эффект обучения. В нервной системе «необученного» таракана одиночное электрическое раздражение коннектив позади подглоточного ганглия в 90% случаев не дает ответа мотонейронов задней ноги. В то же время в нервной системе «обученных» тараканов, способных поддерживать равновесие на трех ногах, при тех же условиях эксперимента в 90% случаев был получен четкий ответ мотонейронов. Очевидно, в результате обучения оказались открытыми ранее заблокированные синапсы, которые препятствовали распространению возбуждения от мозга и подглоточного ганглия к мышцам задних ног.

Эффекты привыкания и обучения приводят к противоположным результатам. Привыкание затрудняет распространение импульсов по ЦНС, а обучение облегчает его. Однако эти эффекты имеют общую причину: они обусловлены функциональными изменениями центральных синапсов, составляющих наиболее важную часть рефлекторной дуги.

ВЫЗВАННАЯ И СПОНТАННАЯ ЭЛЕКТРИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Электрическая активность, возникающая в ЦНС при раздражениях рецепторов, нервов или нервных центров, называется *вызванной активностью*. Например, при прямом электрическом раз-

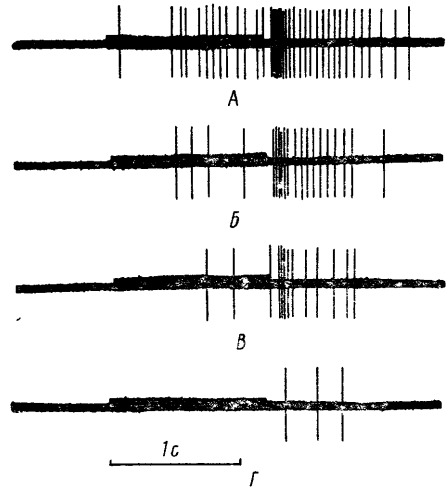


Рис. 86. Привыкание к световым раздражениям на уровне одиночного нейрона в зрительных долях протоцеребрума у саранчи *Losusta migratoria* (по Horridge et al., 1965): А—Г — ответы нейрона на последовательные световые вспышки, повторяющиеся через каждые 5 с (каждая вспышка отмечается утолщением основной линии осциллограммы)

дражении нервной системы таракана в брюшных коннективах регистрируется вызванная активность в виде нескольких накладывающихся друг на друга ПД. Характер этой активности пред-

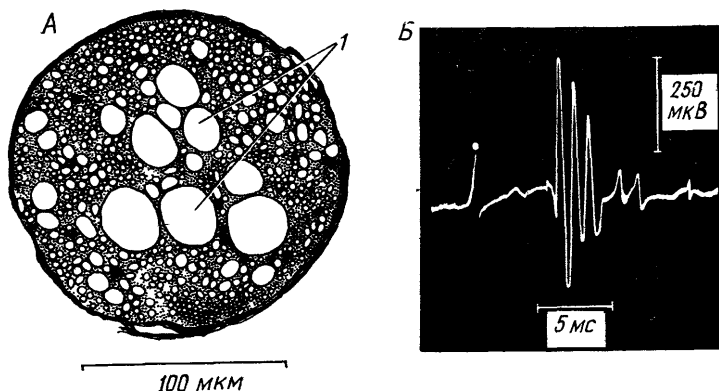


Рис. 87. Поперечный гистологический срез (А) и потенциалы действия (Б) брюшной коннективы таракана *Periplaneta americana* (по Roeder, 1953; В. П. Тыщенко, 1977): 1 — гигантские аксоны

определяется гистологическим составом коннективы (рис. 87, А). В начале ответа на электрическое раздражение регистрируются 2—3 крупных потенциала, обусловленных возбуждением гигантских аксонов, а затем появляются низкоамплитудные потенциалы, соответствующие возбуждению тонких нервных волокон (рис. 87, Б).

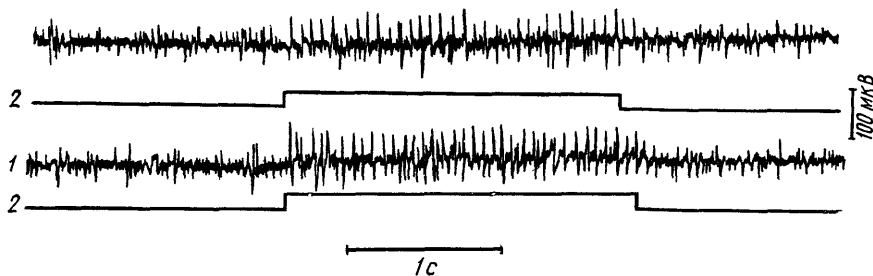


Рис. 88. Электрическая активность зрительных долей протоцеребра у таракана *Nauphoeta cinerea* в темноте и при освещении омматидиев:

1 — запись электрической активности, 2 — отметка раздражения (подъем линии соответствует освещению омматидиев); на рисунке показаны ответы на 2 последовательные вспышки света

Вызванные потенциалы нервных ганглиев, как правило, имеют более сложную форму. Интерпретация этих потенциалов связана со значительными трудностями, потому что они генерируются не только аксонами, но также дендритами и синапсами. Примерами

вызванной активности нервных центров могут служить разряды импульсов, возникающих в зрительных долях протоцеребрума при освещении омматидиев (рис. 88).

В отсутствие видимых раздражении некоторые центральные нейроны находятся в возбужденном состоянии. Разряды импульсов, которые генерируются этими нейронами, накладываются

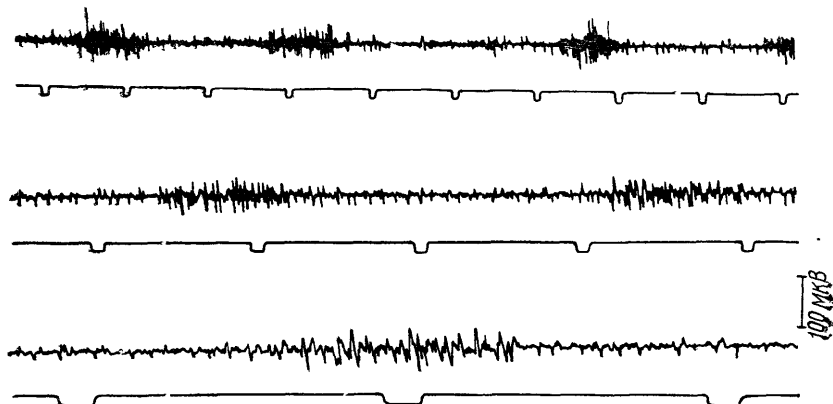


Рис. 89. Спонтанная электрическая активность межцеребральной части мозга у таракана *Nauphoeta cinerea* при разной скорости регистрации (по В. П. Тыщенко, 1977):
отметки времени 1с

друг на друга и формируют *спонтанную электрическую активность* нервной системы (рис. 89). Подобная активность регистрируется во всех ганглиях и коннективах ЦНС. Она сохраняется даже в нервной системе, вырезанной из тела насекомого и помещенной в физиологический раствор. Обычно мозг и подглоточный ганглий характеризуются относительно низкой частотой и небольшой амплитудой спонтанных потенциалов. Самая высокая спонтанная электрическая активность регистрируется на грудном участке нервной цепочки и на последних брюшных ганглиях.

При полном метаморфозе насекомых спонтанная электрическая активность нервной системы испытывает значительные изменения. У куколок чешуекрылых спонтанные потенциалы сохраняются в брюшном отделе нервной системы, а в грудных и головных ганглиях они в значительной степени подавляются. Известно, что личиночные мышцы подвергаются гистолузу на куколочной стадии. Непосредственной предпосылкой гистолуза мышечных волокон служит прекращение спонтанной импульсации в обслуживающих их мотонейронах. Поэтому сильное подавление электрической активности в головных и грудных ганглиях куколок должно приводить к гистолузу всей мускулатуры головы и груди. В то же время сохранение спонтанных потенциалов в брюшных ганглиях защищает от разрушения межсегментные

мышцы брюшка, которые благополучно переживают кукольный период. Следовательно, сильное подавление спонтанной активности в нервной системе куколок отражает специфическое состояние центрального механизма, управляющего гистолизом личиночных мышц во время метаморфоза.

ВЛИЯНИЕ ИНСЕКТИЦИДОВ НА НЕРВНУЮ СИСТЕМУ

Многие химические яды, предназначенные для борьбы с вредными насекомыми, в первую очередь поражают нервные клетки. Низкие концентрации инсектицидов обычно вызывают повышенное нервное возбуждение, сопровождающееся конвульсиями, судорогами и спонтанными мышечными сокращениями. При действии более высоких концентраций подавляется электрическая активность нервной системы и возникает стойкий паралич.

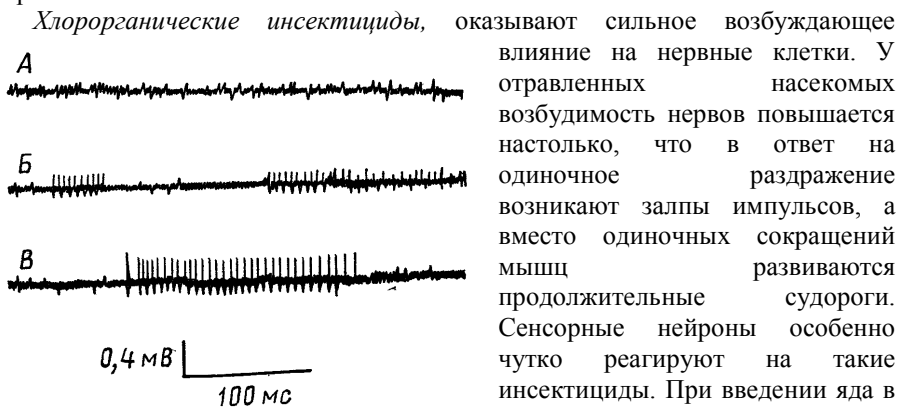


Рис. 90. Влияние хлорорганического инсектицида на электрическую активность чувствительных нервных волокон в ножном нерве таракана *Periplaneta americana* (по Narahashi 1966):

А — до действия инсектицида; Б и В — после введения раствора в полость ноги

Хлорорганические инсектициды, оказывая сильное возбуждающее влияние на нервные клетки. У отравленных насекомых возбудимость нервов повышается настолько, что в ответ на одиночное раздражение возникают залпы импульсов, а вместо одиночных сокращений мышц развиваются продолжительные судороги. Сенсорные нейроны особенно чутко реагируют на такие инсектициды. При введении яда в ногу таракана прежде всего возбуждаются сенсорные нейроны колоколовидных сенсилл (рис. 90), несколько позже — нейроны, связанные с другими рецепторами, а еще позже — мотонейроны. В аксонах насекомых внутриклеточный ПД мало

изменяется под влиянием инсектицида, но зато сильно увеличивается следовая деполяризация, сменяющая этот потенциал. Именно на фоне высокой следовой деполяризации могут возникать залпы импульсов, вызывающие мышечные сокращения.

Нервная система, активированная хлорорганическим инсектицидом, выделяет в гемолимфу ядовитые и физиологически активные вещества — «автотоксины», которые могут вызывать нервный паралич и усиливать действие яда.

Пиретрин, содержащийся в некоторых растениях, и его синтетический аналог — *аллетрин* являются специфичными нервными ядами. Они вызывают сильное возбуждение нервных клеток, ко-

торое быстро сменяется подавлением электрической активности нервов и ганглиев, параличом и гибелью насекомых.

Фосфорорганические инсектициды подавляют активность холинэстеразы и поэтому оказывают сильнейшее влияние на передачу возбуждения в холинэргических синапсах. Действие фосфорорганических инсектицидов на нервную систему насекомых сопоставимо с действием любого антихолинэстеразного агента (см. с. 152 и рис. 81). Угнетение холинэстеразы является характерным симптомом тех патологических нарушений, которые возникают в нервной системе под влиянием фосфорорганических инсектицидов. Эти нарушения могут привести к расстройству гормональной регуляции метаболических процессов и к значительным потерям воды клетками и тканями. По мнению О. В. Сундукова (1972) обезвоживание служит непосредственной причиной гибели насекомых, отравленных фосфорорганическими инсектицидами.

ФУНКЦИИ БРЮШНЫХ ГАНГЛИЕВ

В брюшке насекомого каждый ганглий обслуживает один сегмент или группу соседних сегментов (см. рис. 61, Г). Он выступает в роли *первичного рефлекторного центра* по отношению к иннервируемым сегментам. Получая информацию от рецепторов, первичный рефлекторный центр управляет работой мышц и придатков, расположенных в зоне его иннервации. В целостной нервной системе деятельность брюшных ганглиев подчинена *вторичным рефлекторным центрам* — подглоточному ганглию и мозгу (см. с. 168).

Брюшные ганглии, лишенные связей с высшими отделами ЦНС, способны к некоторым простейшим безусловно-рефлекторным реакциям. Например, изолированные задние брюшные сегменты пчелы *Apis mellifera* при местном раздражении выпускают жало, а изолированное брюшко самки тутового шелкопряда (*Bombyx mori*) способно отложить оплодотворенные яйца. Рефлекторные дуги таких реакций охватывают несколько брюшных ганглиев или ограничиваются одним ганглием.

Некоторые ритмические реакции членистоногих вызываются импульсами пейсмейкерных нейронов, расположенных в брюшных ганглиях. Унаследованные разряды импульсов, свойственные пейсмейкерным нейронам, высвобождаются разными стимулами: 1) командными импульсами мозга, 2) специфическими раздражениями рецепторов и 3) гормонами. Эти стимулы активируют пейсмейкерную клетку или прекращают ее активность, но они оказывают незначительное влияние на форму и длительность унаследованных разрядов. Картина разрядов пейсмейкерного нейрона мало зависит от раздражения сенсорных волокон и самих ганглиев. Высвобождаемые разряды пейсмейкерных нейронов служат сигналами, запускающими ритмические поведенческие акты, такие, например, как движения брюшных плаватель-

ных ножек у раков. У самцов тараканов пейсмейкерные нейроны, расположенные в последнем брюшном ганглии, запускают движения копулятивных придатков. Возбуждение этих нейронов обуславливается гормоном мозговой железы *согрга сadiaca*. Выделение гормона в гемолимфу вызывает ритмические разряды пейсмейкерных нейронов и делают возможной копуляцию.

ФУНКЦИИ ГРУДНЫХ ГАНГЛИЕВ

На груди находятся основные органы передвижения насекомых — ноги и крылья. Наиболее важная функциональная задача грудных ганглиев заключается в обслуживании этих органов.

Рассмотрим роль грудных ганглиев в управлении *ходьбой и бегом насекомых*. Конечность изолированного грудного сегмента совершает точно такие же движения, как и при ходьбе насекомого. Следовательно, ритмическое возбуждение, создающее определенную картину сокращений мышц при ходильных движениях ноги, зарождается в грудном ганглии. Источниками этого возбуждения могут быть пейсмейкерные нейроны, которые генерируют залпы импульсов через постоянные промежутки времени.

По предложению Пирсона и Айлеса (Pearson, Pes, 1970) в метаторакальном ганглии таракана *Periplaneta americana* один пейсмейкерный нейрон связан возбуждающими синапсами с двумя мотонейронами (*MI* и *MII*), обслуживающими коксальные

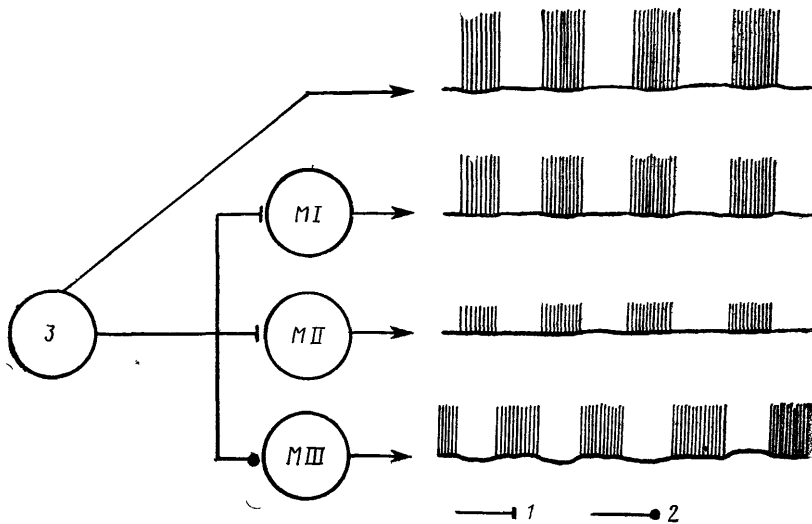


Рис. 91. Схема нейронных связей и залпы импульсов в нейронах, обслуживающих коксальные мышцы на третьем грудном сегменте таракана *Periplaneta americana* (по Pearson, Pes, 1970):

1 — возбуждающие синапсы, 2 — тормозной синапс, *MI* и *MII* — мотонейроны обслуживающие мышцы-леваторы. *MIII* — мотонейрон, обслуживающий мышцу-депрессор, 3 — пейсмейкерный нейрон

мышцы леваторного типа (рис. 91). Эти синапсы обеспечивают синхронную передачу нервных импульсов: при каждом залпе пейсмейкера регистрируется такой же залп мотонейрона, мышцы-леваторы, сокращаясь, приподнимают ногу над субстратом и выносят ее вперед. Тот же пейсмейкерный нейрон образует тормозный синаптический контакт с третьим мотонейроном (*mIII*), обслуживающим мышцу депрессорного типа. Нейрон *mIII* в отличие от нейронов *mI* и *mII* обладает собственной (спонтанной) активностью. Эта активность тормозится импульсами пейсмейкерной клетки, поэтому только в промежутках между залпами пейсмейкера регистрируется спонтанное возбуждение нейрона *mIII*, в ответ на которое мышца-депрессор сокращается и опускает ногу на субстрат. При беге таракана возбуждение нейронов *mI* и *mII* чередуется с возбуждением нейрона *mIII*, что вызывает ритмические подъемы и опускания каждой конечности.

Форма разрядов, зарождающихся в пейсмейкерных нейронах, не зависит от возбуждения каких-либо рецепторов и не изменяется после перерезки вступающих в ганглий сенсорных путей. Как уже отмечалось, такая стабильность нервных разрядов составляет характерное свойство пейсмейкерных клеток. Однако движения ног у бегущего насекомого регулируются не только импульсами центральной нервной системы, но и теми условиями, которые складываются на периферии. К числу периферических факторов, влияющих на локомоторную активность, можно отнести степень растяжения мышц, угол действия мышечной тяги, сопротивление движению, силы инерции и т. д. Все эти факторы в свою очередь зависят от фазы движения, неровностей субстрата, по которому передвигается насекомое, силы и направления ветра.

Следовательно, в естественной обстановке ходьба и бег насекомого могут успешно осуществляться только в том случае, если в центральную нервную систему доставляется информация, позволяющая корректировать возбуждение мотонейронов в зависимости от переменных внешних сил. Осведомление нервного центра о деятельности, вызванной его импульсами, осуществляется проприоцепторами, которые создают обратную связь в рефлекторной дуге. Предполагается, что импульсы проприоцепторов, не изменяя разряды пейсмейкерной клетки, регулируют отношение мотонейронов к этим разрядам. Гипотетическая схема, поясняющая сенсорную коррекцию движений ноги на уровне мотонейронов, представлена на рис. 92.

Пейсмейкерные нейроны, вызывающие ритмические движения ног, управляются «командными» импульсами, которые приходят в грудные ганглии от мозга и последнего брюшного ганглия. Мозг, как правило, оказывает тормозящее влияние на подвижность насекомых. Запуск пейсмейкерных нейронов метаторакального ганглия у тараканов легко достигается при раздражении церок струей воздуха. Возникающая при этом реакция бегства становится особенно продолжительной после обезглавливания насекомых, когда снимается тормозящее влияние мозга.

Итак, изолированный грудной ганглий самостоятельно, без участия других нервных центров управляет движениями отдельной ноги. Однако ходьба и бег требуют согласованной работы всех шести ног. Эти достаточно сложные локомоторные акты могут осуществляться только при сохранении коннектив между грудными ганглиями. Очевидно, в целостной нервной системе зал-

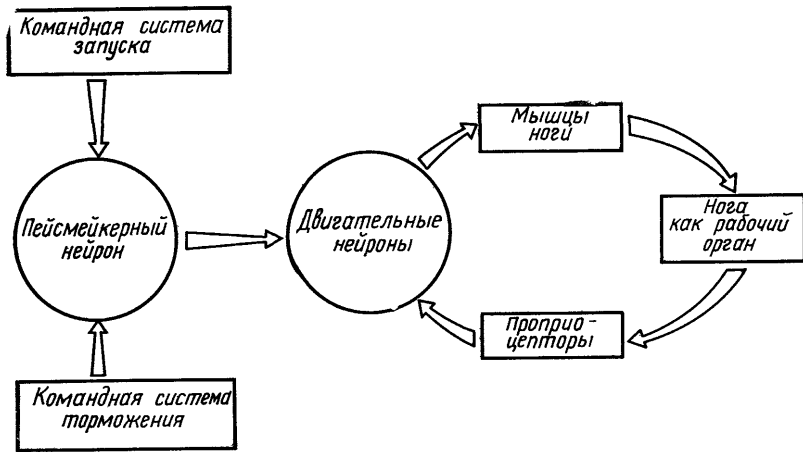


Рис. 92. Схема центральной и периферической регуляции движений ноги насекомого

пы пейсмейкерных нейронов, обслуживающих отдельные ноги, вступают в закономерные фазовые взаимоотношения, которые определяют типичную походку насекомого.

Нервная регуляция полета подробно изучалась у двух видов саранчовых *Schistocerca gregaria* и *Locusta migratoria*. Френкелем (Fraenkel, 1932) было показано, что отрыв ног саранчи от субстрата вызывает рефлекторный запуск полета. Однако полет, вызванный рефлексом Френкеля, оказывается непродолжительным и через несколько секунд самопроизвольно прекращается. Для поддержания длительного полета необходимо постоянное обдувание ветром механорецепторов, расположенных на голове и у основания крыльев. Следовательно, в запуске и поддержании полета у саранчи участвуют разные рецептивные поля.

Работа крылового аппарата характеризуется относительной стабильностью ритма, который мало изменяется при раздражении рецепторов. Только рецепторы растяжения, расположенные по одному у основания крыльев, могут модифицировать ритмику крылового аппарата.

Ритм колебаний крыльев во время полета устанавливается грудными ганглиями. По мнению Вилсона (Wilson, 1968), свойствами пейсмейкерных клеток обладают мотонейроны, обслуживающие крыловые мышцы. В крыловом аппарате саранчи насчи-

тывается несколько десятков таких нейронов, которые возбуждаются несинхронно и независимо друг от друга, но при запуске полета функционально объединяются в одну систему с общей доминантной частотой. Иные представления об организации центрального механизма, управляющего работой крылового аппарата насекомых, развиты

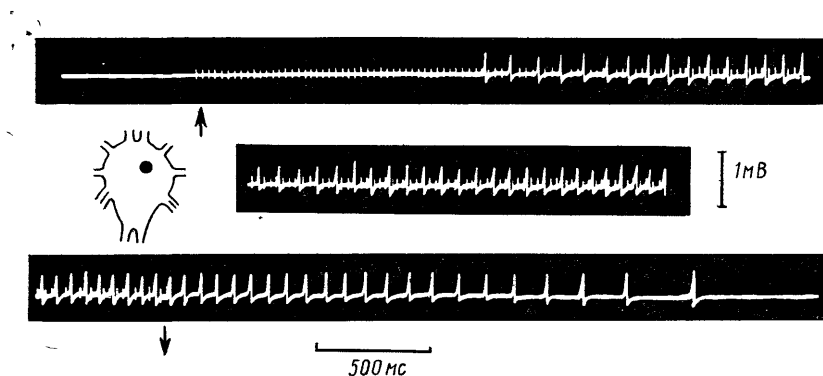


Рис. 93. Запуск и характер активности интернейрона в метаторакальном ганглии саранчи

Locusta migratoria (по В. Л. Свицерскому, 1973):

схема слева — положение нейрона в ганглии, стрелки — начало и прекращение электрического раздражения (34 Гц), небольшие колебания на осциллограммах — артефакты раздражающего тока, крупные колебания — импульсы нервной клетки

В. Л. Свицерским (1973). Ему удалось обнаружить в грудных ганглиях саранчи особые интернейроны, которые не имеют спонтанной активности и возбуждаются после раздражения рецепторов, запускающих полет (рис. 93). Начав работать, они генерируют импульсы в собственном ритме, независимом от частоты раздражения и соответствующем ритму колебаний крыльев во время полета саранчи. После прекращения раздражения разряды нейронов прекращаются не сразу, а продолжают в виде реакции последствия в течение нескольких секунд.

Можно думать, что эти своеобразные нейроны и являются пейсмейкерными клетками, импульсы которых воспроизводятся мотонейронами. Сопоставление гистологических и электрофизиологических данных показало, что у саранчи пейсмейкерные нейроны находятся в той области метаторакального ганглия, куда приходят сенсорные волокна от рецепторов крыльев, головы и ног. Именно через эти сенсорные пути запускается и поддерживается полет насекомых.

Летающие насекомые способны не только к прямолинейному перемещению в пространстве, но и к нарушениям стабильности полета, поворотам, подъемам, спускам и другим маневрам. Особенно сложным и маневренным полетом отличаются двукрылые и перепончатокрылые. У двукрылых в сенсорный контроль за осуществлением маневров вовлечены органы зрения и жужжальца.

В контроле скорости полета, деталей движения крыльев и ритма крыловых взмахов ведущее значение принадлежит рецепторам, расположенным на антеннах.

ФУНКЦИИ ГОЛОВНЫХ ГАНГЛИЕВ

В голове насекомого находятся два нервных центра — подглоточный ганглий и мозг. Оба головных ганглия могут выступать в роли *первичных рефлекторных центров*, обслуживающих те придатки головы, которые входят в зону их иннервации. Так, подглоточный ганглий управляет мускулатурой ротовых органов, а мозг — мышцами, приводящими в движение антенны.

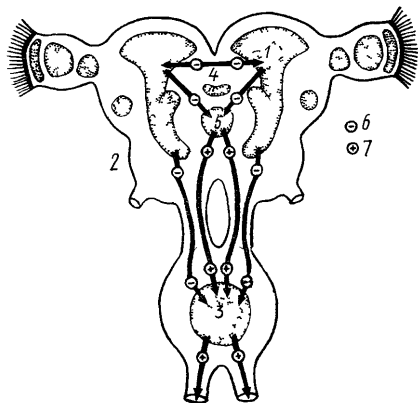


Рис. 94. Схема тормозящих и возбуждающих влияний головных ганглиев на подвижность насекомых (по Huber, 1965)

1 — грибовидное тело, 2 — мозг, 3 — подглоточный ганглий, 4 — протоцеребральный мост, 5 — центральное тело, 6 — тормозящие влияния, 7 — возбуждающие влияния

Функции головных ганглиев как *вторичных рефлекторных центров* проявляются в их способности затормаживать или возбуждать сегментарные рефлексы и комбинировать деятельность отдельных мышц в сложные двигательные акты.

У спокойно стоящего насекомого скелетные мышцы находятся в состоянии тонического напряжения, на фоне которого осуществляются все локомоторные реакции. Поддержание мышечного тонуса на каждом сегменте обеспечивается соответствующим ганглием нервной цепочки, но при обязательном участии мозга. После разрушения протоцеребрума наблюдается общее ослабление мышечного тонуса. У богомола *Mantis religiosa* с

удаленным мозгом ноги вытягиваются в стороны, а тело провисает между ними, почти касаясь земли. После удаления правой или левой половины мозга тонус понижается на оперированной стороне, и насекомое изгибается в противоположную сторону.

Локомоторная активность насекомого находится под контролем двух систем головных ганглиев — *тормозящей* и *возбуждающей*. Обе системы вступают в сложные интегративные взаимодействия, поскольку они оказывают тормозящие и возбуждающие влияния не только на нижележащие ганглии, но и друг на друга (рис. 94).

Тормозящая система находится в протоцеребруме; поэтому после удаления переднего участка мозга возрастает подвижность насекомых, наблюдаются длительные и беспорядочные побежки в ответ на незначительные раздражения. Когда удаляется только

одна половина протоцеребрума, движения ног усиливаются только на поврежденной стороне тела, и насекомое совершает непрерывные круговые движения. Наиболее вероятными источниками тормозящих влияний протоцеребрума являются нейроны, расположенные в чашечках грибовидных тел. Тормозящая субстанция грибовидных тел обладает неспецифическим действием: она угнетает не только ходильные движения ног, но и другие рефлексы, которые осуществляются грудными и брюшными ганглиями.

Возбуждающая система тоже является неспецифической. Она охватывает два центра, один из которых находится в протоцеребруме, а другой — в подглоточном ганглии (рис. 94). Основным источником возбуждающих влияний протоцеребрума является центральное тело. После выжигания нейронов центрального тела все двигательные акты подавляются, а их локальное раздражение электрическим током активизирует ходьбу и полет насекомых.

Подглоточный ганглий возбуждает двигательную активность, но сам тормозится со стороны протоцеребрума. Следовательно, подвижность насекомых регулируется на основе строго сбалансированных соотношений сигналов, поступающих в грудные ганглии от грибовидных тел (тормозящие сигналы), центрального тела и подглоточного ганглия (возбуждающие сигналы).

Одна из функций мозга заключается в *контролировании периодов активности и покоя*. Эта функция выполняется протоцеребрумом, который обуславливает способность насекомых «измерять время». «Мозговые биологические часы» определяют суточные ритмы поведения, размножения и развития насекомых. Локализация «биологических часов» в протоцеребруме точно не установлена: по мнению одних исследователей, они находятся в зрительных долях, а по мнению других, — вблизи межцеребральной части мозга.

Мозг — *высший анализатор*, ответственный за окончательную оценку наиболее важных раздражителей, воздействующих на тело насекомого. Все органы чувств, свойственные насекомым, имеют свои центральные представительства в мозге. Принимая участие в анализе сообщений, поступающих в нервную систему от органов чувств, мозг синтезирует ответные рефлекторные реакции в биологически целесообразные акты поведения. После удаления мозга насекомое ведет себя как непрограммированный автомат: отдельные рефлексы возникают спонтанно, зачастую они противоречат друг другу и поведение становится бессмысленным с точки зрения ситуации.

Мозг — *высший центр инстинктивной деятельности* насекомых. Например, у гусениц шелкопрядов он управляет инстинктом завивки кокона перед окукливанием. После удаления мозга гусеницы сохраняют способность выделять шелковую нить, но не изготавливают кокон, а откладывают шелковину неправильными восьмерками в виде спутанной сети. Рефлекторные движения гусениц, необходимые для завивки коконов, запускаются пейсмейкерными нейронами, расположенными в грибовидных телах.

Мозг регулирует пищевое поведение насекомых. При раздражении некоторых пунктов в заднем участке протоцеребрума у прямокрылых пробуждаются инстинкты, направленные на поиск пищи: насекомое ощупывает антеннами и максиллярными щупиками поверхность земли, захватывает мандибулами или передними ногами различные мелкие предметы и подносит их ко рту. Однако рефлекс поглощения пищи запускается зрительными и вкусовыми раздражениями; поэтому питание наблюдается только в том случае, если во время поиска удастся обнаружить подходящий пищевой объект. При отсутствии такого поисковая активность постепенно затухает.

Локальные электрические раздражения протоцеребрума могут запускать и более сложные инстинкты, связанные с размножением. Например, у самцов красной кобылки *Gomphocerus rufus* раздражение ножки грибовидного тела индуцирует полную картину брачного поведения даже в отсутствие самки. Как показали эксперименты Отто (Otto, 1969), при раздражении одинаковой силой одного и того же пункта протоцеребрума наблюдаются разные поведенческие реакции сверчков — поиск пищи, пение, рытье норки и территориальное поведение. Поэтому вряд ли следует считать, что программа отдельных инстинктов локализована в строго определенных участках мозга.

В поведении насекомых значительное место занимает способность к обучению и, в частности, к образованию *условных рефлексов*. Некоторые простейшие формы обучения осуществляются на уровне грудных ганглиев, но образование условных рефлексов невозможно без участия мозга. Накопленные в результате индивидуального жизненного опыта условно-рефлекторные реакции вклиниваются в унаследованную схему поведения, корректируя ее в соответствии с конкретными условиями обитания данной особи. Индивидуальные и видовые программы поведения сопоставляются и объединяются в грибовидных телах. Показано, что именно в этом участке протоцеребрума происходит замыкание условно-рефлекторных связей.

УСЛОВНО-РЕФЛЕКТОРНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ НАСЕКОМЫХ

Все насекомые обладают способностью к образованию и угашению условных рефлексов на одиночные стимулы. Доказана возможность выработки условных рефлексов в личиночной стадии насекомых при сохранении приобретенных навыков у имаго. В опытах, проводившихся на представителях 7 отрядов, выявлены широкие вариации в скорости образования условных рефлексов в пределах класса насекомых. Условно-рефлекторная деятельность достигает особенно высокого уровня у медоносной пчелы *Apis mellifera* и некоторых других жалоносных перепончатокрылых. По способности к обобщению визуальных стимулов на

основе обучения пчелы превосходят рыб и даже крыс, приближаясь к собакам и обезьянам.

Образование условных рефлексов у насекомых протекает как и у позвоночных животных. Условный рефлекс вырабатывается при сочетании во времени действия того или иного *индифферентного раздражителя с безусловным раздражителем*. Обычно говорят о «подкреплении» индифферентного раздражителя безусловным. В результате нескольких таких подкреплений индифферентный раздражитель приобретает сигнальную функцию. Он становится *условным раздражителем*, способным вызывать ту же реакцию, которую до начала выработки условного рефлекса вызывал безусловный раздражитель.

При работе с пчелами в качестве безусловных раздражителей используют: 1) сахарный сироп, вызывающий положительную пищевую реакцию, 2) раствор лимонной кислоты, вызывающий отрицательную пищевую реакцию, 3) электрический ток, вызывающий оборонительную реакцию вытягивания жала.

Индифферентными раздражителями служат окрашенные и неокрашенные фигуры, монохроматические цвета и разнообразные запахи. Пищевые и оборонительные условные рефлексы на зрительные и обонятельные стимулы обычно вырабатываются после 1—12 подкреплений. Пищевой условный рефлекс вырабатывается значительно быстрее на запахи цветов, обычно посещаемых пчелами, чем на запахи цветов, не посещаемых ими, или на искусственный запах бутилового спирта (рис 95).

У пчел особенно легко вырабатывается *совпадающий условный рефлекс*, при котором действие индифферентного раздражителя продолжается во время подкрепления, начинаясь за несколько секунд до него. При *отставленном условном рефлексе*, который вырабатывается с большим трудом, индифферентное раздражение прекращается до начала действия безусловного раздражителя. *Запаздывающий условный рефлекс* характеризуется обратным следованием раздражителей: безусловный раздражитель предшествует индифферентному. Он вырабатывается очень медленно и оказывается нестойким. Для образования *условных рефлексов на цепь индифферентных раздражителей* необходимо от 40 до 100 пищевых подкреплений. Отдельные компоненты цепи (например, цветочные раздражители — зеленый, красный и фиолетовый) воспринимаются пчелами как единый сложный сигнал.

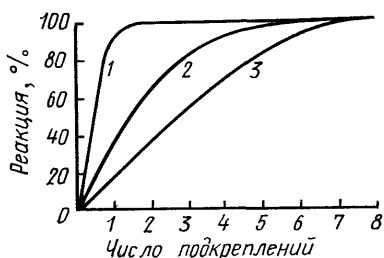


Рис. 95. Скорость выработки пищевых условных рефлексов у пчел на различные запаховые раздражители (по Н. Г. Лопатиной, 1971):

1 — цветов, обычно посещаемых пчелами (белый и красный клевер, подсолнечник, икотник), 2 — цветов, не посещаемых пчелами (тысячелистник), 3 — бутилового спирта

При нарушении первоначальной комбинации этих компонентов условно-рефлекторный ответ не возникает.

В высшей нервной деятельности насекомых большую роль играют процессы торможения условных рефлексов, сходные с теми процессами, которые разыгрываются в коре головного мозга у позвоночных животных.

Внешнее торможение можно наблюдать при воздействии на животных каких-либо посторонних раздражителей. Оно не требует постепенной выработки и наступает внезапно. В основе этого торможения лежит механизм одновременной индукции: возбуждение одних участков нервной системы вызывает заторможенное состояние в других ее участках.

Внутреннее торможение в отличие от внешнего вырабатывается в течение индивидуальной жизни животного. Простейший случай этого торможения составляет угасание условно-рефлекторной реакции, не подкрепляемой безусловным раздражителем. Как показали исследования И. П. Павлова, во время угасания условный рефлекс не исчезает, а попадает под действие внутреннего *угасательного торможения*. В опытах с пчелами этот вывод подтвердили А. К. Воскресенская и Н. Г. Лопатина (1952).

Образующиеся условные рефлексы вначале носят обобщенный характер. Если пчелам одновременно или последовательно предъявляются два зрительных стимула, но пищевое подкрепление следует только за одним из них, то первоначально положительную реакцию вызывают оба стимула. Это явление генерализации условных рефлексов связано с иррадиацией импульсов по нейронным сетям (см. с. 157).

В дальнейшем происходит уточнение условно-рефлекторных связей и положительная реакция на подкрепляемый стимул исчезает, попадая под действие внутреннего *дифференцированного торможения*.

В одном из опытов Н. Г. Лопатиной (1971) была доказана способность пчел к выработке *условно-рефлекторного торможения*. В этом опыте запах амилового спирта использовали в качестве условного раздражителя, вызывающего положительную пищевую реакцию. После закрепления рефлекса на запаховый стимул действие амилового спирта сочетали с красным цветом в отсутствие пищевого подкрепления. В результате 10—15 таких сочетаний красный цвет приобрел значение условного тормоза, противодействующего проявлению пищевой реакции. Уже при первом предъявлении пчелам он вызывал торможение реакции на действие другого условного раздражителя — запаха бутилового спирта.

Все виды внутреннего торможения (угасательное, дифференцировочное и условное) обеспечивают большую гибкость условно-рефлекторной деятельности насекомых. Когда какой-либо ранее выработанный рефлекс становится бесполезным, он затормаживается, а вместо него в нервной системе формируются новые условно-рефлекторные связи. Так процессы внутреннего торможения-

ния в их взаимодействии с очагами возбуждения формируют стереотип поведения, складывающийся на основе генетически заданной программы и индивидуального жизненного опыта.

Глава седьмая

НЕРВНО-МЫШЕЧНЫЙ АППАРАТ И ОРГАНЫ СВЕЧЕНИЯ

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ МЫШЕЧНЫХ ВОЛОКОН

Как скелетная, так и висцеральная мускулатура насекомых построены из поперечно-полосатых *мышечных волокон*. Каждое мышечное волокно окружено тонкой эластичной оболочкой — *сарколеммой*, содержит *саркоплазму* и многочисленные *ядра*. В саркоплазме находятся *митохондрии*, богатые окислительными ферментами. Кислород, который используется митохондриями при окислительном фосфорилировании, доставляется к мышечным волокнам по системе трахей и трахеол. Последние или лежат на поверхности мышечного волокна, или проникают внутрь его. Наличие внутриклеточных трахеол отличает крыловую мускулатуру от некрыловой. Среди других структур, свойственных мышечным волокнам, заслуживает упоминания *эндоплазматический ретикулум*, который служит местом активного поглощения и выделения ионов кальция, играющего важную роль в активировании сократительных мышечных белков.

Сократительная часть мышечных волокон представлена длинными *миофибриллами*, которые проходят внутри каждого волокна от одного его конца до другого. Обычно миофибриллы очень тонки (их диаметр составляет 1—2 мкм) и отграничены друг от друга узкими полосками саркоплазмы, содержащей крупные митохондрии (рис. 96). В крыловых мышцах двукрылых и перепончатокрылых, приспособленных к частым ритмическим сокращениям, обнаруживаются более крупные миофибриллы, называемые *саркостамиями*. В некоторых висцеральных мышцах насекомых наблюдается не продольное, а сетчатое расположение миофибрилл.

Поперечная исчерченность миофибрилл возникает в результате чередования светлых и темных дисков. Светлые *I*-диски называются *изотропными* и характеризуются слабым двойным лучепреломлением. Темные *A*-диски называются *анизотропными* и обладают ярко выраженной способностью к двойному лучепреломлению.

В мышцах насекомых изотропные области значительно меньше анизотропных (рис. 96).

Посередине светлых *I*-дисков, проходят темные *Z*-линии. Область, заключенная между двумя такими линиями, составляет

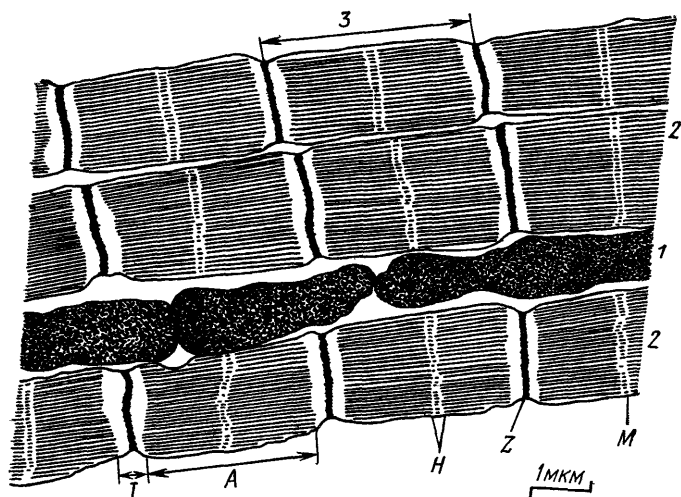


Рис. 96. Ультраструктурные особенности миофибрилл, выявляемые на продольном срезе через мышечное волокно насекомого:

I — митохондрии, 2 — миофибриллы, 3 — саркомер. *A*, *I*, *H*, *M*, *Z* — элементы саркомера

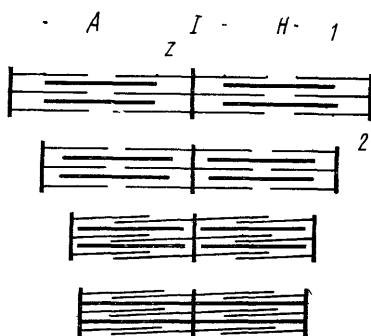


Рис. 97. Изменение взаимного расположения протофибрилл при сокращении миофибриллы (по Smith, 1965):

1 — актиновые (тонкие) протофибриллы, *2* — миозиновые (толстые) прото-фибриллы. *A*, *I*, *H*, *Z* — элементы саркомера

структурную единицу миофибриллы и называется *саркомером*. Каждый саркомер охватывает две половины *I*-диска и один полный *A*-диск. В середине последнего выделяется более светлая область *H*, которая иногда перечеркивается темной линией *M*.

Продольная исчерченность миофибрилл обусловлена *протофибриллами*, которые просматриваются под электронным микроскопом. Каждая миофибрилла содержит два сорта протофибрилл — тонкие и толстые. Первые располагаются между линиями *Z* и *H*, а вторые проходят через весь диск *A* (рис. 97). Согласно «гипотезе скольжения», предложенной Хаксли (Huxley, 1957), во время сокращения мышцы тонкие протофибриллы вдвигаются в свободные пространства между толстыми нитями, что приводит к общему укорочению

миофибрилл. Эта гипотеза в основном соответствует морфологическим картинам, наблюдаемым в электронном микроскопе на срезах сокращенных и растянутых мышц насекомых.

Протофибриллы служат основным местом сосредоточения сократительных мышечных белков: тонкие нити состоят из актина, а толстые — из миозина. В результате соединения актина и миозина воз-

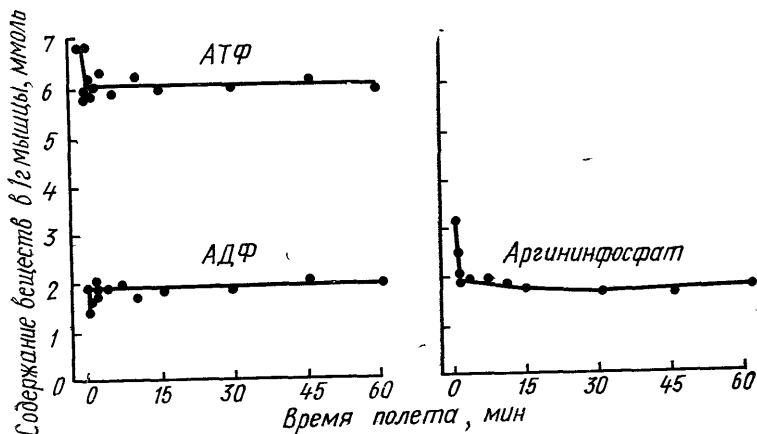
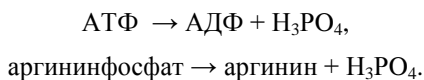


Рис. 98. Изменение содержания АТФ, АДФ и аргининфосфата в крыловых мышцах мухи *Phormia regina* в течение 1 ч непрерывного полета (по Sacktor, Hirlbut, 1966)

никает белковый комплекс, называемый *актомиозином*. Выделенные из мышц насекомых актомиозиновые нити сокращаются в присутствии АТФ. Механохимическая активность этих нитей связана со способностью миозина расщеплять молекулы АТФ и использовать запасаемую в них энергию.

Исходные энергетические субстраты, используемые насекомыми во время полета, имеют разную природу. У большинства двукрылых крыловые мышцы могут перерабатывать только углеводы, у бабочек — только жиры, а у саранчовых и тлей — как жиры, так и углеводы. Энергия, освобождаемая в ходе окисления жиров и углеводов, аккумулируется в макроэргических связях АТФ и аргининфосфата. Сокращения крыловых мышц сопровождаются гидролизом этих соединений с освобождением фосфорной кислоты:



В начале полета содержание АТФ и аргининфосфата в крыловых мышцах несколько снижается, но в дальнейшем оно поддерживается на постоянном уровне за счет синтеза макроэргических соединений на основе продуктов, транспортируемых гемолимфой. У мухи *Phormia regina* концентрация АТФ и аргининфосфата па-

дает лишь в первые секунды полета, а затем устанавливается стационарное состояние, которое может сохраняться в течение нескольких часов (рис. 98).

ИННЕРВАЦИЯ МЫШЕЧНЫХ ВОЛОКОН

У всех членистоногих мышечные волокна снабжаются нервными окончаниями по принципу *мультитерминальной иннервации*. В соответствии с этим принципом мышечное волокно насекомого снабжено большим количеством *нервно-мышечных синапсов*, расположенных на расстоянии от 30 до 80 мкм друг от друга.

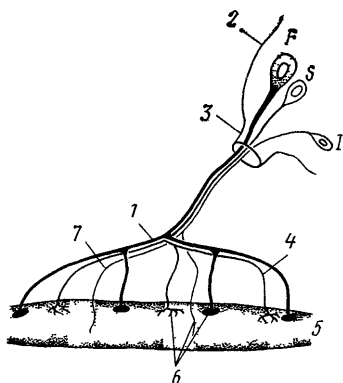


Рис. 99. Мультитерминальная и полинейронная иннервация мышечного волокна

1 — быстрый аксон, 2 — ганглий, 3 — двигательный нерв, 4 — медленный аксон, 5 — мышечное волокно, 6 — синапсы, 7 — тормозной аксон, F, S, I — мотонейроны (быстрый, медленный и тормозной)

Мышцы насекомых получают быструю, медленную и тормозную иннервацию, причем одно и то же волокно может обслуживаться всеми категориями аксонов (рис. 99). В этом заключается принцип *полинейронной иннервации*, характерный для скелетной мускулатуры членистоногих. Висцеральные мышцы насекомых иннервируются не только обычными, но и *нейросекреторными аксонами*, содержащими электронно-плотные гранулы.

По данным Хойла (Hoyle, 1955), у саранчовых к мышце-разгибателю голени в последней паре ног подходят 3 аксона — быстрый (F), медленный (S) и тормозной (I) (рис. 100).

При раздражении F-аксона в мышечных волокнах регистрируется внутриклеточный потенциал действия с небольшим овершотом (рис. 100, B, I). Появление этого потенциала сопровождается быстрым разгибанием голени (рис. 100, B, 2), создающим эффект прыжка. Перерезка I-аксона лишает саранчу способности прыгать, но ходильные движения сохраняются и после такой операции. Даже одиночное раздражение F-аксона вызывает *тетаническое сокращение* и расслабление мышцы, а при частых раздражениях эти сокращения сливаются, давая вначале зубчатый, а затем гладкий тетанус (рис. 101, A). В метаторакальном разгибателе голени у саранчовых все мышечные волокна обслуживаются F-аксоном

При раздражении S-аксона в мышечных волокнах регистрируется градуальный внутриклеточный потенциал, который имеет незначительную амплитуду, но обнаруживает способность к суммации: при двух последовательных раздражениях амплитуда второго ответа выше, чем первого (см. рис. 100, B, Г) Появление потенциала, вызванного раздражением S-аксона, сопровождается *тониче-*

ским сокращением мышцы (рис. 101, Б). При одиночных раздражениях это сокращение вообще не регистрируется. Оно появляется только при частоте раздражения выше 10 в 1 с и увеличивается при дальнейшем возрастании частоты раздражении до 150 в 1 с. Расслабление мышцы при тонусе происходит гораздо медленнее, чем

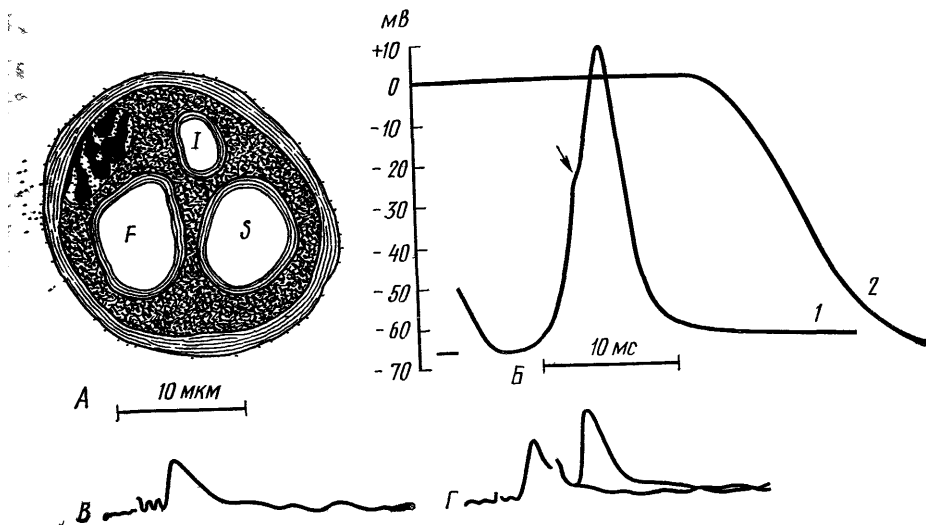


Рис. 100. Тройная иннервация мышцы-разгибателя голени последней пары ног у саранчи *Locusta migratona* (по Hoyle, 1955):

А — гистологический срез через нерв, обслуживающий разгибатель голени, Б — внутриклеточный потенциал (1) и механограмма разгибания голени (2) при одиночном раздражении F аксона (стрелкой отмечено максимальное значение синаптического потенциала), В — внутриклеточный мышечный потенциал при одиночном раздражении S-аксона, Г — эффект облегчения при двух последовательных раздражениях S аксона, F — быстрый аксон, S — медленный, I — тормозной

при тетанусе. В метаторакальном разгибателе голени у саранчовых только 30% мышечных волокон обслуживается S-аксоном.

Таким образом, оба рассмотренных аксона (F, S) являются пусковыми и обуславливают разные электрические и механические ответы мышцы. Раздражение I-аксона вызывает изменение мембранного потенциала в мышечных волокнах, но не сопровождается сокращениями. При одновременном раздражении S- и I-аксонов обычно понижается амплитуда тонического сокращения (рис. 101, В). Хотя подобные аксоны принято называть тормозными, их влияние на функции мышцы может быть двояким — не только тормозящим (как на рис. 101), но и стимулирующим. Поэтому тормозные аксоны насекомых относят к категории не пусковых, а регулирующих аксонов. В метаторакальном разгибателе голени у саранчовых I-аксон обслуживает только те мышечные волокна, которые иннервируются S-аксоном. Следовательно, в нервно-мышечных единицах разгибателя голени возможны 3 варианта иннервации: F+S, F +

+ $S+I$ и только F , но никогда не встречаются такие варианты: только S , только I , $S+I$ или $F+I$.

Тормозные аксоны первоначально были обнаружены и детально изучены у ракообразных. У насекомых они найдены сравнительно недавно. Мышечные волокна ракообразных обслуживаются специфическими тормозными аксонами, которые иннервируют только одну мышцу или группу функционально одинаковых мышц. Мышечные волокна насекомых, как правило, обслуживаются общими тормозными аксонами, которые иннервируют функционально различные мышцы. Только в нервно-мышечных единицах замыкательных аппаратов дыхалец обнаружены специфические тормозные аксоны.

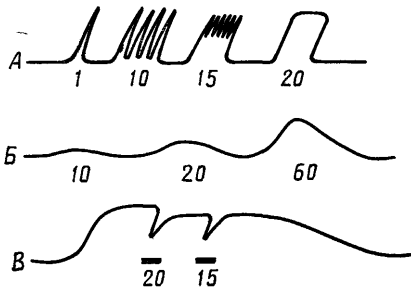


Рис. 101. Сокращения мышц при изолированном раздражении быстрого (А), медленного (Б) и тормозного (В) аксонов:

А — тетанические сокращения; Б — тонические сокращения; В — эффекты раздражения I -аксона (прямоугольники с цифрами) на фоне тонического сокращения, вызванного раздражением S -аксона; цифры — частота раздражения

Принцип полинейрональной иннервации выдерживается во всей скелетной мускулатуре насекомых, однако в зависимости от конкретной функции нервно-мышечного прибора доминирующее значение приобретает тот или иной тип аксонов. Почти все

мышечные волокна скелетной мускулатуры получают быструю иннервацию, а 30—50% волокон дополнительно иннервируются и медленными аксонами, в нерве, обслуживающем коксальные мышцы таракана *Periplaneta americana* насчитывается 5 аксонов: один толстый F -аксон, более тонкий S -аксон и 3 очень тонких I -аксона. Крыловая мускулатура тоже обслуживается быстрыми, медленными и тормозными аксонами.

ПОТЕНЦИАЛЫ МЫШЕЧНЫХ КЛЕТОК

Для регистрации электрической активности мышечных волокон используют внеклеточные и внутриклеточные электроды. Регистрация внеклеточных потенциалов позволяет следить за работой мышечных волокон и целых мышц при различных поведенческих реакциях насекомых, например во время полета (рис. 102). Внутриклеточные электроды дают возможность наблюдать за изменениями мембранного потенциала и анализировать условия возникновения потенциалов действия.

Мембранный потенциал (МП) в мышечных волокнах насекомых составляет от -40 до -70 мВ. У прямокрылых, палочников и тараканов экспериментально найденные значения МП почти точно совпадают с расчетными значениями калиевого потенциала (табл. 12), а при помещении мышц в растворы с разной концентрацией калия изменения МП полностью соответствуют изменениям равновесного потенциала K^+ (рис. 103, А). Следовательно у прямокрылых, тараканов и палочников, как и у других животных, не относящих-

ся к классу насекомых, ионы K^+ играют основную роль в генерации МП мышечных волокон. Однако это утверждение нельзя счи-

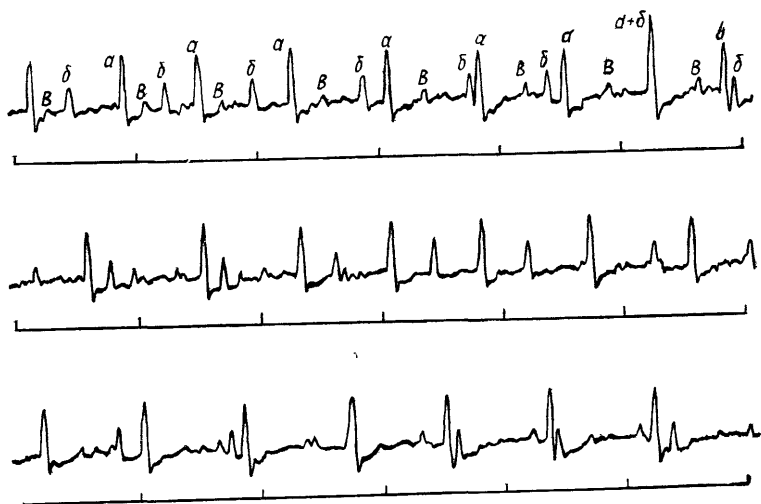


Рис. 102. Электрическая активность трех мышечных волокон (а, б, в) продольной крыловой мускулатуры во время полета клопа *Oncopeltus fasciatus* (по Mulloney, 1970):

отметка времени 100 мс

Таблица 12. Содержание ионов K^+ в мышцах и гемолимфе у разных видов насекомых в сопоставлении с величиной мембранного потенциала (по данным Wood, 1965; Huddart, 1966)

Отряды и виды	Мышцы	Концентрация K^+ , ммоль/кг		Равновесный потенциал K^+ , мВ	Мембранный потенциал, мВ	
		в гемолимфе	в мышце			
Прямокрылые <i>Locusta migratoria</i>	Метаторакальный разгибатель голени	11	124	63,2	62	
Тараканы <i>Periplaneta americana</i>	Коксальная мускулатура	13	110,4	53,4	57	
Палочники <i>Carausius morosus</i>	Проторакальный сгибатель голени	18	103,3	44,1	41	
Чешуекрылые	Метаторакальный разгибатель голени	<i>Actias selene</i>	47,2	115,6	22,6	46,4
		<i>Bombyx mori</i>	41	97	21,7	41,8
		<i>Sphinx ligustri</i>	49,8	84,4	13,3	44,5
		<i>Telea polyphemus</i>	41	78,9	16,5	48,2

тять справедливым для всех отрядов крылатых насекомых. Например, у чешуекрылых МП мышечных волокон не совпадает с равновесным калиевым потенциалом (табл. 12), и в растворах с разной концентрацией калия изменения МП не соответствуют изменениям равновесного потенциала (рис. 103, Б).

Приведенные факты свидетельствуют о том, что у прямокрылых, тараканов и палочников мембрана мышечных волокон обла-

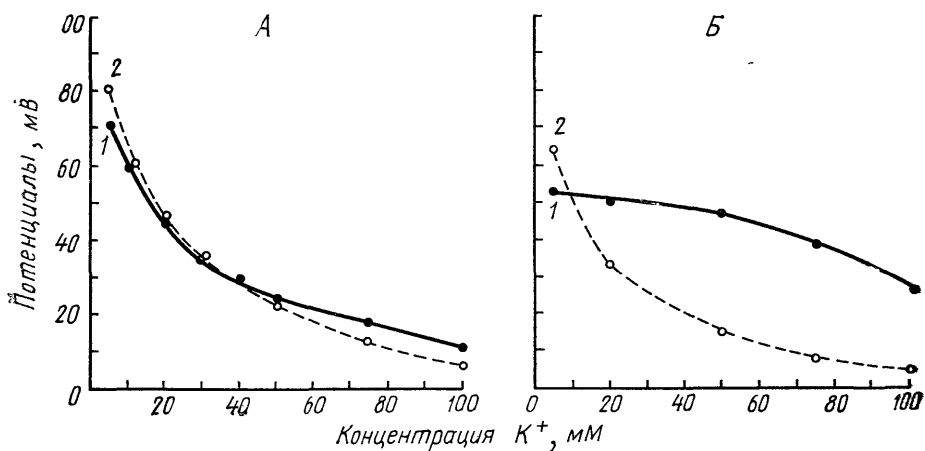


Рис. 103. Влияние наружной концентрации калия на мембранный потенциал мышечных волокон саранчи *Schistocerca gregaria* (А) и бражника *Sphinx ligustri* (Б) (по Hoyle, 1953; Huddart, 1966): 1 — мембранный потенциал, 2 — равновесный потенциал калия

дает высокой проницаемостью для ионов калия, а у чешуекрылых она мало проницаема для этих ионов. По данным Белтона и Грундфеста (Belton, Grundfest, 1962) у личинок жука *Tenebrio molitor* МП мышечных волокон вообще не реагирует на изменения концентрации ионов калия в широких пределах. Очевидно, МП мышечных волокон у чешуекрылых и жесткокрылых определяется не калием, а какими-то другими ионами.

Потенциал действия (ПД), возникающий в мышечном волокне при раздражении быстрого аксона, имеет сложную природу. Он складывается из двух деполяризационных потенциалов, один из которых называется *синаптическим потенциалом*, а другой — *активным ответом мембраны* (рис. 104, А). Синаптический потенциал зарождается в области нервно-мышечного синапса и является местным электрическим ответом мышечной мембраны на возбуждение аксона. Когда синаптический потенциал достигает критического уровня, на его вершине появляется активный ответ, захватывающий всю мембрану мышечного волокна, а не только ее синаптические участки.

Активные ответы, регистрируемые в мышечных волокнах насекомых, по своей форме напоминают спайки нервных волокон

(рис. 104, Б), но они не являются истинными спайками, так как не подчиняются закону «все или ничего» и распространяются с декрементом. Благодаря мультитерминальной иннервации ПД возникает одновременно во многих точках мышечного волокна, и все волокно сразу вовлекается в процесс сокращения. В этих условиях нет по-

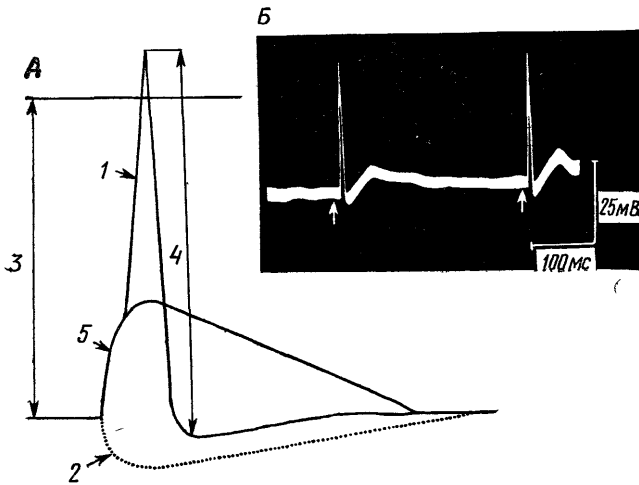


Рис. 104. Внутриклеточные потенциалы мышечных волокон насекомых (по Ю. Е. Мандельштаму, 1969; Usherwood, 1969):

А — схема потенциала действия и его соотношений с другими внутриклеточными потенциалами; Б — потенциал продольной крыловой мышцы саранчи *Locusta migratoria* при ритмическом раздражении двигательных аксонов (стрелки — моменты нанесения раздражения), 1 — активный ответ мембраны, 2 — гиперполяризационный потенциал, 3 — мембранный потенциал, 4 — потенциал действия, 5 — синаптический потенциал

требности в распространении ПД от синапса к другим участкам мышечной клетки. Вероятно поэтому мышечные волокна насекомых не приобрели способность генерировать распространяющиеся спайки, характерные для мышечных волокон позвоночных.

Активный ответ мембраны регистрируется только при раздражениях быстрого аксона. Если раздражают медленный аксон, сокращение мышечного волокна происходит за счет синаптического потенциала, и активный ответ не возникает. Степень сокращения и его скорость определяются величиной синаптического потенциала, которая в свою очередь зависит от частоты нервных импульсов, приходящих в область синапса. Например, в скелетных мышцах саранчовых, получающих иннервацию от медленных аксонов, одиночное раздражение нерва вызывает длительную деполяризацию с амплитудой, равной примерно 1 мВ, а при частых раздражениях возникающий потенциал может достигать 50 мВ.

При раздражении тормозного аксона в некоторых мышечных волокнах возникает гиперполяризационный потенциал (рис. 104, А, 2) Появление этого потенциала сопровождается эффектом торможения в виде частичного угнетения мышечных сокращений (см. рис. 101, В).

СИНХРОННЫЕ И АСИНХРОННЫЕ МЫШЦЫ

Сокращения скелетных мышц у насекомых обуславливаются нервными импульсами. Однако способы активации сокращений существенно различаются в синхронных и асинхронных мышцах. Функциональные различия между этими категориями мышц рассматриваются ниже на примере крыловой мускулатуры.

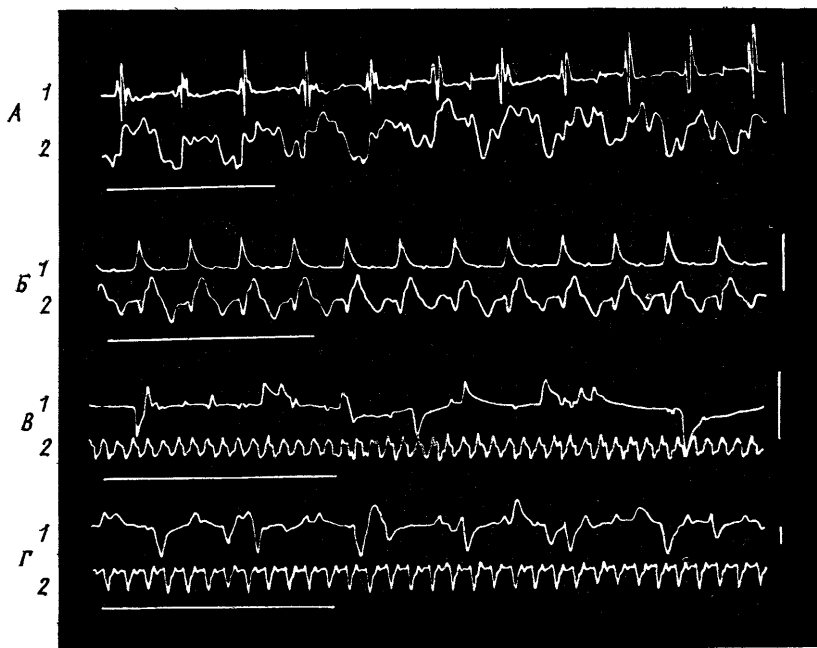


Рис. 105. Соотношения между потенциалами действия и сокращениями грудной мускулатуры во время полета у насекомых (по Roeder, 1951):

А — таракан *Periplaneta americana*, синхронные мышцы, Б — совка *Agrotis sp.*, синхронные мышцы, В — муха *Lucilia sp.*, асинхронные мышцы, Г — оса *Vespa sp.*, асинхронные мышцы, 1 — мышечные потенциалы действия, 2 — сокращения грудной мускулатуры

У многих крылатых насекомых, за исключением двукрылых, перепончатокрылых и жесткокрылых, крыловой аппарат обслуживается синхронными (нейрогенными) мышцами. Эти мышцы состоят из нефибриллярных волокон, имеющих сравнительно небольшие миофибриллы. Каждое сокращение синхронной мышцы вызывается

нервным импульсом (или несколькими нервными импульсами) и сопровождается мышечными ПД (рис. 105, А, Б). Активация сокращений в нефибриллярном мышечном волокне протекает по следующим схемам:

Импульс *F*-аксона → Синаптический потенциал мышечного волокна → Активный ответ мышечной мембраны → Сокращение

Импульсы *S*-аксона → Синаптический потенциал мышечного волокна → Сокращение

Число нервных импульсов, мышечных потенциалов и сокращений синхронной мышцы соотносится как 1:1:1 (при раздражении *F*-аксона) или как $n : 1 : 1$ (при раздражении *S*-аксона).

В мышцах, обслуживающих крылья таракана *Periplaneta americana*, каждому сокращению предшествует один ПД и число сокращений совпадает с числом регистрируемых потенциалов (см. рис 105, А). Продолжительность периода между возбуждением нервного окончания и появлением мышечного ПД составляет 3 мс. Длительность ПД достигает 4,5 а продолжительность цикла сокращения и расслабления составляет 22,5 мс. Следовательно, на весь процесс одиночного сокращения в крыловом аппарате таракана затрачивается: $3 + 4,5 + 22,5 = 30$ мс. Иными словами, в течение секунды синхронные мышцы крылового аппарата могут выполнить не более 33—34 сокращений.

Таким образом, синхронная мускулатура не позволяет достигнуть очень высокой частоты сокращений, поэтому она в состоянии обеспечивать движения крыльев только тех насекомых, у которых частота этих движений относительно невелика; обычно она не превышает 30 колебаний в 1 с (табл. 13). Помимо крыловой мускулатуры синхронные мышцы обслуживают движения ног, антенн, ротовых органов, брюшка, яйцеклада, жала и копулятивных органов.

Асинхронные (миогенные) мышцы приводят в действие крыловой аппарат только в трех отрядах насекомых — у двукрылых, перепончатокрылых и жесткокрылых. Мускулатура этого типа формируется из *фибриллярных волокон*, отличающихся особенно крупными миофибриллами. Асинхронные мышцы относительно независимы от нервных команд, поскольку ритм их сокращений определяется самими мышечными волокнами, а не импульсацией мотонейронов. Активация сокращений в такой мышце протекает по следующей схеме:

Импульс *F*-аксона → Синаптический потенциал мышечного волокна → Активный ответ мембраны → Начальное активирующее сокращение → Ритмические осцилляции мышц

Нервные импульсы, мышечные ПД и сокращения асинхронной мышцы соотносятся как $1 : 1 : n$, где $n > 1$. В крыловых аппаратах двукрылых и перепончатокрылых на каждый ПД мышцы приходится от 5 до 20 мышечных сокращений (рис. 105, В, Г), и колебания крыльев полностью воспроизводят сокращения грудной мускулатуры.

Таблица 13. Частота колебаний крыльев у насекомых, имеющих синхронную и асинхронную крыловую мускулатуру

Синхронные крыловые мышцы		Асинхронные крыловые мышцы	
Отряды и виды	Число колебаний в 1 с	Отряды и виды	Число колебаний в 1 с
Тараканы <i>Periplaneta americana</i>	28	Жесткокрылые <i>Melolontha melolontha</i>	46
Прямокрылые <i>Romalea microptera</i>	15	Перепончатокрылые <i>Vespa sp.</i>	112—119
<i>Schistocerca gregaria</i>	17	<i>Apis mellifera</i>	250
Чешуекрылые <i>Papilio machaon</i>	5	Двукрылые <i>Calliphora vomitoria</i>	138—146
<i>Pieris brassicae</i>	12	<i>Lucilia sp.</i>	140
<i>Agrotis sp.</i>	30	<i>Musca domestica</i>	330

Следовательно, в асинхронных мышцах нервные импульсы запускают миогенные сокращения, которые поддерживаются некоторое время в отсутствии нервных импульсов и мышечных ПД. В запуске и поддержании миогенной активности мышц первостепенную роль играют механические деформации груди во время полета насекомых. У мух рода *Calliphora* стартовая деформация создается синхронной мышцей — дорсальным депрессором вертлуга второй пары ног. В результате сокращения этой мышцы возникает механическое напряжение, активирующее крыловую мускулатуру.

Фибриллярные волокна относятся к числу наиболее специализированных мышечных волокон, способных развивать очень высокую скорость сокращений. Асинхронные мышцы, состоящие из таких волокон, обеспечивают колебания крыльев с частотой 100 и более циклов в 1 с (табл. 13). Помимо крылового аппарата асинхронные мышцы обслуживают звукопроизводящий аппарат у некоторых видов певчих цикад.

НЕРВНО-МЫШЕЧНЫЕ СИНАПСЫ

Нервные окончания в мышцах насекомых чаще всего имеют вид тонких варикозных веточек, лежащих на ровной поверхности мышечного волокна или в узких углублениях сарколеммы. Расположение нервных окончаний в глубоких вдавлениях сарколеммы характерно для крыловой мускулатуры двукрылых. В межсегментных мышцах шмелей обнаруживаются необычные нервные окончания в виде крупных вытянутых бляшек. На каждом мышечном волокне находится 6—7 таких бляшек.

В районе нервно-мышечного контакта обнаруживается несколько *синаптических зон*, в которых двигательный аксон особенно близко подходит к мышечному волокну (рис. 106). Нервное окончание отделяется от гемолимфы слоем клеток, получивших название *лемнобластов*. В каждой синаптической зоне мембраны нервной и мышечной клетки разделены *синаптической щелью* шириной до 0,02 мкм. Контактующий кончик аксона богат *митохондриями* и *синаптическими пузырьками*. Нередко в кончике аксона обна-

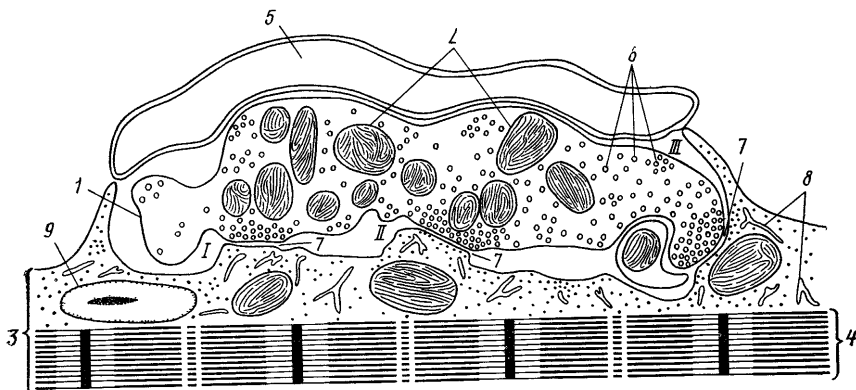
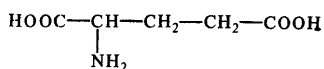


Рис. 106. Схема нервно-мышечного синапса, типичного для скелетной мускулатуры насекомых (по В. П. Тыщенко, 1977):

1 — аксон, 2 — митохондрии, 3 — мышечное волокно, 4 — миофибрилла, 5 — нейрилема, 6 — синаптические пузырьки, 7 — синаптическая щель, 8 — перерезанные в разных направлениях трубочки эндоплазматического ретикулума, 9 — ядро мышечного волокна; I, II, III — отдельные синаптические зоны

руживаются и настоящие *нейросекреторные гранулы*. По данным электронной микроскопии, синаптические пузырьки могут образовываться непосредственно из нейросекреторных гранул.

Наличие пузырьков в нервно-мышечных синапсах указывает на возможное участие химического фактора в проведении возбуждения и передаче тормозящих влияний с двигательных аксонов на мышечное волокно. По предположению, высказанному А. К. Воскресенской (1959), медиатором возбуждения в нервно-мышечных синапсах насекомых является ацетилхолин. Однако интенсивные исследования ряда авторов не подтвердили это предположение. Оказалось, что скелетные мышцы личинок и взрослых насекомых нечувствительны к действию ацетилхолина, его химических аналогов или веществ, угнетающих холинэстеразу. Истинную природу медиатора возбуждения в нервно-мышечных синапсах членистоногих удалось установить сравнительно недавно. Им оказалась одна из аминокислот — *l-глутаминовая кислота*:



При действии этого вещества на определенные участки мышечной мембраны насекомых возникают местные деполяризационные

потенциалы очень похожие на синаптические потенциалы, регистрируемые при раздражении двигательных аксонов. Амплитуда «глутаматных потенциалов» градуально увеличивается с повышением концентрации *l*-глутаминовой кислоты, действующей на мышечное волокно. Максимальная

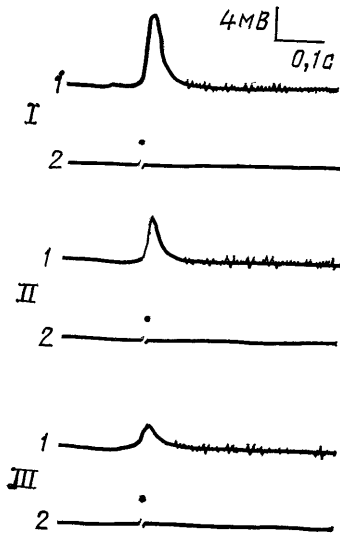


Рис. 107. Деполяризационные потенциалы, вызванные *l*-глутаминовой кислотой в мышечном волокне саранчи *Schistocerca gregaria* (по Beranek, Miller, 1968):

I — *l*-глутаминовая кислота вводится в область синапса, *II* — на расстоянии 4 мкм от него, *III* — на расстоянии 8 мкм; точками отмечено начало действия *l*-глутаминовой кислоты, расстояние между 1 и 2 иллюстрирует величину мембранного потенциала

чувствительность к *l*-глутаминовой кислоте проявляется в области нервно-мышечного синапса, где регистрируются высокоамплитудные глутаматные потенциалы (рис. 107). Во время раздражения двигательного нерва в жидкость, омывающую нервно-мышечный препарат, выделяется *l*-глутаминовая кислота. Эти факты со всей очевидностью указывают на участие *l*-глутаминовой кислоты в нервно-мышечной передаче возбуждения у насекомых. По-видимому, в синапсах, образуемых быстрыми и медленными аксонами, используется один и тот же медиатор, а главное различие между ними заключается в числе порций медиатора, выделяемых на 1 нервный импульс.

Наиболее вероятным медиатором торможения в нервно-мышечных синапсах членистоногих является γ -аминомасляная кислота (ГАМК; см. с. 155). Показано, что воздействие ГАМК на мышечные волокна саранчового *Ramalea microoptera* воспроизводит все электрические и механические эффекты, возникающие при раздражении тормозных аксонов. Чувствительность к действию этой кислоты проявляется только в тех волокнах, которые имеют тормозную иннервацию.

В нервно-мышечных единицах ракообразных тормозящее влияние ГАМК носит двоякий характер. При пресинаптическом торможении ГАМК уменьшает число порций медиатора, выделяемых возбуждающими аксонами, а при постсинаптическом торможении она вызывает гиперполяризацию мышечных волокон и тем самым противодействует возникновению ПД. В нервно-мышечных единицах насекомых установлено только постсинаптическое действие ГАМК.

ОРГАНЫ СВЕЧЕНИЯ

Свойственные некоторым насекомым органы свечения (фотогенные органы) являются своеобразными и высоко специализированными эффекторами. Как и мышечные волокна, они замыкают рефлекторную дугу и подчиняются нервным сигналам.

Больше всего светящихся видов в отряде жесткокрылых. В семействе жуков-щелкунов (Elateridae) известно 110 видов, обладающих органами свечения. К их числу принадлежат наиболее яркосветящиеся насекомые — жуки рода *Pyrophorus*, встречающиеся в тропических лесах Южной Америки. У светляков (Lampyridae) и ряда близких к ним семейств способность к свечению выражена на всех стадиях развития или только на некоторых из них. У личинок светляков органы свечения имеют вид двух светящихся округлых пятен, расположенных на последнем брюшном сегменте. После окукливания эти пятна постепенно атрофируются, заменяясь имагинальными полосками и пятнами. У самцов рода *Luciola* орган свечения занимает целиком 2 последних туловищных стернита, а у самок имеется 2 небольших люминисцирующих пятна на шестом брюшном стерните (рис. 108). В роде *Lampyris*, наоборот, органы свечения лучше развиты у самок, чем у самцов.

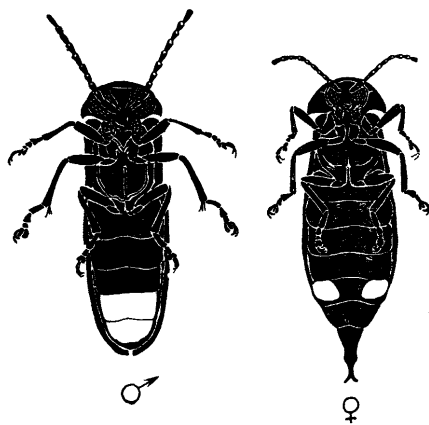


Рис. 108. Схема расположения органов свечения у самца и самки светляка *Luciola* sp.: светлые пятна — участки брюшных сегментов, занятые органами свечения

На имагинальной стадии светляков способность к свечению используется как надежная система визуальной сигнализации, облегчающая нахождение самок самцами и предотвращающая межвидовую гибридизацию. Обычно самцы светляков испускают пульсирующий свет в виде отдельных посылок, разделенных интервалами в несколько секунд или в несколько десятых долей секунды. Каждая посылка может состоять только из одной вспышки света, но иногда этих вспышек несколько. Одна световая посылка самца вызывает одиночный ответ самки. Например, самец *Luciola lusitanica* во время брачного полета испускает световые посылки длительностью 200—250 мс с частотой 1 посылка в секунду. Самка этого вида имеет крылья, но не летает. Она реагирует на вспышки, посылаемые самцом на расстоянии в несколько метров от него (рис. 109). Ответы самки следуют в ритме вспышек самца. Латентный период между сигналом и ответом составляет примерно 300 мс. Заметив вспышки самки, самец не прекращает сигнализацию, но перед посадкой он включает непрерывное свечение между световыми посылками, что позволяет ему лучше разглядеть самку и место приземления.

Аналогичная картина брачного поведения наблюдается и у многих других светляков. Частота и длительность сигнальных посылок самца, а также длительность латентного периода при ответах самки — это признаки, специфичные для каждого вида. У симпатрических видов, которые одновременно размножаются на одной

территории, существуют определенные различия в системе визуальной связи полов. Поэтому в природе не могут установиться визуальные связи между самцами и самками, принадлежащими к разным видам, и их спаривание невозможно.

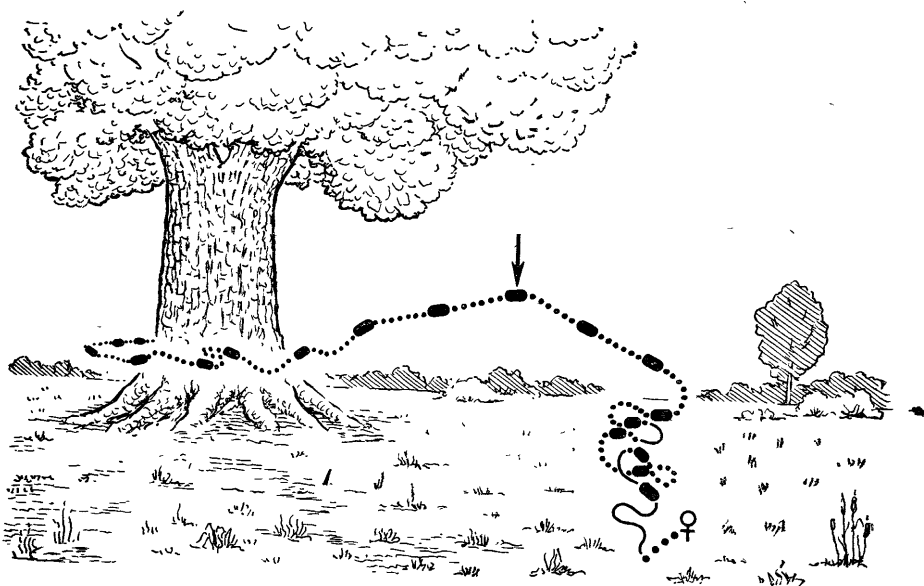


Рис. 109. Траектория брачного полета самца светляка *Ludola lusitanica*. (по Paply 1969):

точками показано пульсирующее, а сплошной линией — непрерывное свечение самца; после вспышки, указанной стрелкой, самка начинает отвечать на сигналы самца

Орган свечения светляка — это модифицированный участок жирового тела, расположенный под прозрачной кутикулой брюшных сегментов. Источниками света служат особые клетки — *фотоциты*, которые подстилаются дорсальным слоем *отражающих клеток*. (рис. 110). Обычно фотоциты имеют столбчатую форму; наподобие розеток они окружают трахейные стволы, обслуживающие орган свечения. Нервные веточки вступают в него вдоль трахей. Каждое нервное волокно подходит к фотоциту в узком пространстве между клеткой трахейного эпителия и звездчатой клеткой. В концевом участке волокна его цитоплазма заполнена *митохондриями* и *синаптическими пузырьками*. Проводя аналогию между нервно-мышечными синапсами и нервными окончаниями в органах свечения, можно полагать, что в пузырьках содержится химическое вещество — *медиатор возбуждения*. Когда нервный импульс приходит в концевой участок волокна, медиатор освобождается в синаптическую щель, диффундирует через нее и стимулирует химические реакции, протекающие с выделением световой энергии. Возмож-

но, что в передаче возбуждения через «нейро-фотоцитарные синапсы» принимает участие ацетилхолин.

Биолюминесценция насекомых, как и всех других живых организмов, основана на реакциях окисления, протекающих с освобож-

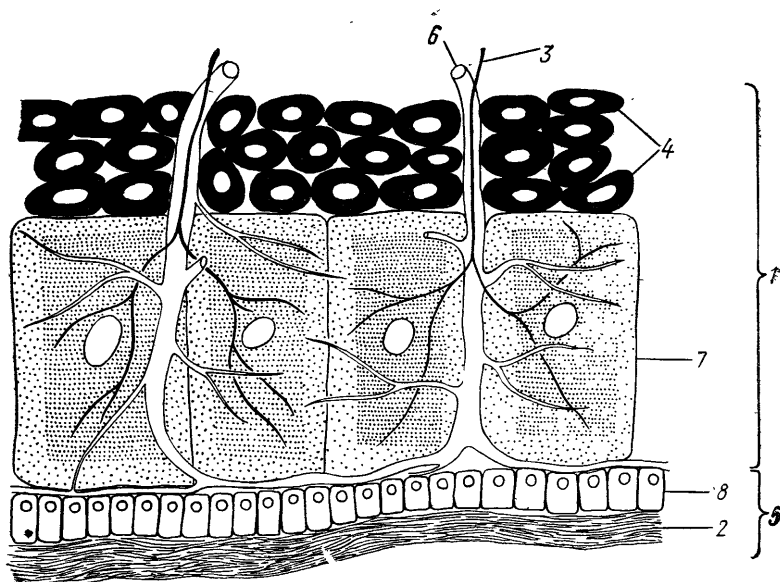
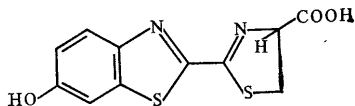


Рис. 110. Схема органа свечения светляка:

1 — жировое тело, 2 — кутикула, 3 — нервное волокно, 4 — отражающие клетки, 5 — покровы, 6 — трахея, 7 — фотоцит, 8 — эпидермис

дением квантов света. Природа этих реакций в настоящее время изучена достаточно полно, в особенности благодаря исследованиям Мак Элроя и его сотрудников (McElroy et al., 1969).

Окисляемым субстратом в органа свечения насекомых служит сложное органическое соединение — *люциферин*:



В присутствии особого фермента *люциферазы* и ионов магния люциферин реагирует с АТФ и образует *люциферин-адениловую кислоту*, которая окисляется кислородом воздуха с выделением световой энергии. На окисление 1 молекулы люциферина затрачивается 1 молекула кислорода; при этом излучается 1 квант света. В то время как люциферин одинаков у всех светящихся насекомых, люцифераза зачастую не идентична даже у двух видов светляков, относящихся к одному роду.

Работами американского исследователя Бака и его сотрудников (Buck, 1948; Buck, Case, 1961) было доказано, что органы свечения светляков находятся под строгим контролем нервной системы и реагируют на нервные импульсы как простые нейроэффекторы, сходные с обычными скелетными мышцами. Например, у

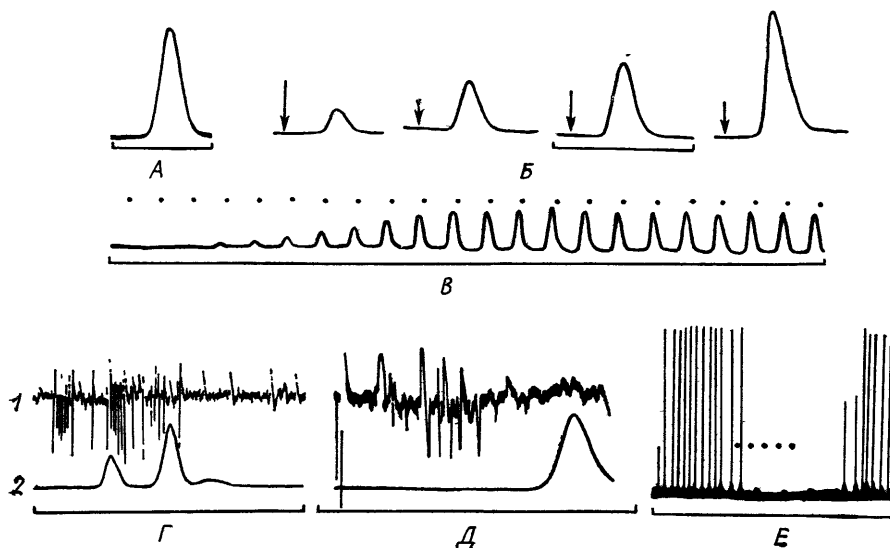


Рис. 111. Спонтанные и вызванные электрическими раздражениями вспышки органа свечения светляка *Photuris versicolor* (по Buck, Case, 1961; Case, Buck, 1963):

А — спонтанная вспышка (отметка времени 220 мс); Б — вспышки изолированного органа, вызванные одиночными электрическими раздражениями длительностью 10 мс при последовательном увеличении силы раздражающего тока (отметка времени 200 мс); В — вспышки органа свечения у декапитированного насекомого при ритмическом раздражении с частотой 5 в 1 с (длительность каждого раздражающего стимула 4 мс, раздражения отмечаются стрелками над осциллограммой, отметка времени 2,2 с); Г — спонтанные потенциалы действия (1) и вспышки (2) органа свечения (отметка времени 410 мс); Д — потенциалы действия и вспышки при одиночном электрическом раздражении головы (длительность стимула 2 мс, отметка времени 240 мс); Е — спонтанные вспышки и их торможение при ритмическом электрическом раздражении фасеточного глаза с частотой 1 в 1 с (длительность каждого стимула 15 мс, раздражения отмечаются точками на осциллограмме, отметка времени 18 с)

Photuris versicolor спонтанные вспышки света, которые можно считать аналогичными произвольным сокращениям мышечных волокон, регистрируются только при сохранении связей органа свечения с центральной нервной системой, (рис. 111, А). На изолированном органе могут быть получены ответы, вызванные электрической стимуляцией. Если постепенно увеличивать напряжение электрического тока, яркость вызванной вспышки тоже увеличивается (рис. 111, Б₁—Б₄), что, вероятно, объясняется увеличением числа фотоцитов, вовлекаемых в ответную реакцию. При ритмическом раздражении фотогенного органа наблюдается эффект облегчения: отдельные удары раздражающего тока, которые сами по себе не могут индуцировать свечение, суммируясь друг с другом, вызывают полноценные высокоамплитудные вспышки (рис. 111, В). Ритм этих

вспышек соответствует частоте раздражения. Однако, когда частота электрических стимулов превосходит некоторую пороговую величину, наблюдается урежение ритма и снижение яркости свечения, напоминающее пессимальную реакцию нервно-мышечного прибора.

Возникновению спонтанной вспышки предшествует залп потенциалов действия, регистрируемых с поверхности интактного органа свечения (рис. 116, Г). Такие же залпы наблюдаются и при электрической стимуляции тела светляка (рис. 111, Д), когда возбуждение проводится к фоточитам по рефлекторной дуге, включающей сенсорные нейроны, интернейроны и мотонейроны.

Импульсы центральной нервной системы могут вызывать как возбуждение, так и торможение фоточитов. Вспышки органов свечения у разных видов светляков подавляются при электрическом раздражении фасеточных глаз (рис. 111, Е). Сильное освещение глаз самца *Luciola lusitanica* также подавляет вспышки органов свечения.

Глава восьмая

ОРГАНЫ ЧУВСТВ

ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ РЕЦЕПТОРОВ И ОРГАНОВ ЧУВСТВ

Любая рефлекторная дуга начинается с *рецептора*, который трансформирует энергию раздражающего стимула в нервные импульсы. Каждый рецептор обнаруживает очень высокую чувствительность к определенному кругу адекватных раздражителей и относительно низкую чувствительность к остальным, неадекватным раздражениям. В зависимости от модальности воспринимаемых раздражителей различают следующие группы рецепторов: 1) *механорецепторы* воспринимают механические стимулы (прикосновения, надавливания, вибрацию и звуковые волны); 2) *терморецепторы* реагируют на изменения температуры; 3) *гигрорецепторы* реагируют на парообразную и капельно-жидкую влагу; 4) *хеморецепторы* воспринимают химические стимулы при их контактном и дистантном действии; 5) *фоторецепторы* воспринимают световые раздражения.

Многие из названных типов рецепторов служат экстероцепторами и воспринимают раздражения из внешней среды. *Экстероцепторы* бывают дистальными и контактными. В первом случае рецептор получает информацию на некотором расстоянии от источника раздражения, а во втором случае — при непосредственном контакте с ним. Для *интероцепторов* и *проприоцепторов* источником раздражения служит тело насекомого. Интероцепторы сигнализируют в нервную систему о состоянии внутренней среды, а проприоцепторы — о деятельности двигательных систем и локомоторных реакциях животного.

Все рецепторы могут быть разделены на 2 категории: *первичные и вторичные*. К первичным относятся такие рецепторные аппараты, в которых раздражения воспринимаются периферическими отростками сенсорных нейронов. Эти отростки увенчаны видоизмененными ресничками, содержащими по 20 ($9 \times 2 + 2$) или 18 ($9 \times 2 + 0$) фибрилл. К вторичным рецепторам относят те, в которых

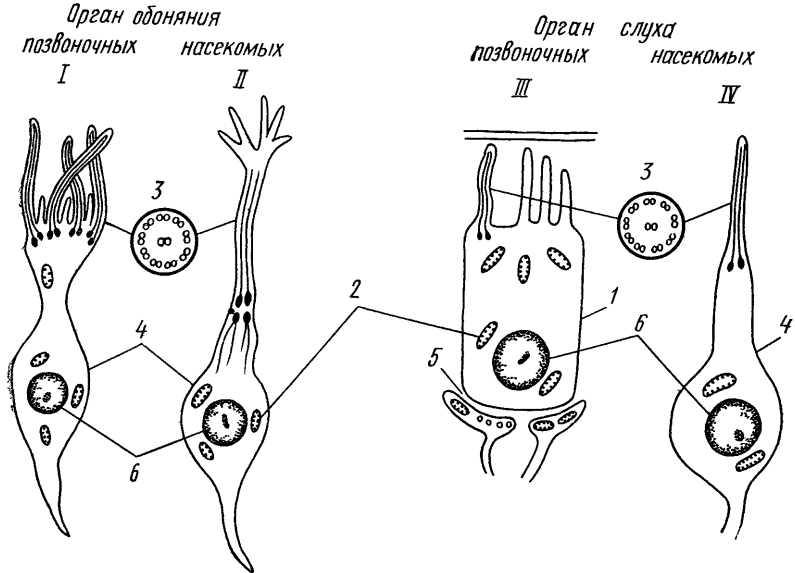


Рис. 112. Схема организации первичных (I, II, IV) и вторичных (III) рецепторов (по Я. А. Винникову, 1971):

1 — вторично чувствующая клетка, 2 — митохондрии, 3 — расположение фибрилл на поперечном срезе через периферические отростки и жгутики, воспринимающие раздражение, 4 — сенсорный нейрон, 5 — синапс, 6 — ядро

между действующим агентом и сенсорным нейроном находится специальная (вторично чувствующая) клетка. Восприятие раздражения вторично чувствующими клетками также осуществляется с помощью ресничек, содержащих по 20 ($9 \times 2 + 2$) фибрилл. Возбуждение, воспринятое вторично чувствующей клеткой, передается через синапс на сенсорные нейроны.

У позвоночных первичные рецепторы встречаются редко: к ним относятся, например, рецепторные аппараты органа обоняния (рис. 112, I). Остальные рецепторы позвоночных снабжены вторично чувствующими клетками (рис. 112, III). Все рецепторы насекомых лишены таких клеток; они принадлежат к первичным рецепторам (рис. 112, II, IV). Однако омматидии фасеточного глаза по своей организации сходны со вторичными рецепторами, потому что в омматидиях трансформация световой энергии осуществляется в рабдомерах, представляющих обособленные участки чувствитель-

ных клеток. По мнению Ф. Г. Грибакина (1981), передача возбуждения от рабдомеров к плазматической мембране нейронов осуществляется с помощью внутриклеточного медиатора.

В состав любого рецептора входят *сенсорные (рецепторные) нейроны* и различные *вспомогательные структуры*.

Адекватный раздражитель проходит через вспомогательные структуры и вступает во взаимодействие со специфическими белковыми молекулами, локализованными в плазматической мембране нейрона. Результатом этого взаимодействия являются изменения ионных потоков через мем-

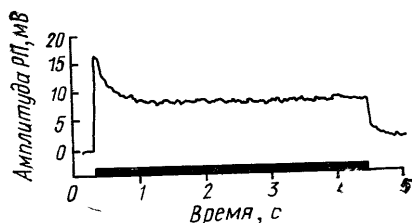


Рис. 113. Рецепторный потенциал, зарегистрированный в механорецепторной трихоидной сенсилле на голове саранчи *Locusta migratoria* (по Smola, 1970):

жирная линия на горизонтальной оси — период стимуляции рецептора (отклонение волоска на угол $17,3^\circ$)

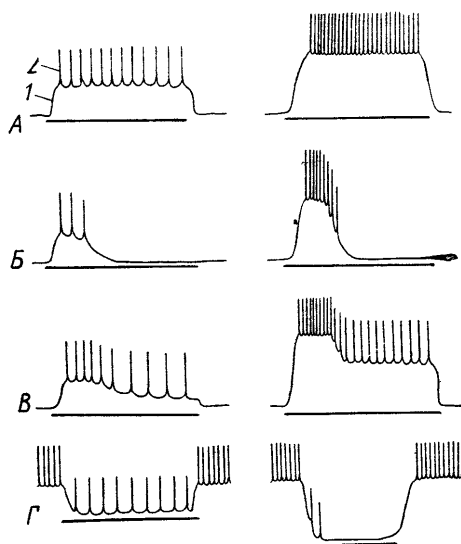


Рис. 114. Рецепторные потенциалы (1) и спайковая активность (2) рецепторов при слабых (слева) и сильных (справа) адекватных раздражениях:

А — тонический рецептор; *Б* — фазовый; *В* — фазотонический; *Г* — рецептор с фоновой спайковой активностью и гиперполяризационным рецепторным потенциалом; продолжительность раздражении обозначена горизонтальными линиями под осциллограммами

брану, что вызывает местный *рецепторный (генераторный) потенциал* (РП).

По своим свойствам РП аналогичен постсинаптическому потенциалу: он градуален и распространяется с декрементом. В типичном случае в РП можно различить 2 компонента: быстрый и медленный. Быстрый компонент возникает в момент раздражения, медленный — в период его продолжающегося (стационарного) действия (рис. 113). Однако степень выраженности этих компонентов очень сильно варьирует в зависимости от функциональных особенностей отдельных рецепторов. В кутикулярных механорецепторах насекомых параметры РП зависят не только от сенсорных нейронов, но и от обслуживающих рецептор тормогенных клеток, которые образуют замкнутое пространство вокруг дендритов, создавая и поддерживая необходимое ионное окружение в данном пространстве.

Амплитуда РП соответствует интенсивности адекватного раздражения (рис. 114). Обычно раздражение рецептора вызывает деполяризационный РП, направленный в сторону уменьшения мембранного потенциала, но в дистантных хеморецепторах знак РП зависит от характера действующего раздражителя. Деполяризационный РП преобразуется в разряд распространяющихся спайков (нервных импульсов), частота которых пропорциональна амплитуде РП, а следовательно, и интенсивности раздражения (рис. 114, А—В). Только в омматидиях фасеточных глаз нервные импульсы не генерируются, и поэтому сами РП обеспечивают передачу информации с фоторецепторных нейронов на интернейроны, расположенные в зрительных долях протоцеребрума (см. с. 224). Гиперполяризационный РП, возникающий в дистантных хеморецепторах в ответ на действие некоторых специфических раздражителей, сопровождается торможением или полным подавлением импульсации в сенсорном нейроне (рис. 114, Г).

По характеру ответа на адекватное раздражение рецепторы могут быть тоническими, фазовыми или фазотоническими. В *тоническом рецепторе* регистрируется постоянная амплитуда РП и постоянная частота спайков все время пока действует адекватный раздражитель (рис. 114, А). В *фазовом рецепторе* высокая амплитуда РП и спайковая активность наблюдаются только в начале раздражения, но возбуждение рецептора подавляется при продолжающемся действии раздражителя (рис. 114, Б). В *фазотоническом рецепторе* электрические процессы регистрируются все время пока длится раздражение, однако амплитуда РП и частота спайков резко снижаются при длительном его действии (рис. 114, В). Таким образом, тонический рецептор передает в нервную систему информацию и о силе и о длительности действия раздражителя, фазовый рецептор выделяет начальный момент его воздействия, а фазотонический соединяет в себе свойства обоих рецепторов.

Избирательная чувствительность к действию адекватных раздражителей составляет один из важнейших параметров, характеризующих функциональные способности отдельных рецепторов. Некоторые рецепторы насекомых обладают поразительно высокой чувствительностью. Так, дневные бабочки вытягивают хоботок при контакте раствора сахарозы с кончиком лапки, когда концентрация раствора равна $1 \cdot 10^{-5}$ моль/л. Электрофизиологическими опытами было доказано, что фоторецепторы фасеточного глаза могут регистрировать отдельные кванты света, а обонятельные рецепторы антенн иногда отвечают на отдельные молекулы полового феромона. В слуховых органах, свойственных самцам кровососущих комаров, минимальные пороги реакции на звуковые раздражения достигают 0 дБ.

Многие рецепторы, связанные с поверхностью тела и покровами насекомых, представляют собой элементарные сенсорные единицы, называемые *сенсиллами*. Каждая сенсилла снабжена кутикулярными вспомогательными структурами, видоизмененными эпидермальными клетками, обслуживающими рецептор, и сенсорными

нейронами. В простейших сенсиллах имеется 1 нейрон, но в некоторых типах сенсилл их бывает от 2 до 5 или даже до нескольких десятков. В зависимости от формы и расположения кутикулярных структур различают трихоидные, базиконические, целоконические, плакоидные, колоколовидные и другие типы сенсилл (рис. 115). Сходные по строению сенсиллы не всегда выполняют одинаковые функции. Например, трихоидные сенсиллы могут быть механорецепторами, контактными или дистантными хеморецепторами. К тому же некоторые сенсиллы являются полимодальными образованиями и реагируют на разные стимулы.

Совокупность сенсилл или иных рецепторов, приспособленных к восприятию одинаковых раздражителей, называют *органом чувств*. Так, многочисленные, распределенные по всему телу насекомого осязательные сенсиллы образуют единый орган осязания. Омматидии, входящие в состав фасеточного глаза, воспринимают световые раздражения изолированно и независимо друг от друга, но в своей совокупности они образуют единый орган зрения. Рецепторы антенн, реагирующие на запаховые раздражители, формируют орган обоняния.

Можно выделить следующие чувства насекомых: зрение, обоняние, осязание, слух, вкус, температурная и осмотическая чувствительность, гравитационное и двигательное (проприоцептивное) чувство. Для большинства насекомых зрение и обоняние являются важнейшими источниками информации о событиях внешнего мира.

На уровне органов чувств достигается только первичная обработка информации, воспринимаемой рецепторами. Высшие этапы анализа раздражении осуществляются в ганглиях ЦНС, с которыми связаны органы чувств. Нервные центры не только анализируют поступающую к ним информацию, но и синтезируют целостный образ раздражителя на основе полученных сообщений.

Всю систему образований, обеспечивающую полный анализ адекватных раздражителей, по предложению И. П. Павлова, называют *анализатором*. В каждом анализаторе можно выделить 3 отдела: рецепторный, проводниковый и центральный. Так, в зрительном анализаторе рецепторный отдел представлен омматидиями фасеточного глаза и простыми глазками, проводниковый отдел — отростками светочувствительных нейронов, а центральный отдел — соответствующими участками протоцеребрума. В организме насекомых можно выделить 9 основных анализаторов: зритель-

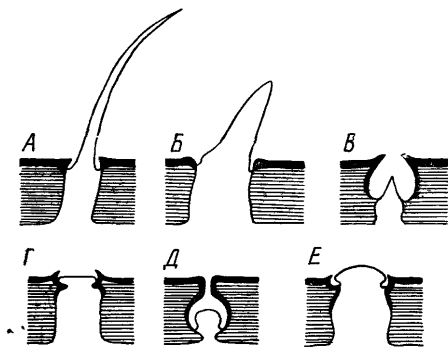


Рис. 115. Кутикулярные структуры некоторых сенсилл:

А — трихоидная сенсилла; Б — базиконическая; В — целоконическая; Г — плакоидная; Д — колоколовидная погруженная; Е — колоколовидная поверхностная

ный, обонятельный, вкусовой, слуховой, тактильный, двигательный, гравитационный, висцеральный и температурный.

ТРИХОИДНЫЕ МЕХАНОРЕЦЕПТОРНЫЕ СЕНСИЛЛЫ

В большинстве случаев трихоидная механорецепторная сенсилла обслуживается одной *биполярной нервной клеткой* (рис. 116). Воспринимающая часть сенсиллы представлена волоском — пустотелым выростом кутикулы, подвижно сочлененным с покровами. Дистальный отросток нейрона (дендрит) подходит к основанию волоска, не проникая внутрь его и заканчивается видоизмененной ресничкой. Снаружи ресничка прикрывается кутикулярной оболочкой, которая соединяется с основанием волоска (рис. 116, 6). Проксимальный отросток (аксон) направляется в ганглий. Помимо нейрона в состав трихоидной сенсиллы входят 2 образующие клетки — *трхогенная и трхогенная* (рис. 116, 10, 11).

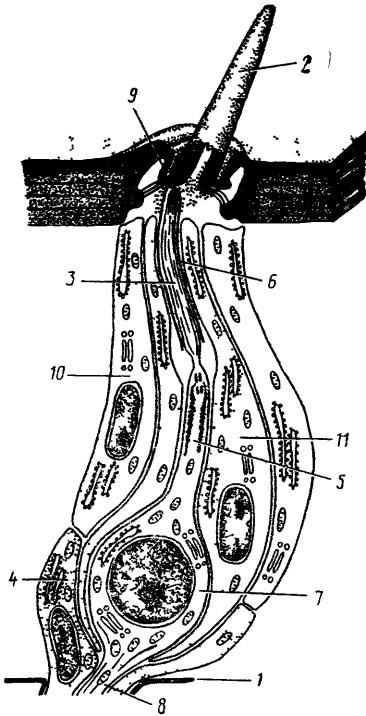


Рис. 116. Ультраструктурная организация трихоидной механорецепторной сенсиллы, расположенной на ножке антенны у личинки стрекозы (по В. П. Иванову, 1978):

- 1 — базальная мембрана, 2 — волосок, 3 — видоизмененная ресничка, 4 — глиальная клетка, 5 — дистальный отросток нейрона, 6 — кутикулярная оболочка, 7 — нейрон, 8 — проксимальный отросток нейрона, 9 — сочленовная мембрана, 10 — трхогенная клетка, 11 — трхогенная клетка

Трихоидная механорецепторная сенсилла возбуждается вследствие отклонения волоска от его исходного положения при контакте с различными телами или под давлением потоков воздуха и воды. Отклоняющийся волосок деформирует вершину реснички, вызывая появление отрицательного РП в нервной клетке. Когда РП достигает пороговой величины, в нейроне возникают спайки, распространяющиеся по аксону в ганглий (рис. 117). Частота спайков соответствует амплитуде РП. Поскольку с увеличением степени отклонения волоска РП тоже увеличивается, информация, передаваемая от сенсиллы в нервный центр, оказывается зашифрованной по частоте спайков: чем сильнее раздражение рецептора, тем выше частота импульсов в его нейроне. Этот принцип частотного

кодирования нервных импульсов действует не только в трихоидных механорецепторных сенсиллах, но и в других рецепторах насекомых.

Одиночные трихонидные сенсиллы, рассеянные по всему телу насекомого, могут служить *тактильными рецепторами*. Они обслуживают чувство осязания, играющее важную роль в поведении насекомых. Тактильные рецепторы запускают многие рефлекторные реакции, такие, как чистка антенн кузнечиками или обездвиживание

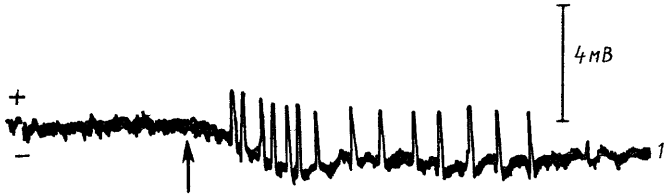


Рис. 117. Электрический ответ на отклонение волоска трихонидной механорецепторной сенсиллы, расположенной на антенне саранчи *Melanoplus femur-rubrum*:
 1 — электрическая активность рецептора, 2 — отметка времени 0,2 с; на осциллограмме регистрируются медленный рецепторный потенциал (отклонение основной линии вниз) и распространяющиеся спайки; стрелка — начало раздражения

палочника при прикосновении к нему. Свойственные многим насекомым реакции тигмотаксиса, которые проявляются в стремлении насекомого забраться в узкую щель, также регулируются тактильными рецепторами.

Некоторые одноклеточные трихонидные сенсиллы, расположенные на голове и церках прямокрылых и тараканов, обнаруживают высокую чувствительность к перемещению воздуха. Эти сенсиллы являются *ветрочувствительными рецепторами*. Они способны сигнализировать в нервные центры о начале, интенсивности, длительности и направлении воздушных потоков, обдувающих тело насекомого. Частота спайков в ветрочувствительном рецепторе прямо пропорциональна скорости потока.

Ветрочувствительные сенсиллы, расположенные на голове саранчовых, воспринимают движения воздуха во время полета насекомых, и участвуют в рефлекторном управлении полетом. Возбуждение церкальных сенсилл у тараканов и сверчков происходит при обдувании насекомого или быстром приближении к нему какого-либо объекта. Сильные звуки тоже могут возбуждать эти рецепторы. Раздражение церкальных механорецепторов воздушными потоками и сильными звуками вызывает реакцию бегства насекомых.

ПРОПРИОЦЕПТОРЫ И РЕЦЕПТОРЫ РАВНОВЕСИЯ

К проприоцепторам относятся такие механорецепторы, которые реагируют на сокращения мышц, смещения сегментов тела и движения его придатков. Эта группа рецепторов представлена у насеко-

ных волосковыми пластинками, колоколовидными сенсиллами, хордотональными органами и рецепторами растяжения. Они образуют периферический отдел двигательного анализатора. При выключении проприоцепторов координация двигательных актов сильно нарушается, а нередко насекомые вообще теряют способность к направленным передвижениям. У наземных насекомых некоторые проприоцепторы одновременно являются рецепторами равновесия и могут передавать в центральную нервную систему информацию о положении тела в пространстве. Однако водные насекомые обычно имеют специальные рецепторы равновесия.

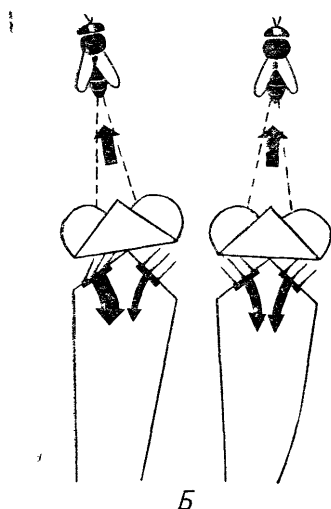
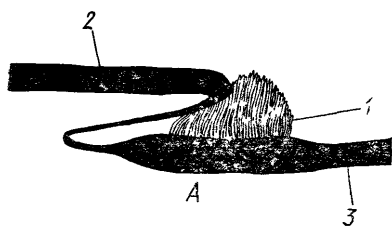


Рис 118. Волосковые пластинки (по Pringle, 1938; X. Миттельштеду, 1960):

А — схема волосковой пластинки расположенной в месте сочленения ноги с телом таракана *Periplaneta americana*, Б — роль шейных волосковых пластинок при зрительной локализации объекта охоты у богомола *Mantis religiosa* (стрелки — относительная степень возбуждения рецепторов правой и левой волосковой пластинки), 1 — волосковая пластинка, 2 — плейрит туловищного сегмента, 3 — тазик

Волосковые пластинки представляют собой скопления механорецепторных трихоидных сенсилл, вполне сходных с тактильными рецепторами (см. рис. 116). Обычно эти скопления располагаются в местах контакта отделов тела, сегментов, члеников ноги, антенны или максиллярного щупика. У саранчи *Locusta migratoria* выявлено 17 пар волосковых пластинок, расположенных в местах сочленений различных придатков тела. В каждом проприоцепторе волоски ориентированы так, что смещение одного членика или сегмента относительно другого действует подобно тактильному раздражению: пограничный участок кутикулы надавливает на кончики волосков и вызывает возбуждение сенсорных нейронов (рис. 118, А). Электрические реакции отдельной сенсиллы, входящей в состав волосковой пластинки, не зависят от возбуждения соседних сенсилл и носят фазотонический

характер. Импульсы трихоидных рецепторов поступают в нервный центр, создавая представление о позиции головы, груди, брюшка, придатков тела и отдельных сегментов.

У богомолов и прямокрылых обнаружены переднегрудные и шейные волосковые пластинки, которые реагируют на повороты головы. Если богомол поворачивает голову влево, то задняя стенка

У богомолов и прямокрылых обнаружены переднегрудные и шейные волосковые пластинки, которые реагируют на повороты головы. Если богомол поворачивает голову влево, то задняя стенка

головной капсулы сгибает волоски левой пластинки (рис. 118, Б). При этом число сгибаемых волосков тем больше, чем больше угол поворота. На правой пластинке соответствующее число волосков, благодаря своей упругости, выпрямляется. Следовательно, разность возбуждений обеих волосковых пластинок может служить для нервной системы мерой степени поворота головы относительно неподвижной груди. Наблюдая за мухой, богомол корректирует направление удара передних (хватательных) ног в соответствии с той информацией, которую получают ганглии и от глаз, и от проприоцепторов. После выжигания переднегрудных волосковых пластинок резко снижается точность ориентации насекомых на зрительные стимулы.

Функция волосковых пластинок как рецепторов равновесия изучалась у жалящих перепончатокрылых. Доказано, что надавливания головы, антенн или брюшка на трихоидные сенсиллы позволяют насекомым ориентироваться к направлению силы тяжести. В опытах на муравьях было установлено, что для регуляции геотаксиса первостепенное значение имеют волосковые пластинки, расположенные на антеннах, переднегруды, тазиках и у основания брюшка. У пчел рецепторами равновесия служат 10 волосковых пластинок в месте соединения головы с грудью.

Водные полужесткокрылые оценивают положение тела в пространстве на основе давления, создаваемого запасами воздуха в трахеях или на вентральной стороне тела. У погруженного в воду насекомого выталкивающая сила действует на пузырьки воздуха, смещения которых воспринимаются специальными механорецепторами. У водяных клопов *Aphelocheirus aestivalis* эти механорецепторы располагаются среди гидрофобных волосков, удерживающих запас воздуха на вентральной стороне второго брюшного сегмента.

Колоколовидные сенсиллы (см. рис. 115, Д, Е) служат проприоцепторами, реагирующими на деформацию кутикулы во время мышечных сокращений. Они встречаются на всех участках тела насекомого, подверженных таким деформациям, но особенно их много на крыльях, ногах, яйцекладе и мандибулах.

Обычно колоколовидные сенсиллы располагаются группами: на крыльях вдоль жилок, а на ногах — параллельно их продольной оси. Благодаря такому расположению и разной ориентации сенсилл в группе они могут передавать в нервные центры информацию как о силе, так и о направлении действия механических стимулов. Колоколовидные сенсиллы, находящиеся на крыльях, играют важную роль в регуляции полета насекомых. Показано, что после выжигания этих рецепторов у саранчи *Schistocerca gregaria* существенно нарушается способность насекомого маневрировать во время полета.

Хордотональные органы состоят из объединенных вместе своеобразных сенсилл, называемых *сколопидиями* (рис. 119). Основу такой сенсиллы составляет биполярный нейрон с дендритом, снабженным длинной видоизмененной ресничкой. Снаружи ресничка покрыта ребристым сколопсом и шапочкой. Эти структурные элемен-

ты составляют характерную особенность сколопидиев. Они являются продуктами выделения двух клеток, обслуживающих сенсиллу; одна из этих клеток называется обкладочной, другая — шапочковой. В некоторых усложненных хордотональных органах обнаруживаются две или три нервные клетки.

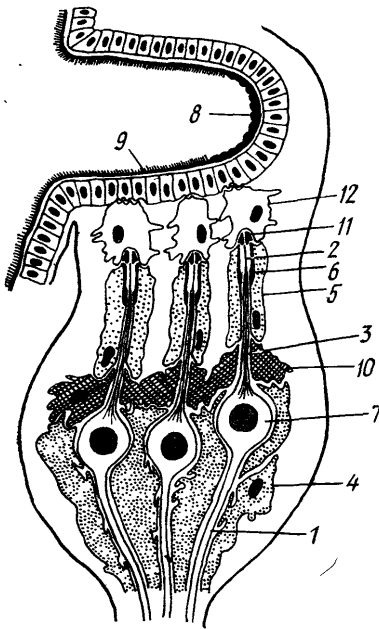


Рис. 119. Группа из трех сколопидиев в тимпанальном органе саранчи *Locusta migratoria* (по Gray, 1960):

1 — аксон сенсорного нейрона, 2 — видоизмененная ресничка, 3 — дендрит, 4 — нейроглиальная клетка, 5 — обкладочная клетка, 6 — сколопс, 7 — сенсорный нейрон, 8 — толстый и мягкий участок тимпанальной мембраны, 9 — тонкий и жесткий участок тимпанальной мембраны с шипиками, 10 — фиброзная клетка, 11 — шапочка, 12 — шапочковая клетка

Хордотональные органы в основном реагируют на растяжения и сжатия кутикулы, вызванные движениями насекомого. По-видимому, возбуждение нейронов в сколопидиях происходит в результате надавливания шапочки на дистальную часть видоизмененной реснички. В составе одного органа могут быть объединены сенсиллы, различающиеся по способности к адаптации (например, тонические и фазовые). Некоторые хордотональные органы проявляют высокую чувствительность к вибрационным раздражениям и сильным звукам. Поэтому кажется несомненным важное значение хордотональных органов как эволюционных предшественников органов слуха насекомых (см. с. 207).

Хордотональные органы, выполняющие проприоцептивные функции, найдены во всех отделах и придатках тела насекомых: в ротовом аппарате, антеннах, груди, брюшке, ногах, крыльях и жужжальцах. На переднегруди у многих насекомых имеется крупный хордотональный орган, содержащий около 20 сколопидиев. Основная функция этого органа заключается в контроле за движениями головы. На передних крыльях саранчи *Locusta migratoria* обнаружен

хордотональный орган, способный сигнализировать в центральную нервную систему об амплитуде крыловых взмахов. На каждой ноге обычно находится 4 хордотональных органа: 3 из них функционируют в качестве проприоцепторов, а четвертый превратился в своеобразный виброрецепторный орган, называемый *подколенным органом* (см. с. 206).

Джонстоновы органы, расположенные во втором членике антенн, являются наиболее сложными хордотональными органами. По данным В. П. Иванова (1978), у личинок стрекоз в состав каждой сенсиллы джонстонова органа входят 3 сенсорных нейро-

на и 3 обслуживающие клетки. Дендриты нейронов несут на вершинах по одной видоизменной ресничке, покрытой снаружи кутикулярной оболочкой. Вершина этой оболочки прикрепляется к сочленовной мембране, соединяющей второй и третий членики антенны.

Сходное строение имеют сколопидии джонстоновых органов и у других насекомых.

Джонстонов орган реагирует на любые движения жгутика антенны по отношению к ее ножке. Когда жгутик отклоняется от своего исходного положения, деформируются кутикулярные оболочки, окружающие реснички дендритов, что и вызывает возбуждение нервных клеток (рис. 120). Соппротивление среды во время полета, беганья и плавания насекомых смещает жгутик антенны и возбуждает рецепторы в джонстоновых органах. Импульсы этих рецепторов информируют нервные центры о скорости и направлении передвижения насекомых в водной или воздушной среде. На основе этой информации нервная система корректирует двигательную активность насекомых. Джонстоновы органы могут использоваться также для восприятия силы тяжести, а у двукрылых — и звуковых раздражений (см. с. 207).

Рецепторы растяжения существенно отличаются от рассмотренных выше проприоцепторов и располагаются в полости тела. Каждый рецептор растяжения обслуживается одним мультиполярным нейроном. Дендриты этого нейрона подходят к соединительно-тканному тяжу или к видоизмененному мышечному волокну (рис. 121). Дистальные участки дендритов не имеют ресничек. Аксон направляется в один из ганглиев брюшной нервной цепочки.

Рецепторы растяжения контролируют сокращения отдельных мышц или движения придатков тела. При сокращениях мышц и движениях придатков изменяется натяжение рецептора, а частота импульсов в его аксоне увеличивается при возрастании скорости и степени этих изменений. Следовательно, рецептор передает в центральную нервную систему обобщенную информацию о силе и скорости осуществления двигательных актов. Рецепторы растяжения, расположенные в крыловых сочленениях у саранчовых, реагируют на движения крыльев: при подъеме крыла частота импульсов в нейроне соответствующего рецептора увеличивается, а при его опускании разряды нейрона вообще прекращаются. Считается,

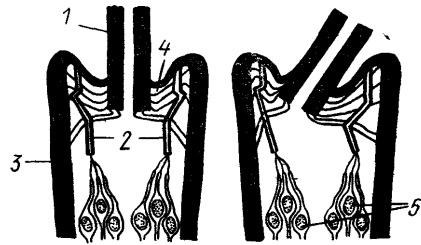


Рис. 120. Деформация дистальных участков сколопидиев джонстонова органа у личинки стрекозы при движениях жгутика антенны (по В. П. Иванову, 1978):

1 — жгутик антенны, 2 — кутикулярная оболочка, 3 — ножка антенны, 4 — сочленовная мембрана, 5 — сенсорные нейроны

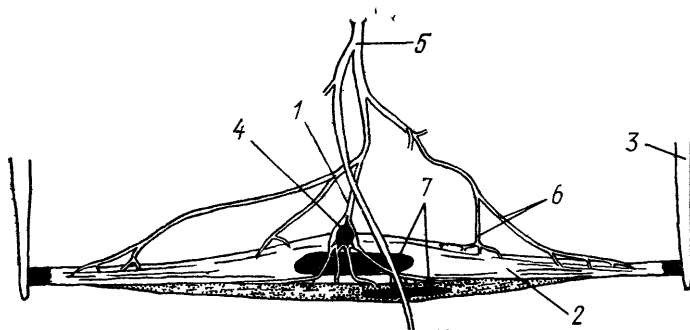


Рис. 121. Схема рецептора растяжения у куколки дубового шелкопряда *Antheraea pernyi* (по Finlayson, Lowenstein, 1958):

1 — аксон, 2 — видоизмененное мышечное волокно, 3 — межсегментная мембрана, 4 — мультиполярный сенсорный нейрон, 5 — нерв, 6 — нервные окончания мотонейрона, 7 — ядра

что импульсация этих рецепторов стабилизирует уровень возбуждения в центральных нейронах, управляющих работой крыловых мышц.

ГЕНЕРАЦИЯ ЗВУКОВ. ВИБРОРЕЦЕПТОРЫ И ОРГАНЫ СЛУХА

Многие насекомые способны генерировать звуки, которые служат внутривидовыми или межвидовыми коммуникационными сигналами и используются для целей акустической ориентации. Один из простейших способов издавания звуков насекомыми — это *удары частями тела по твердому субстрату*. Термиты и личинки общественных ос в качестве «ударных орудий» при звукоиздании пользуются мандибулами, а муравьи — мандибулами и брюшком. Таракан *Leucophaea maderae* производит звуковые сигналы ударами груди по субстрату.

Звуки, издаваемые *при вибрациях крыльев*, тоже могут иметь коммуникационное значение. Например, самцы дрозофил во время «ухаживания» за самками производят специальные звуки путем колебаний одного или обоих крыльев. При отсутствии копуляционных звуковых сигналов, характерных для данного вида дрозофил, самки не обращают внимание на ухаживающих самцов.

Звуковые сигналы певчих цикад создаются *колебаниями тимбальных мембран*, которые в виде двух выпуклых пластин располагаются по бокам первого брюшного сегмента. Под тимбальными мембранами находятся воздушные мешки — резонаторы звука. Оба тимбальных органа (правый и левый) работают поочередно. Колебания каждой мембраны вызываются мощной мышцей, которая при ритмических сокращениях прогибает мембрану внутрь и порождает звуковые импульсы (щелчки), сливающиеся в непрерывное «пение» цикады. Только самцы певчих цикад имеют достаточ-

но развитые аппараты звукоиздания, а у самок они отсутствуют или сильно редуцированы.

Самые распространенные и совершенные способы звуковой сигнализации насекомых основаны на использовании *фрикционных (стридуляционных) аппаратов* как специальных органов звукоизлучения. При работе фрикционного аппарата специальный «скребок» (вырост или выступающий край кутикулы) трется о «пилку», представленную ребристой поверхностью покровов на каком-либо участке тела. В результате такого трения возникают звуковые сигналы. У многих видов муравьев фрикционный аппарат состоит из зубца на третьем брюшном тергите, входящем в состав стебелька, а «пилка» представляет ребристое поле, расположенное на следующем (четвертом) сегменте. Жуки-усачи имеют ребристую поверхность на среднеспинке, а трущийся по ней зубец находится на переднеспинке. Личинки жуков семейства Passalidae снабжены хорошо развитым фрикционным аппаратом, в котором «скребком» служит дериват атрофированной задней ноги, а «пилкой» — ребристое поле на среднем тазике.

Фрикционные аппараты получили особенно широкое распространение в отряде прямокрылых. У кузнечиков, сверчков и медведок звук генерируется при трениях надкрылий друг о друга, а способностью к звукоизлучению, как правило, обладают только самцы. Иной принцип генерации звуков используют многие саранчовые, у которых фрикционный аппарат состоит из ряда зубчиков на бедре последней пары ног и заостренного гребня на одной из жилок переднего крыла. Естественно, что в этом случае каждое насекомое имеет 2 фрикционных аппарата

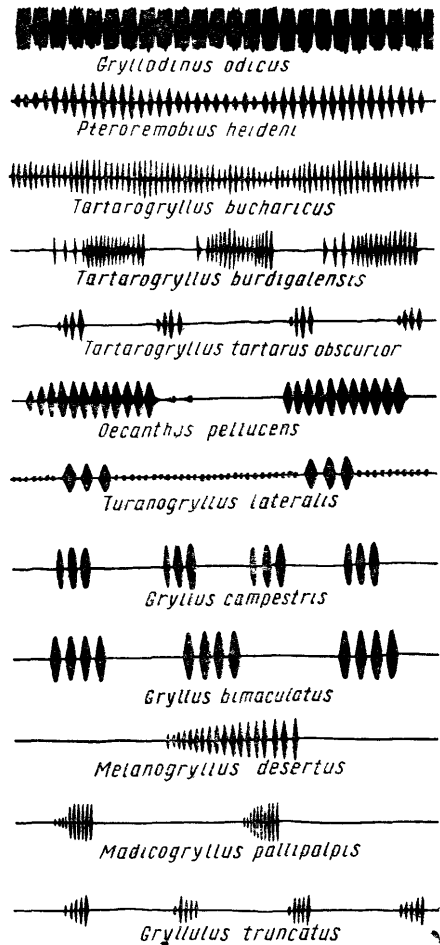


Рис. 122. Осциллограммы призывных звуковых сигналов разных видов сверчков из Азербайджана (по Popov et al., 1975) отметка времени 0,2с

(правый и левый). Способностью издавать звуки обладают и самцы, и самки саранчовых.

Звуковые сигналы, издаваемые тимбальными мембранами и фрикционными аппаратами насекомых, состоят из регулярно повторяющихся дискретных пульсов. Длительность и закономерности повторения пульсов характеризуют отдельные виды поющих насекомых и сильно отличаются у разных видов, относящихся к одному семейству или роду (рис. 122). Доминирующая частота звуков, издаваемых цикадами, саранчовыми, сверчками и медведками лежит в диапазоне от 1,6 до 8,5 кГц, а у большинства кузнечиков она смещена в область высокочастотных звуков и ультразвуков вплоть до 30 кГц.

<i>T аксоны</i>	<i>Доминирующие частоты, кГц</i>
Равнокрылые (Homoptera)	
Певчие цикады — Cicadidae	
<i>Tibicena</i>	4,5—5
<i>Platycleura</i>	5—7
<i>Arunta</i>	6
Прямokрылые (Orthoptera)	
Саранчовые — Acrididae	
<i>Stenobothrus</i>	5
<i>Chortippus</i>	5
<i>Omocestus</i>	
Медведки — Gryllotalpidae	
<i>Gryllotalpa</i>	1,6; 3,5
Сверчки — Gryllidae	
<i>Gryllus</i>	3,2—5
<i>Tartarogryllus</i>	3,7—7
<i>Teleogryllus</i>	2,3—5,7
<i>Turanogryllus</i>	6,3—6,7
<i>Gryllodinus</i>	5,6—6,5
Кузнечики — Tettigoniidae	
<i>Tettigonia</i>	8—10
<i>Decticus</i>	8—15
<i>Platycleis</i>	24
<i>Metrioptera</i>	20—30
<i>Pholidoptera</i>	25—35

Звуки насекомых могут иметь узкий или, наоборот, широкий спектр частот (рис. 123). В первом случае звуковые сигналы называют *тональными*, во втором — *шумовыми*. Тональные сигналы свойственны сверчкам, медведкам и цикадам, шумовые — саранчовым и кузнечикам.

Среди насекомых звуковая сигнализация достигает наибольшей сложности у прямокрылых, у которых она основана на использовании нескольких типов «песен», имеющих разное функциональное значение. *Призывные сигналы* издаются половозрелыми самцами и предназначаются для привлечения самок. У саранчовых самки обладают звукоизлучающим аппаратом и могут генерировать *ответные сигналы* на призывы самцов. Нередко призывные сигналы самца чередуются с ответами самки. *Копуляционные сигналы*, непосредственно связанные со спариванием, поддерживают репродук-

тивную изоляцию близких видов, отражают готовность самцов к спариванию и побуждают самок к копуляции. При встрече двух самцов они могут издавать сигналы агрессии. Все эти звуки четко отличаются друг от друга по временной структуре (рис. 124), а

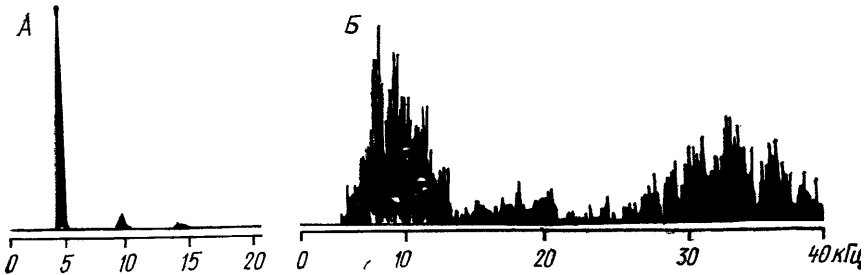


Рис. 123. Амплитудно-частотные спектры призывных звуковых сигналов сверчка *Gryllus bimaculatus* (А) и кузнечика *Tettigonia cantans* (Б) (по Р. Д. Жантиеву, 1977)

иногда и по доминирующим частотам. Призывные сигналы самцов характеризуются наибольшей стабильностью видоспецифичного «рисунка» (см. рис. 122).

Звуковая сигнализация играет большую роль в жизни общественных насекомых. Доказано, например, что медоносные пчелы во время мобилизационного танца генерируют характерные звуковые сигналы в виде пакетов импульсов, следующих с частотой около 30 Гц. Длительность сигналов, разделенных паузами, имеет информационное значение: она воспринимается другими пчелами как указание на расстояние до источника пищи. Мобилизационные звуки танцовщиц отличаются низкой интенсивностью, и их восприятие возможно лишь теми пчелами, которые находятся в непосредственной близости от танцовщицы.

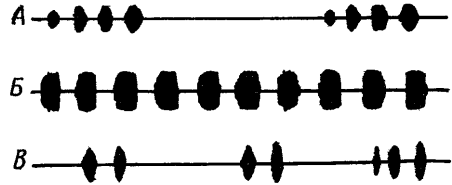


Рис. 124. Осциллограммы звуковых сигналов сверчка *Gryllus campestris* (Haskell, 1964): А — призывные; Б — агрессии; В — копуляционные

У многих насекомых акустическая связь служит важным «средством общения» между особями одного вида. Самки сверчков воспринимают призывные звуки поющего самца и двигаются по направлению к нему почти по прямой линии. Для опознания видоспецифичных сигналов самки используют не частотный диапазон, а временные параметры звуков: частоту повторения пульсов и характер их группировки в сериях. Например, в призывном сигнале самцов *Gryllus campestris* из Азербайджана в серию входит 3 пульса, а у *G. bimaculatus* каждая серия состоит из 4 пульсов (см. рис. 122). Сходная система звуковой сигнализации существует и у других прямокрылых, певчих цикад и некоторых двукрылых. В тех слу-

чаях, когда самка генерирует ответные звуковые сигналы, самец, воспринимающий эти звуки, тоже двигается навстречу самке.

Звуковая сигнализация насекомых основывается на нескольких типах рецепторов, чувствительных к звуковым раздражениям.

Восприятие звуков, передающихся через твердый субстрат, осуществляется *виброрецепторами*. У многих насекомых проявляется

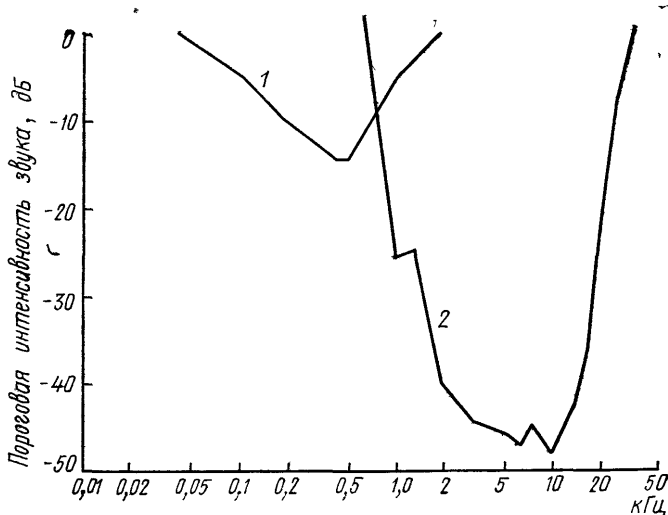


Рис. 125. Частотно-пороговые характеристики церкальных волосков (1) и тимпанальных органов (2) саранчи *Oxya sp.* (по Katsuki, Suga, 1960)

высокая чувствительность к сотрясениям субстрата, на котором стоит насекомое. Эти вибрационные раздражения воспринимаются подколенными органами, расположенными в голени вблизи их сочленения с бедром. У тараканов в состав подколенного органа входит около 50 сколопидиев, размещенных по периметру голени в форме полукруга. Ответы сколопидиев на вибрационные раздражения регистрируются в диапазоне частот от 25 Гц до 6 кГц, а максимальная чувствительность наблюдается при 1,4 кГц. Помимо подколенных органов приемниками вибрационных раздражений могут служить колоколовидные сенсиллы.

Восприятие звуков через воздух или воду осуществляется *фонорецепторами*. Трихонидные механорецепторные сенсиллы относятся к числу простых и мало специализированных фонорецепторов насекомых. Доказана возможность восприятия низкочастотных звуков трихонидными сенсиллами, расположенными на церках у тараканов и прямокрылых. Церкальные фонорецепторы саранчовых имеют максимум чувствительности примерно при 500 Гц (рис. 125). У гусениц капустной совки *Barathra brassicae* звуковые раздражения в диапазоне частот от 20 Гц до 1 кГц вызывают резонансные

колебания волосков трихонидных сенсилл и запускают рефлекторную реакцию бегства. У медоносной пчелы *Apis mellifera* приемниками звуков являются трихонидные сенсиллы, располагающиеся на голове между фасеточными глазами.

Двукрылые воспринимают звуки с помощью джонстоновых органов. Самцы кровососущих комаров обладают гипертрофированными джонстоновыми органами, охватывающими несколько тысяч сколопидиев. Звуки, издаваемые самцами дрозофил во время «ухаживания», воспринимаются обычными (не гипертрофированными) джонстоновыми органами самок. Фонорецепторы джонстонова органа реагируют не на абсолютную величину звукового давления, как у позвоночных животных, а на его изменения — градиент давления.

Наиболее сложные слуховые органы насекомых представлены *тимпанальными органами*. Они сходны с хордотональными органами. Функциональной единицей тимпанального органа является сколопидий, содержащий один биполярный нейрон и 3 обслуживающие клетки — шапочковую, обкладочную и глиальную (см. рис. 119). Количество сенсилл, входящих в состав одного тимпанального органа, варьирует от 3 у некоторых бабочек до 70 у саранчовых и даже до 1500 у певчих цикад.

Слуховые органы прямокрылых возникли и развивались независимо в разных подотрядах и надсемействах. У кузнечиков, сверчков и медведок тимпанальные органы находятся в голених передних ног. По-видимому, они произошли из подколенных органов, способных отвечать на вибрационные раздражения. Саранчовые снабжены двумя тимпанальными органами, которые помещаются по бокам первого брюшного сегмента.

Тимпанальные органы реагируют как на звуковое давление, так и на градиент. Основным приемником звука служит тимпанальная мембрана. У саранчовых резонансные колебания этой мембраны — непосредственный источник возбуждения фонорецепторов, которые вплотную примыкают к мембране. В тимпанальных органах кузнечиков и сверчков фонорецепторы не контактируют с мембраной, а располагаются вдоль трахейного ствола, проходящего в голени. В этом случае колебания мембраны вначале передаются на трахейный ствол и лишь затем воспринимаются сколопидиями.

Рецепторы тимпанального органа отвечают разрядами импульсов на звуковые раздражения. Амплитуда РП и частота импульсов в разряде увеличиваются с возрастанием интенсивности звука. Таким образом, тимпанальные органы могут передавать в нервную систему информацию об интенсивности звука, длительности звуковых посылок и закономерностях их повторения.

У разных видов прямокрылых тимпанальные органы могут сильно различаться по их чувствительности к частоте звуковых колебаний. Тимпанальные органы саранчовых проявляют максимальную чувствительность в диапазоне звуков от 2 до 15 кГц (см. рис. 125). Как показали исследования А. В. Попова (1969), тимпанальный орган саранчи *Locusta migratoria* содержит 3 группы рецепторов, свя-

занных с разными участками звуковоспринимающей мембраны. Небольшая группа рецепторов, контактирующая с жестким и тонким участком мембраны, настроена на восприятие высокочастотных звуков (от 15 до 20 кГц), а остальные 2 группы рецепторов, связанные с толстой и мягкой частью мембраны, более чувствительны к звукам низкой частоты (от 4 до 6 кГц). Благодаря объедине-

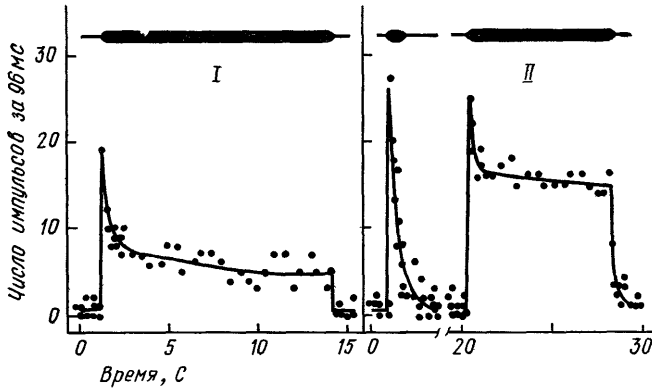


Рис. 126. Адаптация двух сенсорных нейронов из тимпанального органа саранчи *Schistocerca gregaria* к звуковому раздражению (3 кГц) интенсивностью 80 дБ (I) и 90 дБ (II) (по Michelsen, 1966): толстые линии над графиками — длительность раздражения

нию высокочастотных и низкочастотных рецепторов в органе слуха осуществляется первичный анализ звуковых раздражителей по их частоте. Группы рецепторов, настроенных на восприятие разных звуковых частот, обнаружены и у других прямокрылых. У сверчков призывные и агрессивные сигналы возбуждают преимущественно низкочастотный отдел слухового органа, а копуляционные сигналы воспринимаются в основном высокочастотным отделом.

В состав тимпанального органа входят фазотонические рецепторы. После включения звука частота импульсов в сенсорных нейронах быстро возрастает до максимума, а затем поддерживается на постоянном более низком уровне или постепенно снижается (рис. 126).

Таким образом, различение звуковых сигналов прямокрылыми начинается уже на уровне тимпанальных органов. Однако высшие этапы анализа звуковых раздражителей осуществляются на уровне центральной нервной системы.

Слуховые органы певчих цикад располагаются у основания брюшка в непосредственной близости от звукопроизводящего аппарата (см. с. 202). По-видимому, цикады не имеют возможности для осуществления частотного анализа звуков, так как в состав тимпанального органа у этих насекомых входят однородные фоноре-

цепторы, настроенные на один и тот же диапазон звуковых частот. У самцов и самок австралийской цикады *Cystosoma saundersii* максимальная чувствительность тимпанальных органов проявляется при 800 Гц, что соответствует положению максимума в призывных песнях самца (рис. 127). У других видов певчих цикад тоже наблюдается хорошее совпадение максимальной чувствительности рецепторов тимпанального органа с доминирующими частотами видоспецифичных звуковых сигналов.

Слуховые органы ночных бабочек находятся в последнем грудном сегменте или в одном из двух передних сегментов брюшка. У совков (Noctuidae) в тимпанальном органе обнаруживаются 3 нейрона, но только 2 из них отчетливо реагируют на звуковые раздражения. Оба нейрона почти не различаются по их отношению к сигналам разной частоты, но один из них имеет более высокую чувствительность к звукам, чем другой. Тимпанальные органы совков отвечают на звуки в диапазоне частот от 3 до 150 кГц, но их максимальная чувствительность проявляется при восприятии ультразвуков частотой от 15 до 60 кГц.

Тимпанальные органы бабочек могут воспринимать ультразвуки, издаваемые летучими мышами. На каждый ультразвуковой импульс летучей мыши нейроны тимпанального органа отвечают залпом потенциалов действия. Одновременная запись потенциалов от правых и левых рецепторов показала, что бабочка может точно определять расстояние до летучей мыши, ее местонахождение и направление полета. Максимальное расстояние, с которого бабочка слышит летучую мышь, не менее 30 м. Если мышь далеко, бабочка стремится уклониться от встречи с ней, если же близко, — начинает делать резкие повороты в воздухе или складывает крылья и падает на землю. Адаптивное значение этих рефлекторных реакций очевидно: они позволяют бабочке избежать нападения хищника — летучей мыши.

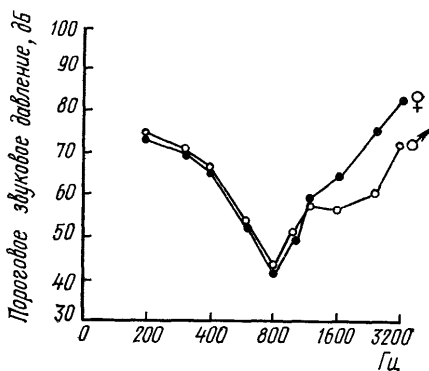


Рис. 127. Частотно-пороговые характеристики тимпанальных органов самца и самки цикады *Cystosoma saundersii* (по Young, Hill, 1977)

ТЕРМОРЕЦЕПТОРЫ И ГИГРОРЕЦЕПТОРЫ

Основными *терморцепторами* насекомых являются трихонидные, базиконические и целоконические сенсиллы, расположенные на разных участках тела, но, главным образом, на антеннах. Насекомые, как и позвоночные, снабжены отдельными рецепторами для восприятия холода и тепла.

Холодовые рецепторы обычно представлены трихоидными сенсиллами; у пчел они находятся на антеннах, у тараканов — на антеннах и кончиках лапок, а у гусениц — на антеннах и максиллярных щупиках. В холодовом рецепторе частота нервных импульсов повышается при снижении температуры (рис. 128). У таракана *Periplaneta americana* импульсный ответ антеннальных рецепторов на понижение температуры носит хорошо выраженный фазовый характер. Чувствительность холодовых рецепторов к адекватным

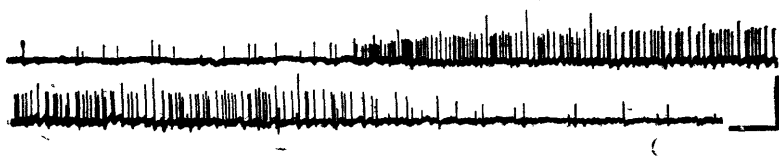


Рис. 128. Электрическая реакция антеннальных рецепторов гусеницы соснового шелкопряда *Dendrolimus pini* на холодовое воздействие (по Schoonhoven, 1967): нижняя осциллограмма — продолжение верхней; холодовое раздражение осуществлялось охлажденной металлической проволокой; калибровка по горизонтали 0,2с; по вертикали 0,5 мВ

раздражениям очень высокая: в антеннальном рецепторе таракана частота импульсов увеличивается с 25 до 50 в 1 с при снижении температуры на 0,5°.

Тепловые рецепторы обычно представлены базиконическими или целоконическими сенсиллами, расположенными на антеннах и максиллярных щупиках. В таком рецепторе импульсная активность возрастает при повышении температуры, причем максимальная чувствительность рецептора к температурным изменениям проявляется в диапазоне 28—30°. Как и в холодовых сенсиллах, реакция рецептора на температурные стимулы носит фазовый характер. В антеннальной целоконической сенсилле комара *Aedes aegypti* обнаружены 2 чувствительные клетки; одна из них реагирует на повышение температуры, другая — на ее понижение. Следовательно, у *A. aegypti* свойства холодовых и тепловых рецепторов сочетаются в одних и тех же сенсиллах.

Гигрорецепторы представлены базиконическими или целоконическими сенсиллами, расположенными на антеннах. У гусениц импульсная активность этих рецепторов подавляется при продувании над антенной сухого воздуха, а в ответ на струю воздуха с относительной влажностью 65% частота импульсов резко увеличивается.

Одна и та же антеннальная сенсилла может функционировать в качестве терморецепторного и гигрорецепторного органа. Например, у палочника *Carausius morosus* на 12-м сегменте антенн находятся своеобразные целоконические сенсиллы, обслуживаемые 3—4 нейронами. Два из этих нейронов реагируют соответственно на снижение и повышение относительной влажности воздуха, а третий нейрон воспринимает действие холода.

КОНТАКТНЫЕ ХЕМОРЕЦЕПТОРЫ И ВКУСОВОЙ АНАЛИЗАТОР

Контактные хеморецепторы насекомых оценивают пригодность субстрата для питания или яйцекладки и составляют периферический отдел вкусового анализатора. Они располагаются на ротовых частях, кончиках лапок, антеннах и яйцекладе. Общее число контактных хеморецепторов у одного насекомого может достигать несколь-

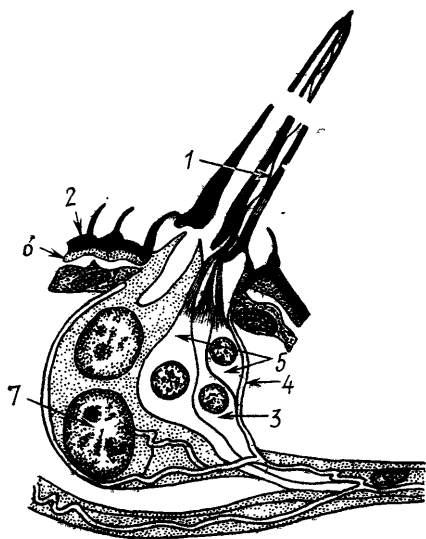


Рис. 129. Схема механохеморецепторной сенсиллы мухи *Phormia regina* (по Dethier, 1955):

1 — дендрит, 2 — кутикула, 3 — механорецепторный нейрон; 4 — трахеола, 5 — хеморецепторные нейроны, 6 — эпидермис, 7 — ядро

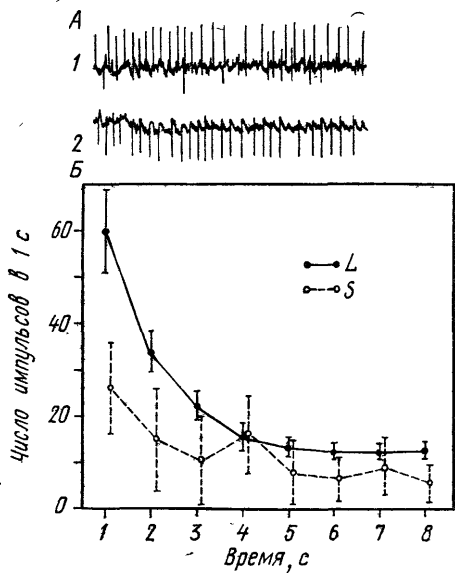


Рис. 130. Потенциалы действия (А) и кривые, иллюстрирующие адаптацию (Б) L- и S-нейронов механохеморецепторной сенсиллы мухи *Phormia regina* (по Hodgson, Roeder, 1956):

1 — потенциалы действия L-нейрона при действии раствора NaCl (2 М), 2 — S-нейрона при действии раствора сахарозы (0,5 М)

ких тысяч. Например, у мухи *Phormia regina* насчитывается более 300 вкусовых сенсилл на ротовом аппарате и 3120 сенсилл на всех шести ногах.

Трихонидные сенсиллы, расположенные на лабеллярных поверхностях хоботка и на кончиках лапок у мух, принадлежат к числу наиболее подробно изученных хеморецепторов насекомых. В типичной для хоботка мухи механохеморецепторной трихонидной сенсилле одна нервная клетка функционирует в качестве механорецептора и обозначается как M-нейрон (рис. 129). Он возбуждается при изгибах волоска так же, как единственный нейрон тактильной сенсиллы (см. с. 196). Дендрит этого нейрона оканчивается у основания волоска. Восприятие химических раздражителей осуществля-

ется хеморецепторными нейронами, посылающими свои дендриты к вершине волоска (рис. 129, 5). Показано, что только кончик волоска чувствителен к химическим стимулам. Здесь находится одно крупное отверстие или большое количество мелких отверстий, через которые молекулы химического агента могут свободно проникать к рецепторной поверхности нейронов. Крупное отверстие на вершине волоска может закрываться под влиянием сухого воздуха или прикосновения к сенсилле. Иногда на вершине волоска обнаруживаются капли вязкой жидкости, выступающей из отверстия.

Как правило в состав вкусовой сенсиллы входят 3 или 4 хеморецепторных нейрона. Один из НИХ реагирует на растворы солей и обозначается как *L-нейрон*. Другой нейрон возбуждается растворами глюкозы, сахарозы и других углеводов; его называют *S-нейроном*. При внеклеточной регистрации потенциалов от интактной трихоидной сенсиллы импульсы *L*- и *S*-нейронов четко различаются по полярности и характеру адаптации при длительном раздражении (рис. 130). Третий хеморецепторный нейрон возбуждается при действии чистой воды; он, следовательно, является водным рецептором и обозначается как *W-нейрон*. В некоторых сенсиллах имеется дополнительный *L₁-нейрон*, который так же, как и *L*-нейрон, реагирует на растворы солей. Полагают, что один из солевых рецепторов (*L*) возбуждается анионами, а другой (*L₁*) — катионами.

При адекватном раздражении любого хеморецепторного нейрона, входящего в состав вкусовой сенсиллы, вначале возникает деполяризационный РП, на фоне которого зарождаются нервные импульсы. Амплитуда РП и частота нервных импульсов в *L*- и *S*-нейронах пропорциональны концентрации соли или сахара в растворе, действующем на кончик волоска. Возбуждение одного хеморецепторного нейрона сопровождается частичным торможением других нейронов, что способствует более четкому выделению воздействующего стимула. Показано, что сахара тормозят активность *L*-нейрона, высокие концентрации солей вызывают заторможенное состояние в *S*-нейроне, а хинин подавляет активность обоих нейронов.

Возбуждение разных нейронов механохеморецепторной сенсиллы вызывает разные пищевые реакции живой мухи. При возбуждении *S*-нейрона регистрируется положительная пищевая реакция, т.е. развертывание хоботка и начало питания. Такая же положительная реакция наблюдается при действии воды или низких концентраций хлористого натрия, возбуждающих *W*- и *L₁*-нейроны. Действие концентрированных растворов соли (0,5—1 М) возбуждает *L*- и *L₁*-нейроны, вызывая отрицательную пищевую реакцию: хоботок свертывается и муха активно противодействует его развертыванию.

Следовательно, нейроны контактного хеморецептора в состоянии обеспечить четкое периферическое разграничение привлекающих и отвергаемых веществ. Привлекающие вещества возбуждают, главным образом, *S*- и *W*-нейроны, а отвергаемые продукты вызывают возбуждение *L*- и *L₁*-нейронов. При восприятии смешанных растворов окончательная судьба пищевой реакции определя-

ется центральной нервной системой, которая интегрирует информацию от различных рецепторов и хеморецепторов. Показано, что при длительном лишении мух воды они начинают принимать растворы солей в более высокой концентрации, но, получив небольшое количество воды, они снова отвергают эти растворы. Трихоидные сенсиллы, снабженные *L*-, *S*-, *W*- и *M*-нейронами, обнаружены не только у мух, но и у многих других насекомых. У гусеницы тутового шелкопряда *Bombux mori* каждая максилла имеет 2 вкусовых сенсиллы — медиальную и латеральную. В составе медиальной сенсиллы обнаружены 2 *L*-нейрона, *W*-нейрон и особая репеллентная хеморецепторная клетка, которая чувствительна к горьким веществам, присутствующим в растениях. В латеральной сенсилле найдены 2 *S*-нейрона, *L*-нейрон и так называемая «инозитольная клетка», реагирующая на алициклические шестиатомные спирты типа инозитола и его производных. Кроме хеморецепторных нейронов, каждая максиллярная сенсилла имеет один механорецепторный нейрон. У других гусениц специализация хеморецепторных нейронов может несколько отличаться, но общий план организации вкусовых сенсилл примерно такой же, как у тутового шелкопряда. Для всех гусениц-олигофагов характерно наличие в контактных хеморецепторах специальных нейронов, воспринимающих действие пищевых аттрактантов и репеллентов.

Хеморецепторные клетки насекомых редко реагируют на искусственные вещества, имитирующие сладкий или горький вкус по отношению к хеморецепторам позвоночных. Например, сахарин не стимулирует *S*-нейроны хеморецепторов и не воспринимается насекомыми как сладкий продукт. Тауматин — белок очень сладкий на вкус для человека, тоже не признается сладким насекомыми. Медоносные пчелы очень мало чувствительны к хинину и некоторым другим горьким соединениям. Следовательно, по оценке вкусовых качеств различных веществ насекомые сильно отличаются от позвоночных.

ДИСТАНТНЫЕ ХЕМОРЕЦЕПТОРЫ И ОБОНЯТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР

Насекомые являются животными-макросматиками, т. е. обладают сильно развитым обонятельным аппаратом. Обоняние помогает им отыскивать пищу или место для яйцекладки, ориентироваться на суше или в воде. Кровососущие насекомые руководствуются обонянием при поисках хозяев. Привлекающее действие человека на самок комара *Anopheles melas* проявляется на расстоянии до 54 м, причем запахи служат для комаров наиболее «дальнодействующими» ориентирами, а с расстояния около 18 м вступают в действие другие ориентирующие факторы — тепло, влажность и визуальные стимулы. У общественных насекомых обонятельные стимулы обеспечивают химическую регуляцию полового созревания и общение между особями одной колонии. Но особенно важную роль играет обоняние в половом поведении насекомых, так как для многих из

них запах полового феромона служит основным средством отыскания, опознания и встречи полов при размножении (см. с. 270).

Восприятие запахов осуществляется дистантными хеморецепторами, которые у насекомых представлены разного рода обонятельными сенсиллами, расположенными на антеннах, а иногда и на околоротовых придатках (максиллярных щупиках). У пчелы *Apis mellifera* чувствительность к запахам исчезает после удаления восьми дистальных члеников обеих антенн, т. е. дистантные хеморецепторы отсутствуют на околоротовых придатках, а также на стебельке антенны и трех первых члениках жгутика (рис. 131). С другой стороны, у кровососущих комаров рецепторы, воспринимающие запах CO_2 , находятся на максиллярных щупиках.

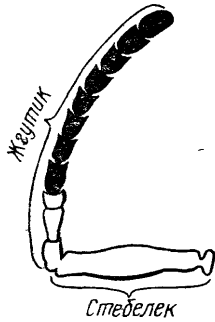


Рис. 131. Антенна медоносной пчелы: зачернены членики жгутика, снабженные обонятельными сенсиллами

У насекомых известно 5 основных типов обонятельных сенсилл. Из них к числу антеннальных рецепторов относятся трихOIDные, базиконические, целоконические и плакоидные сенсиллы, а максиллярные щупики снабжены особыми дистантными хеморецепторами — булавовидными сенсиллами.

ТрихOIDные обонятельные сенсиллы имеют длинный волосок, стенки которого пронизаны многочисленными порами (до 1500—2500 на одном волоске). Каждая сенсилла обслуживается разным числом нейронов — от 2—3 у бабочек до 50—60 у некоторых клопов. В отличие от контактных хеморецепторов трихOIDные обонятельные сенсиллы не имеют механорецепторных клеток. У бабочек они содержат нейроны, избирательно реагирующие на половые феромоны. Поэтому в числе и расположении трихOIDных сенсилл на антеннах чешуекрылых наблюдается явный половой диморфизм. Так, антенна самца непарного шелкопряда *Ocneria dispar* насчитывает примерно 14500 трихOIDных сенсилл, а на антенне самки их число не превышает 590. У бабочек семейства Saturniidae трихOIDные обонятельные сенсиллы имеются только на антеннах самцов и отсутствуют у самок.

Базиконические обонятельные сенсиллы на своей кутикулярной поверхности имеют шиловидный выступ, снабженный порами (рис. 132, А). В полости этого выступа находятся многочисленные разветвления дендритов. Обычно базиконические обонятельные сенсиллы имеют от 2 до 5 нейронов; только у прямокрылых и палочников их бывает значительно больше (рис. 132, А). На каждой антенне гусениц расположены, 3 базиконические сенсиллы: в одной из них 4 нейрона, в другой — 5, в третьей — 7. У жука-мертвоеда *Necrophorus sp.* найдены антеннальные базиконические сенсиллы, снабженные одиночными нейронами. Общее число базиконических сенсилл на антенне может быть очень большим и, например, у слепня *Tabanus bromius* оно достигает 65 000. Иногда базиконические сен-

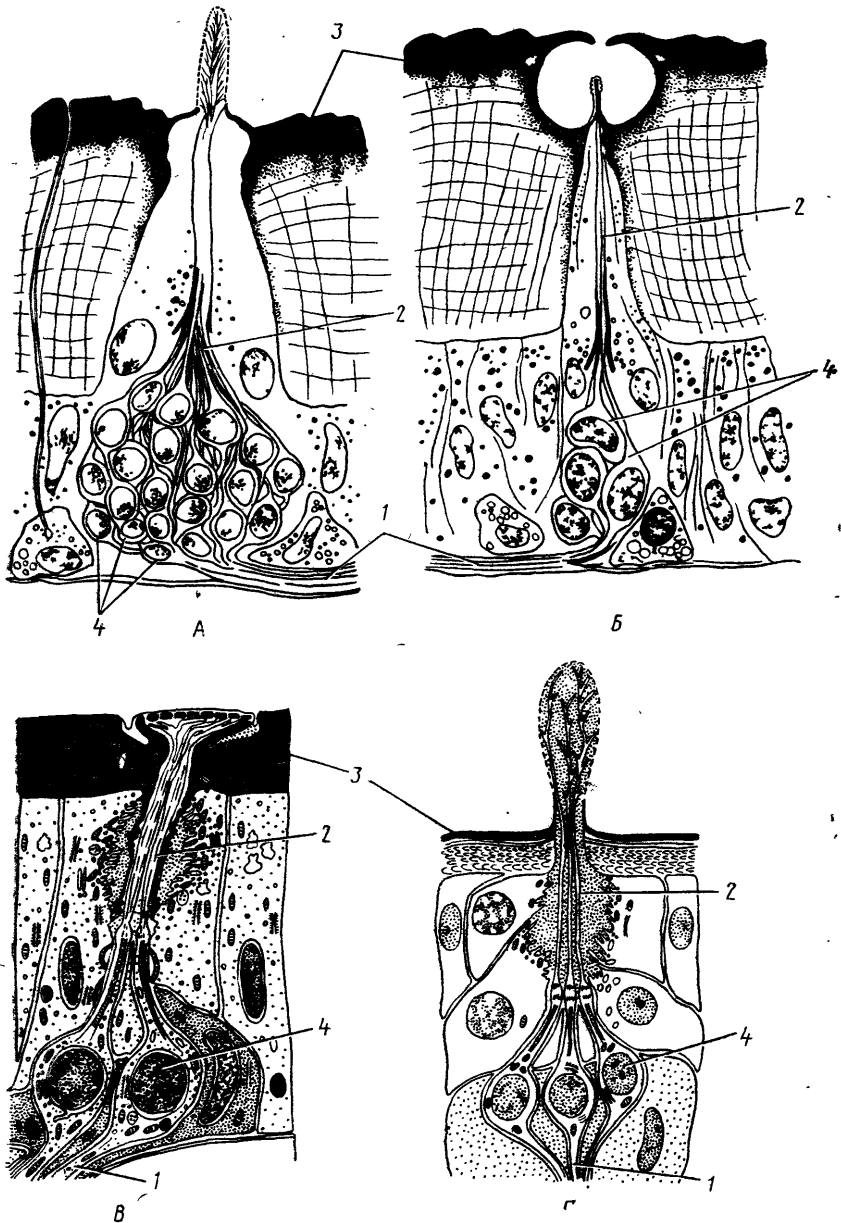


Рис. 132. Некоторые типы обонятельных сенсилл насекомых (по В. П. Иванову, 1966; Ю. А. Елизарову; С. Ю. Чайке, 1972; Slifer et al., 1959):

А — базиконическая сенсилла на антеннах саранчи; Б — целоконическая сенсилла на антеннах саранчи; В — плакоидная сенсилла на антеннах жука-плавунца; Г — булабовидная сенсилла на максиллярных щупиках комара; 1 — аксоны, 2 — дендриты, 3 — кутикула, 4 — хеморецепторные нейроны

силлы образуют крупные скопления на члениках антенн. У дневных бабочек такие скопления сенсилл располагаются на рецепторных полях, окруженных валиками кутикулы, а у мух они погружены в специальные обонятельные ямки.

Целоконические обонятельные сенсиллы представляют узкие желобчатые конусы, погруженные в кутикулу (рис. 132, Б). Стенки конуса пронизаны порами, а на его вершине расположено небольшое отверстие. Каждая целоконическая сенсилла иннервируется 3—5 чувствительными клетками, дендриты которых направляются к вершине конуса. Антеннальные рецепторы этого типа способны реагировать не только на запахи, но и на температурные воздействия или изменения влажности (см. с. 209). Общее число целоконических сенсилл на антенне невелико: у слепней (Tabanidae) и у бабочек-сатурний (Saturniidae) оно не превышает 400—460.

Плакоидные сенсиллы обнаружены на антеннах равнокрылых, жесткокрылых, ручейников и перепончатокрылых. Их воспринимающая поверхность представлена кутикулярной пластинкой, пронизанной порами (рис. 132, В). У пчелы *Apis mellifera* плакоидная сенсилла обслуживается 12—18 нейронами, а у жука-плавунца *Acilius sulcatus* и у ручейника *Fresenia messa* в этой сенсилле имеется только 2 нейрона. Число плакоидных сенсилл на одной антенне достигает 6000 у рабочей пчелы и 30 000 у трутня.

Булавовидные сенсиллы находятся на дистальных члениках максиллярных щупиков у комаров (Culicidae), москитов (Phlebotomidae) и слепней (Tabanidae). Восприятие химических раздражителей в такой сенсилле осуществляется через тонкостенный вырост кутикулы, перфорированный мелкими порами (рис. 132, Г). Каждая сенсилла иннервируется 2—4 чувствительными клетками. Число сенсилл на одном максиллярном щупике варьирует от 30 до 300. Электрофизиологическими опытами доказано, что нейроны булавовидных сенсилл реагируют на действие CO_2 .

В любой обонятельной сенсилле восприятие запаха начинается с возникновения деполяризационного или гиперполяризационного РП. Как правило, деполяризационный РП регистрируется при действии пахучих веществ, привлекающих насекомых (дистантных аттрактантов). Появление этого потенциала приводит к повышению частоты нервных импульсов в аксонах (рис. 133, А, Б). Гиперполяризационный РП обычно возникает при действии пахучих веществ отпугивающих насекомых (дистантных репеллентов). Появление этого потенциала приводит к торможению хеморецепторных нейронов и снижению частоты или полному подавлению импульсов в аксонах (рис. 133, В). Амплитуда РП обонятельной сенсиллы пропорциональна концентрации пахучего вещества. Увеличение амплитуды РП сопровождается адекватным повышением (при деполяризации) или снижением (при гиперполяризации) импульсной активности нейронов.

Суммарная реакция обонятельных сенсилл на различные запахи может быть оценена по предложенному Шнейдером (Schneider,

1957) методу регистрации *электроантеннограммы* (ЭАГ). Если к дистантному и проксимальному концам антенны присоединить электроды, то при продувании струи воздуха с парами пахучего вещества удается записать ЭАГ в виде отрицательного (деполяризационного) или положительного (гиперполяризационного) отклонения потенциала (рис. 134). Запахи, привлекающие насекомых,

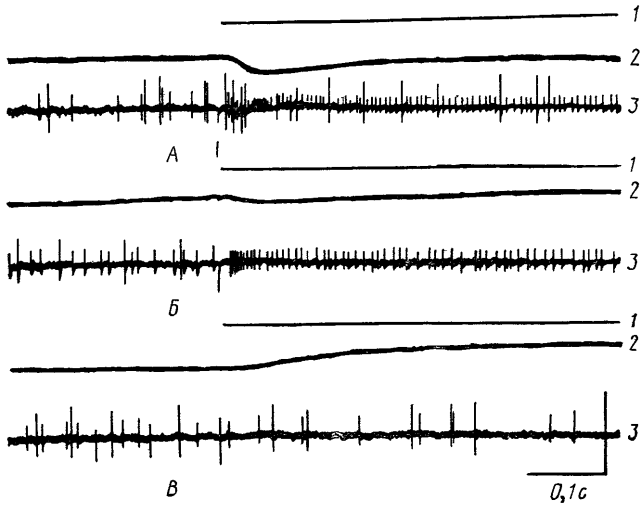


Рис. 133. Электрические реакции базиконической обонятельной сенсиллы на антеннах самца бабочки *Antheraea pernyi* (по Schneider, 1969):

ответы на раздражение гераниолом (А), фенилацетатом (Б), запахом гвоздичного масла (В); 1 — отметка раздражения, 2 — рецепторный потенциал (отклонение вниз соответствует деполяризации, отклонение вверх — гиперполяризации), 3 — импульсная активность; калибровка 5 мВ для рецепторного потенциала, 0,5 мВ для импульсной активности

вызывают отрицательную ЭАГ. Показано, что отрицательная ЭАГ регистрируется у самцов чешуекрылых в ответ на запах полового феромона, а у пчел — в ответ на привлекающие запахи мятной эссенции и анисового масла (рис. 134, В, Д). Положительная ЭАГ возникает при действии запахов, отпугивающих насекомых, например, при восприятии пчелами запаха муравьиной кислоты (рис. 134, Е). Амплитуда отрицательной и положительной ЭАГ возрастает увеличением концентрации пахучего вещества.

На уровне дистантного хеморецептора происходит первичная дифференцировка обонятельных раздражителей. Этой дифференцировке способствует существование двух типов рецепторных нейронов: генералистов и специалистов. *Нейроны-генералисты* отвечают на широкий набор соединений, но обычно обладают невысокой чувствительностью к запахам. *Нейроны-специалисты*, реагируют возбуждением только на одно соединение или на несколько родственных химических соединений. Они часто проявляют очень высокую

чувствительность к адекватным обонятельным раздражениям. Нейроны-специалисты настроены на восприятие пахучих веществ, имеющих важное биологическое значение и запускающих определённые поведенческие реакции (половые феромоны, пищевые аттрактанты и репелленты, углекислый газ).

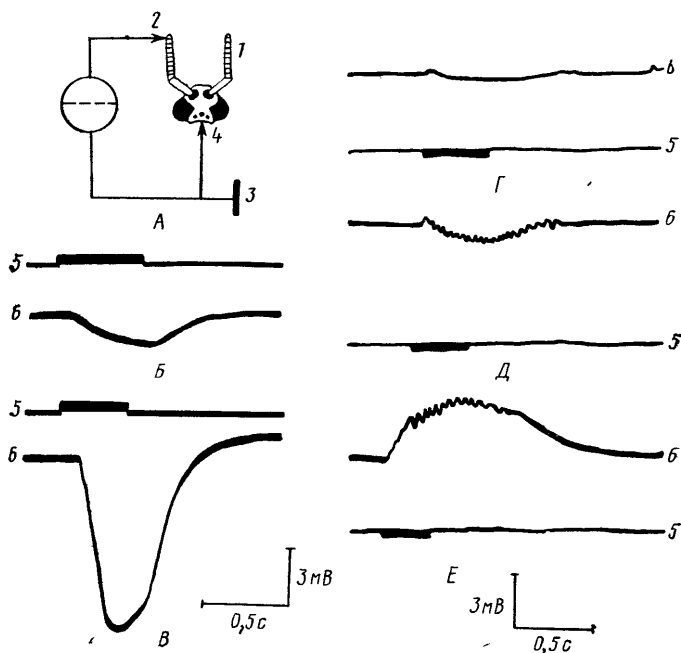


Рис. 134. Электроантеннограммы (ЭАГ) медоносной пчелы *Apis mellifera* при действии привлекающих и отпугивающих запахов (по Нариманяну, 1971):

A — схема расположения электродов при регистрации ЭАГ; *B* — раздражение антенны воздухом без запаха (контроль); *B* — воздух + мятная эссенция (привлекающий запах); *Г* — воздух без запаха (контроль); *Д* — воздух + анисовое масло (привлекающий запах); *Е* — воздух + муравьиная кислота (отпугивающий запах); 1 — антенна, 2 — активный электрод, 3 — заземление, 4 — индифферентный электрод, 5 — отметка раздражения, 6 — ЭАГ

В трихоидных сенсиллах, расположенных на антеннах самца дубового шелкопряда *Antheraea pernyi*, находятся 3 нейрона; 2 из них отвечают на запахи фенилацетата, терпинеола, изосафлора и других веществ (см. рис. 133, *A*, *B*). Третий нейрон отвечает только на запах полового феромона. Следовательно, в одной обонятельной сенсилле дубового шелкопряда объединены 2 нейрона-генералиста и 1 нейрон-специалист.

Функциональные свойства нейронов-специалистов наиболее подробно изучали на примере восприятия бомбикола¹ — полового

¹ Формула этого соединения приводится на с. 271.

феромона, который выделяется самками тутового шелкопряда *Bombyx mori*. Нейроны, воспринимающие запах бомбикола, находятся в двухнейронных трихоидных сенсиллах на антеннах самцов этого же вида. Для возбуждения нейрона-специалиста достаточно одной молекулы феромона, и при низких его концентрациях нейроны работают как счетчики одиночных молекул. Таким образом, у самцов тутового шелкопряда обонятельные сенсиллы достигают теоретически возможного предела чувствительности: 1 молекула пахучего вещества в состоянии вызвать 1 импульс нейрона. Поведенческий ответ самца в виде характерного дрожания крыльев возникает при возбуждении примерно 200 нейронов. Специфичность нейронов по отношению к бомбиколу довольно высокая и к ближайшим его изомерам хеморецепторы в 100 — 1000 раз менее чувствительны.

Восприятие химических агентов рецепторными нейронами предполагает наличие в дендритах специальных акцепторов, устанавливающих тесную связь с молекулами раздражителя или с их функциональными группами. По-видимому, такими акцепторами служат белки, входящие в состав цитоплазматической мембраны дендрита. Из антенн самцов дубового шелкопряда *Antheraea pernyi* был выделен белок, который, возможно, функционирует в качестве акцептора молекул полового феромона.

Аксоны нейронов, находящихся в обонятельных рецепторах антенн, собираются вместе и образуют чувствительный корешок антеннального нерва, который направляется в дейтоцеребрум. Многие клетки дейтоцеребрума дают импульсные реакции на запаховые раздражители. Среди этих клеток наибольшее внимание исследователей привлекают нейроны, реагирующие на запах полового феромона (рис. 135). На другие запахи они дают очень слабую реакцию. Очевидно, в нервной системе насекомых существуют изолированные пути для проведения возбуждения от нейронов-специалистов к ассоциативным и двигательным клеткам. Детальное изучение этих путей позволит расшифровать всю систему переноса и переработки информации, передаваемой феромонами и другими биологически активными пахучими веществами.

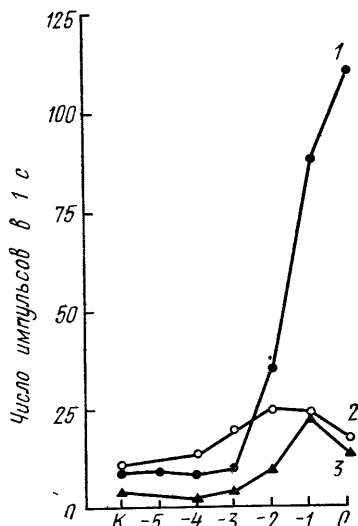


Рис. 135. Импульсная реакция одиночного нейрона, расположенного в дейтоцеребруме таракана *Periplaneta americana* при раздражении обонятельных сенсилл запахом полового феромона самки (1), метилэтилкетона (2) и циклогептанона (3) (по Yamada et. al., 1970):

цифры на шкале абсцисс соответствуют логарифму относительного разведения начальной концентрации вещества, принятой за 0; К — контрольное раздражение рецепторов струей воздуха без запаха

ФОТОРЕЦЕПТОРЫ И ЗРИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР

Насекомые обладают тремя типами органов зрения — фасеточными глазами, латеральными и дорсальными глазками (рис. 136). Фасеточный глаз состоит из большого числа фоторецепторов-омматидиев, а каждый латеральный и дорсальный глазок соответствует отдельному фоторецептору.

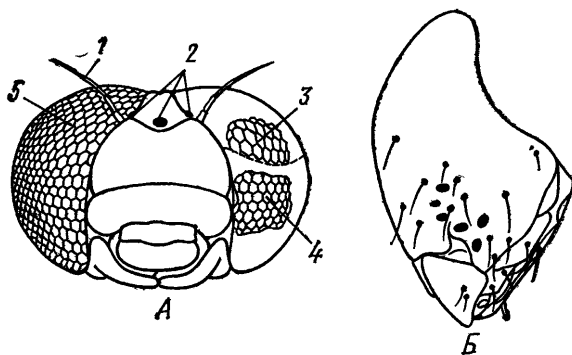


Рис. 136. Органы зрения насекомых (по А. М. Герасимову, 1952; Г. А. Мазохину-Поршнякову, 1965):

А — расположение фасеточных глаз и дорсальных глазков на голове стрекозы *Libellula quadrimaculata*; Б — расположение латеральных глазков на левой половине головы гусеницы древооточца *Cossus cossus*; 1 — антенна, 2 — дорсальные глазки, 3 — крупные фасетки верхней половины глаза, 4 — мелкие фасетки нижней половины глаза, 5 — фасеточный глаз

Латеральные глазки (стеммы) присущи личинкам насекомых, развивающихся с полным превращением. Они располагаются по бокам головы в количестве от одного до 30 с каждой стороны. У гусениц 6 пар глазков расположены так, что каждый из них имеет обособленное, практически независимое поле зрения (рис. 136, Б).

Строение латеральных глазков разнообразно, что, по всей вероятности, свидетельствует о многократном и независимом их происхождении в разных отрядах насекомых. У личинок пилильщиков латеральные глазки сходны с дорсальными глазками, а у гусениц они больше напоминают омматидии фасеточного глаза. Число сенсорных нейронов в одном глазке может достигать несколько тысяч. По-видимому, латеральные глазки личинок пилильщиков не воспринимают форму предметов и реагируют только на перемещения светлых и темных пятен в их поле зрения. Однако гусеницы способны различать предметы по величине, форме и окраске.

Дорсальные глазки (оцелли) встречаются вместе с фасеточными глазами и функционируют в качестве дополнительных орга-

нов зрения. Как правило, они обнаруживаются только у хорошо летающих взрослых насекомых. В типичном случае имеется 3 дорсальных глазка, расположенных в виде треугольника на лобно-теменной поверхности головы (рис. 136, А), но иногда, срединный глазок исчезает и остаются только 2 боковых. Реже встречаются случаи, когда редуцированы только боковые глазки.

Светопреломляющая линза дорсального глазка представляет собой прозрачное двояковыпуклое утолщение кутикулы (рис. 137). Под линзой находятся также прозрачные *корнеагенные клетки* и *сетчатка* (*ретинула*), составленная из *ретинальных сенсорных нейронов* и *пигментных клеток*. По периферии сетчатки располагаются эпидермальные пигментные клетки, защищающие глазок от боковых лучей света.

Короткие отростки ретинальных нейронов собираются вместе и направляются в небольшие *оцеллярные ганглии*, которые располагаются по одному позади каждого глазка (рис. 138). В этом ганглии ретинальные клетки образуют синаптические контакты с ассоциативными нейронами.

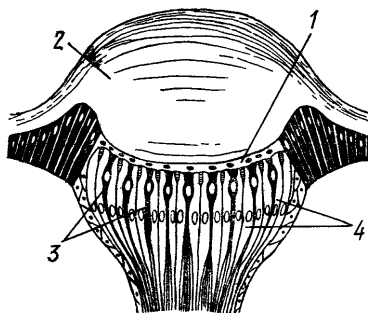


Рис. 137. Схема дорсального глазка (по Weber, 1966):

- 1 — корнеагенные клетки, 2 — линза, 3 — пигментные клетки, 4 — ретинальные нейроны

Постсинаптические волокна направляются в протоцеребрум в составе оцеллярного нерва. Число постсинаптических волокон значительно меньше числа ретинальных нейронов. Например, в оцеллярном ганглии мухи *Boettcherisca peregrina* 70—100 пресинаптических ретинальных волокон сходятся на 4-х толстых и 3—7 тонких постсинаптических волокнах оцеллярного нерва. Таким образом, информация от дорсальных глазков к мозгу передается по сравнительно небольшому числу каналов.

Оптическая система дорсального глазка дает довольно четкое изображение предметов. Но самая удивительная особенность дорсальных глазков заключается в том, что на уровне сетчатки это изображение полностью расфокусировано. Поэтому не может быть и речи о восприятии формы предметов этими глазками. Очевидно, они выполняют какие-то иные функции.

Освещение дорсальных глазков не вызывает поведенческий ответ насекомого. Однако выключение этих рецепторов отражается на поведении и, как правило, приводит к снижению подвижности насекомых. В отсутствие глазков особенно сильно подавляются двигательные реакции, возникающие в ответ на действие света. По-видимому, основная функция дорсальных глазков заключается в оценке абсолютной освещенности и ее изменений. Предполагают, что глазки принимают участие в зрительной ориентации насекомых и в регулировании реакций фототаксиса.

Фасеточные глаза (окули) присущи почти всем взрослым насекомым и личинкам тех насекомых, которые развиваются с неполным превращением. Вторичное исчезновение этих глаз наблюдается у блох и веерокрылых. Число *омматидиев* в фасеточном

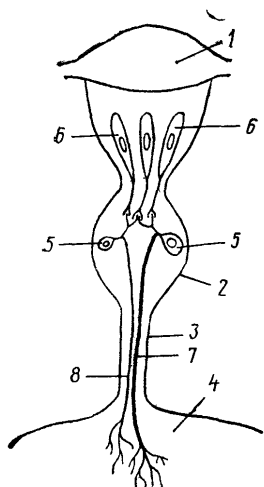


Рис. 138. Схема взаимоотношений нейронов, обслуживающих дорсальный глазок:

1 — линза дорсального глазка, 2 — оцеллярный ганглий, 3 — оцеллярный нерв, 4 — протоцеребрум, 5 — постсинаптические нейроны, 6 — ретинальные нейроны, 7 — толстый аксон постсинаптического нейрона, 8 — тонкий аксон

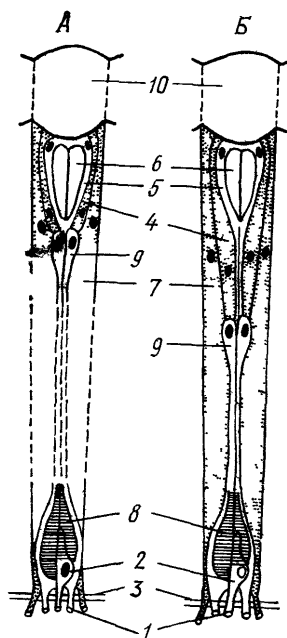


Рис. 139. Схема омматидия в состоянии темновой (А) и световой (Б) адаптации (по Horridge, 1972; Meyer — Rochow, 1972):

1 — аксоны ретинальных клеток, 2 — базальные клетки, 3 — базальная мембрана, 4 — главные пигментные клетки, 5 — земперовы клетки, 6 — кристаллический конус, 7 — побочные пигментные клетки, 8 — рабдом, 9 — ретинальные клетки, 10 — хрусталик

глазе варьирует от нескольких сотен у рабочих муравьев до 28 тыс. у некоторых стрекоз и бабочек.

Светопреломляющий аппарат омматидия представлен *хрусталиком* и *кристаллическим конусом* (рис. 139). Кристаллический конус образован *Земперовыми клетками*. Две корнеагенные клетки, образующие хрусталик, входят в состав светоизолирующего аппарата и получают название *главных пигментных клеток*. Пигментная изоляция дистального участка омматидия обеспечивается также несколькими ирисовыми клетками, которые часто называют *побочными пигментными клетками*.

В цитоплазме всех клеток светоизолирующего аппарата находятся

гранулы светозащитных пигментов — оммохромов и птеринов. У некоторых, преимущественно ночных, насекомых в побочных пигментных клетках наблюдаются *ретиномоторные явления* — перемещения гранул пигмента в зависимости от интенсивности освещения, времени суток и других причин. С ретиномоторными явлениями связана адаптация фасеточных глаз. Во время темновой адаптации пигментные гранулы перемещаются к вершине клетки, открывая доступ в омматидах не только параллельным, но и боковым лучам света (рис. 139, А). При этом чувствительность омматида к световым раздражениям значительно увеличивается, и фасеточные глаза приспособляются к условиям умеренного освещения. Во время световой адаптации гранулы пигмента перемещаются от вершины к основанию клетки и равномерно распределяются по цитоплазме (рис. 139, Б). При этом чувствительность омматида к световым раздражениям снижается, и глаза приспособляются к условиям яркого (дневного) освещения. Адаптация фасеточных глаз основывается не только на ретиномоторных явлениях, но и на некоторых физических, фотохимических и нейрональных процессах, протекающих в фоторецепторах.

Светочувствительной единицей омматидия служит *ретинаяльная (зрительная) клетка*, представляющая униполярный нейрон с коротким аксоном (рис. 139). В каждом омматидах имеется несколько (обычно 8—9) ретинаяльных клеток, расположенных по кругу, подобно долькам апельсина. Одна или две клетки располагаются вне общей группы и смещаются к базальной мембране, подстилающей дно глаза. Они называются *базальными клетками*. Ретинаяльные нейроны образуют единый цилиндрический пучок — *ретинулу*. В центре этого пучка находится *рабдом* — продукт выделения ретинаяльных клеток, состоящий из отдельных рабдомеров. Каждый рабдомер сложен большим количеством микроскопических трубочек — *микровилл* (рис. 140). В этих трубочках находятся *зрительные пигменты*, поэтому первоначальные фотохимические процессы рецепции света осуществляются в рабдомерах.

Восприятие света фоторецепторами насекомых основано на его поглощении зрительными пигментами, состоящими из белка опсина и красящего вещества ретиналя (альдегида витамина А). В темноте ретиналь соединяется с опсином, образуя лабильный хромопротеиновый комплекс. На свету этот комплекс распадается, что и вызывает возбуждение ретинаяльных клеток. Обычно в фоторецепторах обнаруживаются 2—3 зрительных пигмента, различающихся по спектральной чувствительности. По данным микроспектрофотометрии в рабдомерах фасеточных глаз бражника *Deilephila elpenor* содержится 3 зрительных пигмента, имеющих максимумы поглощения в ультрафиолетовой, синей и зеленой частях спектра. В основе всех этих пигментов лежит комплекс ретиналя с опсином, а различия между ними обусловлены какими-то вариациями в первичной структуре и физико-химических свойствах опсина. Набор зрительных пигментов фасеточного глаза определяет особенности цветового зрения насекомых (см. с. 231).

Аксоны ретинаяльных нейронов направляются в парные зрительные доли протоцеребрума. В каждой зрительной доле имеются 3 ассоциативных центра (рис. 141). Аксоны большинства ретинаяльных клеток оканчиваются в первом ассоциативном центре и только аксоны базальных клеток проходят во второй центр. Все

3 центра представляют достаточно сложные нервные массы, осуществляющие последовательную переработку зрительной информации.

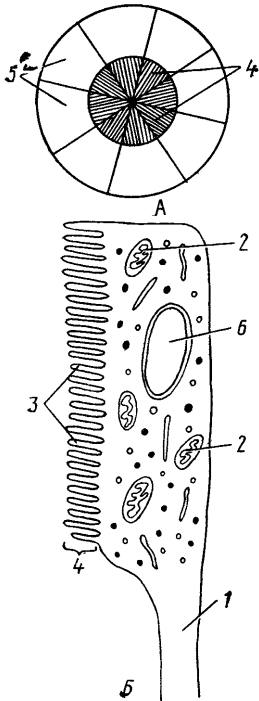


Рис. 140. Схема ретиальных клеток омматидия:

A — расположение ретиальных клеток на поперечном срезе через омматидий; *Б* — организация ретиального нейрона; 1 — аксон, 2 — митохондрии, 3 — микровиллы, 4 — рабдом, 5 — ретиальные нейроны, 6 — ядро

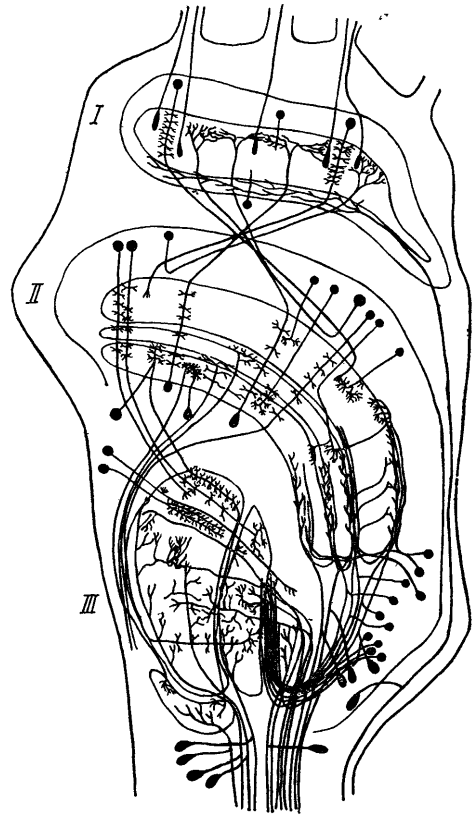


Рис. 141. Схематическое изображение нейрональных связей в зрительной доле протоцеребрума у личинки стрекозы *Aeschna sp.* (по А. А. Заварзину, 1952):

I, II, III — первый, второй и третий ассоциативные центры

При освещении омматидия в каждом его нейроне возникает деполяризационный РП, представляющий большое плато с первоначальным пикообразным выбросом. Амплитуда этого потенциала увеличивается с повышением яркости света (рис. 142). Поскольку ретиальные нейроны относятся к безимпульсным нейронам, РП выполняет функции рецепторного сигнала, передающего зрительную информацию в мозг без участия бездекрементных ПД. Короткие аксоны ретиальных нейронов обеспечивают возможность электротонической передачи градуального возбуждения от фоторецепторов в нервные центры.

При отведении электрической активности всего глаза или большой группы омматидиев РП возбужденных ретинальных нейронов суммируются в единую *электроретинограмму* (ЭРГ).

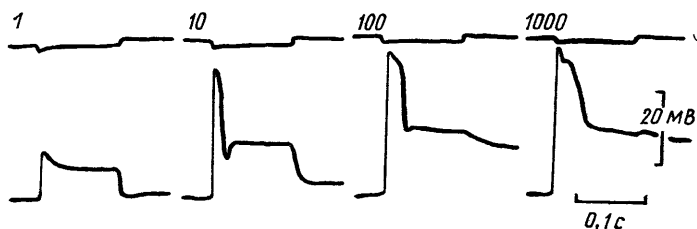


Рис. 142. Рецепторные потенциалы при разной интенсивности освещения омматидия у стрекозы *Lestes sp.* (Naka, 1961):

над рецепторными потенциалами — отметка раздражения и нулевая линия мембранного потенциала; цифры — интенсивность освещения в относительных единицах

У большинства насекомых ЭРГ представляет однофазное отрицательное отклонение потенциала, сохраняющееся на все время засвета омматидиев (рис. 143, А, Б). Однако у мух и у некоторых

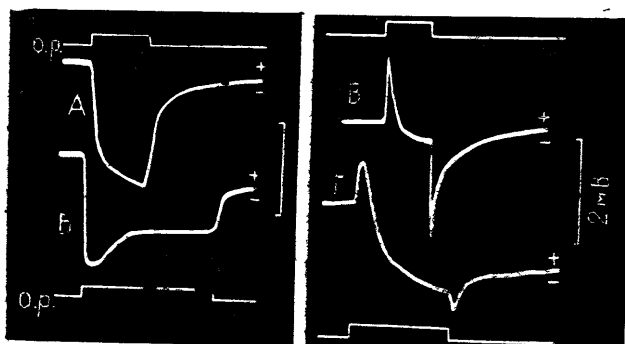


Рис. 143. Электроретинограммы фасеточных глаз насекомых (по Г. А. Мазохину-Поршнякову, 1965):

А — жужелица *Brosicus cephalotes*; Б — комар *Anopheles maculipennis*; В — муха *Calliphora erythrocephala*; Г — бабочка-конопяд *Casmothricha potatoria*; о. р. — отметка раздражения

ночных бабочек регистрируется двухфазная ЭРГ с быстрым положительным колебанием при включении света и таким же быстрым, но отрицательным колебанием, при его выключении (рис. 143, В, Г). Однофазная ЭРГ складывается из РП омматидиев, а в формировании двухфазной ЭРГ принимают участие зрительные доли протоцеребрума. Поэтому после стрихнинного отравления зрительных долей двухфазная ЭРГ превращается в однофазное колебание потенциала.

В ответ на освещение фасеточного глаза мелькающим светом возникают флуктуации ЭРГ, соответствующие отдельным вспышкам (рис. 144, А, Б). Критическая частота мельканий, при которой эти флуктуации полностью сливаются (как на рис. 144, В), у большинства насекомых составляет от 40 до 80 вспышек в 1 с, но в фасеточных глазах мух, имеющих двухфазную ЭРГ, она превышает 200 вспышек. Такая высокая критическая частота мельканий может рассматриваться как специальная адаптация к восприятию быстро сменяющихся зрительных образов во время полета мухи.

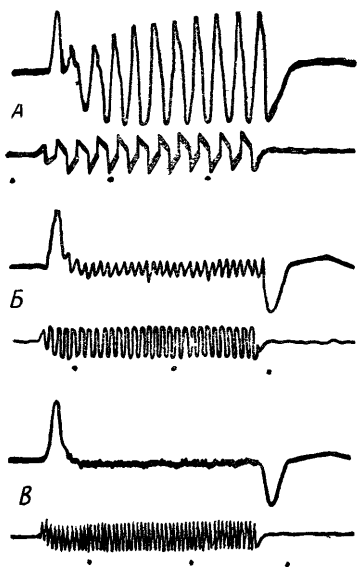


Рис. 144. Электроретинограмма фасеточного глаза мухи *Calliphora erythrocephala* при мелькающем свете (по Autrum, 1958)

верхние кривые — ЭРГ, нижние — отметка раздражения (мелькающий свет с частотой А — 47, Б — 133 и В — 246 вспышек в 1 с), точки — отметка времени 0,1 с

РП и ЭРГ отражают первичную реакцию омматидиев на световое раздражение. Более сложная обработка зрительной информации осуществляется в нервных центрах, связанных с фасеточными глазами. Эта обработка в первую очередь направлена на выделение признаков, необходимых для опознания различных объектов внешнего мира. В зрительных долях протоцеребрума найдены ассоциативные нейроны, избирательно реагирующие на такие параметры зрительного стимула, как его размер, форма, характер движения и окраска. Такие нейроны являются узкоспециализированными *детекторами зрительных раздражений*. В ассоциативных центрах многих насекомых существуют детекторные нейроны, чувствительные к движению объектов только в каком-либо одном направлении, причем движение в противоположную сторону не возбуждает

их или даже тормозит спонтанную импульсацию. В мозге некоторых дневных бабочек найдены такие нейроны, которые возбуждаются только при движениях объектов одного цвета. Детекторные нейроны, выделяющие определенные параметры зрительных раздражителей, могут запускать врожденные или приобретенные поведенческие реакции насекомых. У бабочек чувствительные к цвету детекторы движения участвуют в запуске пищевого поведения, проявляющегося в поисках пищи на окрашенном фоне. У пластинчатоусых жуков (*Scarabaeidae*) детекторные нейроны зрительных долей управляют оптомоторными реакциями возникающими в ответ на быстрое перемещение светлых и темных полос перед фасеточными глазами.

ЗРЕНИЕ И ЗРИТЕЛЬНАЯ ОРИЕНТАЦИЯ НАСЕКОМЫХ

В фасеточных глазах зрительные образы формируются из множества точечных изображений, создаваемых отдельными омматидиями. Общий зрительный образ складывается из столько точек, сколько омматидиев обращено к рассматриваемому предмету. Иными словами, *острота зрения* насекомых зависит от угловой плотности омматидиев: она тем выше, чем больше омматидиев приходится на единицу выпуклой поверхности глаза. Максимальная острота зрения насекомого обычно хорошо совпадает с удвоенным угловым расстоянием между оптическими осями соседних омматидиев (табл. 114).

Фасеточный глаз может различить 2 светящиеся точки (увидеть сами точки и темный промежуток между ними) в том случае, если их изображения попадают на 2 омматидия, разделенные хотя бы одним промежуточным омматидием (рис. 145, А). Изображения 2 точек, попадающие на соседние омматидии, сливаются в одно светящееся пятно (рис. 145, Б).

Фасеточные глаза не обладают *способностью к аккомодации* и не приспособляются к зрению на разных расстояниях. Поэтому насекомых можно назвать «крайне близорукими» животными. У них выявляется обратная пропорциональная связь между расстоянием до рассматриваемого объекта и числом различимых деталей: чем ближе объект, тем больше деталей видит насекомое.

О способности фасеточных глаз воспринимать *форму предметов* можно судить по некоторым поведенческим реакциям насекомых. Мухи, пчелы и дневные бабочки спонтанно (без обучения) предпочитают садиться на фигуры с более сложным контуром, явно отличая их от таких простых фигур, как круг, квадрат или треугольник. Используя метод дрессировки медоносных пчел *Apis mellifera* на различение простых и сложных фигур, Герц (Hertz, 1935) пришла к заключению, что при восприятии формы пчелы оценивают не реальный абрис фигуры, а степень ее расчлененности. На рис. 146 показаны примеры фигур, которые предъявлялись пчелам в опытах Герца. Оказалось, что пчелы легко научаются отличать любую фигуру из ряда А от любой фигуры из

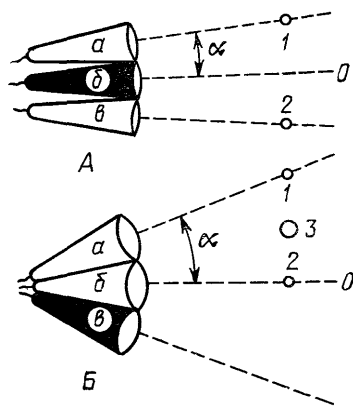


Рис. 145. Зависимость остроты зрения фасеточного глаза от угловой плотности омматидиев (по Г. А. Мазохину-Поршнякову, 1965).

А — глаз разрешает (видит порознь) точки 1 и 2, Б — глаз с меньшей плотностью омматидиев те же точки 1 и 2 не разрешает, они сливаются в пятно 3, а, б, в — отдельные омматидии (выделены светлым — одинаково возбужденные), о — оптическая ось омматидия, α — угловое расстояние между соседними омматидиями

Таблица 14. Сопоставление остроты зрения насекомых с угловым расстоянием между соседними омматидиями фасеточных глаз у разных видов насекомых (по Hecht, Wolf, 1929; Gavel, 1939; Hassenstein, 1951; Autrum, 1961)

Насекомые	Удвоенное угловое расстояние между соседними омматидиями, °	Острота зрения, °
Жук-долгоносик <i>Chlorophanus viridis</i>	7	7
Пчела <i>Apis mellifera</i>	0,9	0,98
Муха <i>Calliphora erythrocephala</i>	2,4	2
Муха <i>Drosophila melanogaster</i>	4,5	5

ряда *Б*, но дрессировка на различение двух фигур в пределах одного ряда оказалась безуспешной. Эту особенность зрения насекомых обычно объясняют тем, что фасеточные глаза воспринимают графические свойства



Рис. 146. Примеры фигур, использованных в опытах по восприятию формы медоносными пчелами

A — компактные, *Б* — расчлененные

предметов только как последовательность возбуждений одних и тех же омматидиев.

Вывод об ограниченной способности пчел к восприятию формы вошел во все основные руководства по физиологии насекомых. Однако Г. А. Мазохин-Поршняков и Т. М. Вишневецкая (1965) доказали ошибочность этого вывода. В опытах Герц пчелы не различали простые геометрические формы не из-за недостатка способности к различению формы, а из-за крупных размеров тестовых фигур: с относительно больших расстояний все фигуры

ряда *A* воспринимались пчелами как компактные темные пятна, а подлетая ближе, пчелы не могли «охватить взглядом» каждую фигуру и, следовательно, увидеть ее контур. Используя более мелкие контурные фигуры (площадью от 0,8 до 50 см²) при длительном обучении, можно научить пчел отличать круг от квадрата. Форму сплошных фигур пчелы опознают значительно хуже, чем контурных, и только при условии если их площадь около 3 см². Следовательно, насекомые способны оценивать форму предметов не только по последовательности возбуждения одних и тех же омматидиев, но и по одновременной картине возбуждения разных рецепторов.

Для восприятия формы насекомыми необходимо, чтобы на небольших расстояниях очертания рассматриваемых объектов вмещались в поле зрения фасеточного глаза.

Для многих насекомых зрительные стимулы являются важнейшим *средством ориентации*. Свет может служить признаком открытого пространства, за которым нет препятствий к свободному полету. Пользуясь светом, как сигналом простора, насекомые

находят условия среды, в наибольшей степени соответствующие их физиологическому состоянию. Насосавшаяся крови самка комара проявляет отрицательный фототаксис и стремится от света в темноту, потому что для переваривания крови ей необходимо отыскать укрытое от ветра убежище с повышенной влажностью. Наоборот, после переваривания крови самка комара проявляет положительный фототаксис: она стремится к свету, сигнализирующему о выходе из убежища в свободное пространство, где можно найти подходящий водоем для откладки яиц. Хорошо известное явление прилета ночных и сумеречных насекомых на горящую лампу, по-видимому, тоже основывается на использовании света как признака открытого пространства.

Замечательная особенность членистоногих (насекомых, ракообразных и пауков) — это способность ориентироваться по плоскости поляризации света. При такой ориентации поляризация света, воспринятая фоторецепторами, позволяет определить положение солнца на небе, даже когда оно скрыто облаками. Для медоносных пчел *Apis mellifera* солнце основной компас, по которому они ориентируются в пространстве.

Как известно, у пчел существуют 2 основные формы мобилизационного танца. Круговой танец пчелы совершают при расположении корма вблизи улья, а виляющий — при удалении взятка на расстояние более 100 м. Влияющий танец состоит из холостых и прямолинейных пробегов. Направление прямолинейного пробега пчелы относительно вертикали соответствует направлению полета к источнику взятка по отношению к положению солнца (рис. 147). Следовательно, восприятие поляризованного света служит для мобилизованных пчел важным источником информации о местонахождении корма. Полету пчелы по направлению к солнцу соответствует движение вверх во время исполнения прямолинейной части виляющего танца (рис. 147, А). Отклонение от этого курса на 40° влево влечет за собой такое же отклонение от вертикального направления в танце пчелы (рис. 147, Б).

О способности насекомых реагировать на поляризацию света можно судить по изменениям их поведения и электрической реакции глаз при поворотах плоскости поляризации света. Предполагается, что поляризация света оценивается на уровне рабдомеров. В силу определенной ориентации молекул зрительного пигмента в клеточной мембране, рабдомеры приобретают способность поглощать свет, поляризованный вдоль микровилл, в 2 раза сильнее, чем при поперечной ориентации. Базальные ретинальные клетки фасеточного глаза проявляют максимальную чувствительность к плоскости поляризации света; они служат главными детекторами поляризации.

Цветовое зрение насекомых основано на использовании двух или трех светоприемников, различающихся по спектральной характеристике. Под *светоприемником* понимают определенный тип фоторецепторов со специфическим зрительным пигментом. Спектральная чувствительность светоприемника определяется свойст-

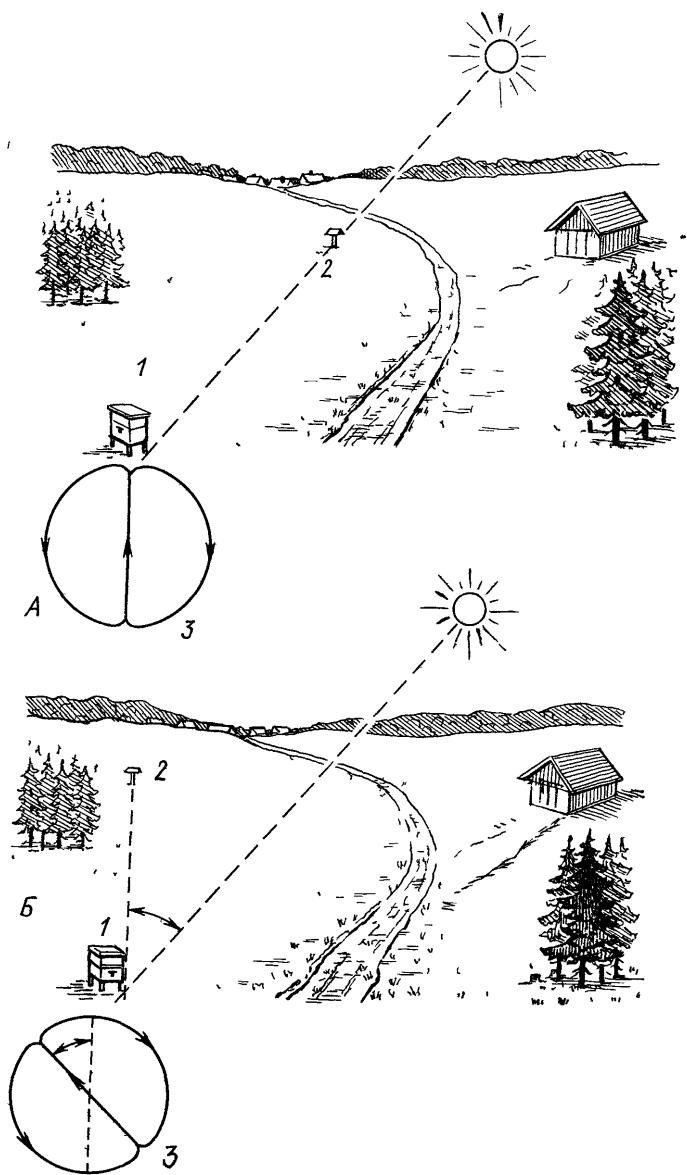


Рис. 147. Указание направления медоносными пчелами посредством виляющего танца на вертикальной поверхности (по Frisch, 1956):

А — цель находится в направлении прямо на солнце, и прямолинейный пробег танца ориентирован прямо вверх, *Б* — цель находится под углом 40° слева от солнца, и направление прямолинейного пробега отклонено на 40° влево от вертикали, 1 — улей, 2 — место кормления, 3 — схема виляющего танца

вами зрительного пигмента и условиями проникновения света к фоторецепторам.

Для различения цветов необходимо присутствие минимум двух светоприемников. Однако фасеточные глаза термитов *Anacantho-*

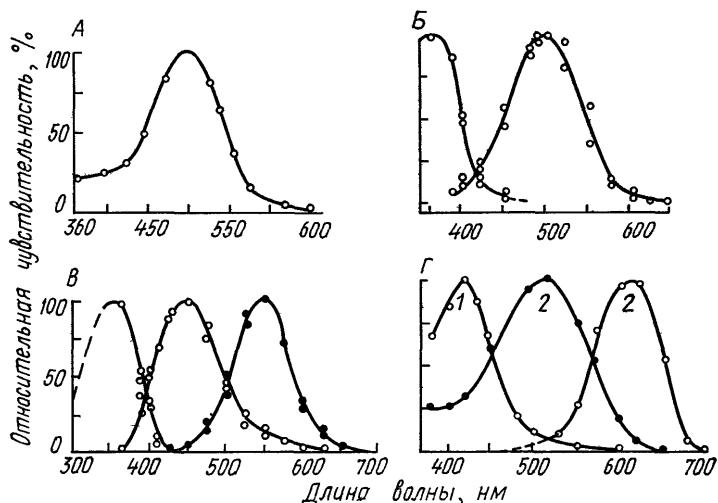


Рис. 148. Кривые спектральной чувствительности светоприемников фасеточных глаз насекомых (по Г. А. Мазохину-Поршнякову, 1959, 1962; Г. А. Мазохину-Поршнякову и др., 1967):

A — крылатые и бескрылые термиты *Anacanthotermes ahngerianus*; *Б* — жуки-бронзовики *Cetonia aurata* и *Potosia metallica*, *В* — шмель *Bombus distinguendus*, *Г* — стрекоза *Libellula quadrimaculata*, 1 — единственный приемник цветнослепой верхней половины глаза, 2 — два приемника в цветоразличающей нижней половине глаза

termes ahngerianus имеют только один светоприемник, поэтому они не способны к цветовому зрению. Максимальная чувствительность единственного светоприемника термитов проявляется при излучениях с длиной волны около 500 нм (рис. 148, *A*). В отличие от термитов муравьи, по-видимому, имеют два светоприемника и способны к цветовому зрению. У жуков-бронзовок тоже обнаружено два светоприемника с максимумами чувствительности около 350 нм и 500 нм (рис. 148, *Б*). Три светоприемника обнаружены в фасеточных глазах пчелиных (пчел и шмелей), бражников и дневных бабочек. Например, у шмеля *Bombus distinguendus* ультрафиолетовый светоприемник проявляет максимальную чувствительность при 365 нм, синий — при 440—450 и зеленый — при 540—550 нм (рис. 148, *В*).

Таким образом, система цветового зрения насекомых может быть *дихроматической* (как у муравьев и жуков-бронзовок) или *трихроматической* (как у пчелиных и некоторых бабочек). Существуют и такие насекомые, которые способны различать цвета только одной (верхней или нижней) половиной фасеточного

глаза. Так, у стрекозы *Libellula quadrimaculata* единственный светоприемник верхней половинки глаза обнаруживает максимум светочувствительности в области 420 нм, а в нижней его половинке найдены 2 светоприемника с пиками чувствительности при 515 и 610 нм (рис. 148, Г). В глазах этой стрекозы цветнослепые верхние омматидии заметно крупнее нижних цветнозрячих омматидиев (см. рис. 136, А).

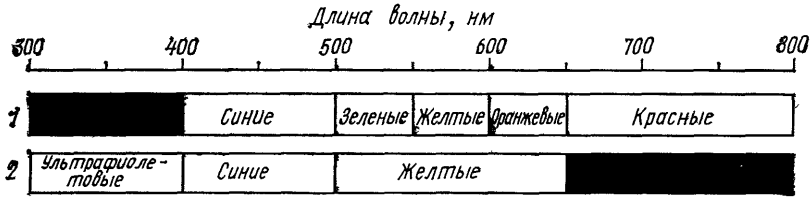


Рис. 149. Сравнение видимого спектра для глаза пчелы (2) и человека (1): зачерненные участки спектров соответствуют невидимым излучениям

Спектр излучений, воспринимаемых и разграничиваемых фасеточными глазами, наиболее подробно изучался у медоносной пчелы *Apis mellifera*. Оказалось, что пчелы могут реагировать на излучения в диапазоне от 300 до 650 нм (рис. 149). В отличие от глаза человека, для которого видимая часть спектра составляет 400—800 нм, глаз пчелы воспринимает ультрафиолетовые лучи (300—400 нм), но не воспринимает красное и дальнее красное излучение (650—800 нм). Высокая чувствительность фасеточных глаз к ультрафиолетовому свету проявляется у всех насекомых. Исключение красных лучей из видимой части спектра не обязательно; например, дневные бабочки и мухи реагируют на красный свет.

Полагают, что в пределах обрисованной выше видимой части спектра (рис. 149) фасеточный глаз пчелы разграничивает 4 основных цвета: 1. Пчелиный желтый (650—500 нм), охватывающий область, в которой глаз человека различает оранжевые, желтые и зеленые лучи. 2. Пчелиный сине-зеленый (500—480 нм), полностью совпадающий с аналогичной областью в спектре, воспринимаемым человеком. 3. Пчелиный синий (480—400 нм), соответствующий синим, голубым и фиолетовым оттенкам в цветовом зрении человека. 4. Ультрафиолетовый (400—300 нм), не воспринимаемый человеком. Однако, как показали исследования Г. А. Мазохина-Поршнякова (1965, 1969), пчелы способны к более точной дифференцировке цветовых оттенков, входящих в какой-нибудь основной цвет. Они могут различать даже такие близкие цвета как желтый и оранжевый или желтый и зеленый.

Поведенческие эксперименты доказали большую сложность и широкие возможности цветового зрения насекомых. Пчелы и другие насекомые-опылители могут увидеть на цветках ультрафио-

летовые рисунки, скрытые от взора человека. Доказана способность пчел различать предметы по их окраске даже в условиях разного освещения, использовать сочетания окрасок в качестве отличительного признака многоцветных объектов и обобщать зрительные образы по таким признакам, как «новизна окраски» или «двухцветность».

Глава девятая

ЭНДОКРИННЫЕ ОРГАНЫ И ГОРМОНЫ

ОСНОВНЫЕ ЭНДОКРИННЫЕ ОРГАНЫ НАСЕКОМЫХ

Эндокринные органы синтезируют, накапливают и выделяют в гемолимфу *гормоны*, регулирующие разнообразные физиологические процессы. Основные эндокринные органы насекомых охватывают нейросекреторные клетки, ретроцеребральный комплекс, перисимпатические органы и проторакальные железы. Несмотря на универсальный характер гормональной регуляции, для каждого гормона можно назвать *мишенные органы*, на которые в первую очередь направлено его действие.

Нейросекреторные клетки находятся в разных ганглиях центральной нервной системы (рис. 150). Вырабатываемые ими гормоны называются *нейрогормонами*. При регуляции развития насекомых важное значение имеют мозговые нейросекреторные клетки, которые выделяют несколько нейрогормонов, в том числе *активационный гормон*, управляющий активностью проторакальных желез (см. с. 236). В мозге некоторых насекомых, таких как прямокрылые и тараканы, насчитывается от нескольких сот до 2000 нейросекреторных клеток, и их количество коррелирует с размерами тела. Для чешуекрылых же характерна строгая стабилизация нейросекреторной системы: мозг всех изученных видов этого отряда имеет почти одинаковый набор из 44—50 нейросекреторных клеток.

Нейросекреторные клетки обнаружены во всех отделах мозга — в прото-, дейто- и тритоцеребруме. Наиболее стабильно положение медиальных и латеральных клеток протоцеребрума. В состав мозга входят разные типы нейросекреторных клеток, различающихся по способности окрашиваться разными красителями. Обычно выделяют 4 типа клеток, которые обозначаются как *A*-, *B*-, *C*- и *D*-клетки. Подразделение нейросекреторных клеток на морфологические типы определяется разнообразием нейрогормонов, поставляемых этими клетками, и разнообразием выполняемых ими функций.

Ретроцеребральный комплекс состоит из двух пар мозговых желез, называемых *кардиальными и прилежащими телами* (*corpora cardiaca* и *corpora allata*, рис. 150). Кардиальные тела располагаются позади мозга и соединяются с ним кардиальными нервами. От кардиальных тел отходят аллалатальные нервы к при-

лежащим телам. Парные кардиальные комиссурой, но нередко они срастаются

в одно непарное образование. У короткоусых двукрылых кардиальные и прилежащие тела сливаются друг с другом и с проторакальными железами в сложную кольцевую железу.

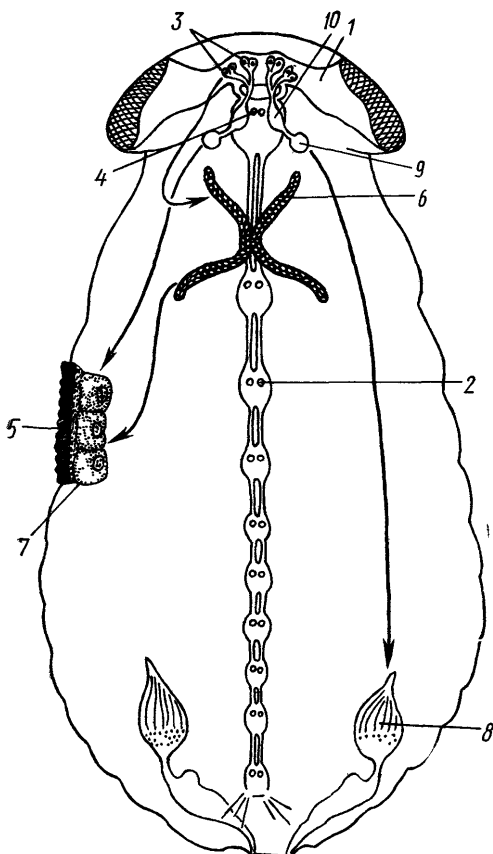


Рис. 150. Схема расположения основных эндокринных и мишеных органов в теле насекомого (по Novak, 1959):

1 — мозг, 2 — нейросекреторные клетки грудных и брюшных ганглиев, 3 — нейросекреторные клетки мозга, 4 — нейросекреторные клетки подглоточного ганглия, 5 — покровы, 6 — проторакальные железы, 7 — эпидермальные клетки, 8 — яичники, 9 — прилежащие тела (*corpora allata*), 10 — кардиальные тела (*corpora cardiaca*); стрелками показано влияние гормонов на мишеные органы при регуляции развития насекомых

нейрогемальным органом у этих насекомых. У чешуекрылых мозговой нейросекрет запасается не только в кардиальных телах, но по аллатальным нервам проникает в прилежащие тела. Основная функция прилежащих тел заключается в синтезе и выделении *ювенильных гормонов*, которые на предимагинальных стадиях задерживают метаморфоз, а у имаго стимулируют развитие гонад

Функции ретроцеребрального комплекса заключаются в запасании материала, поставляемого мозговыми нейросекреторными клетками, и в продукции собственных гормонов, регулирующих обмен веществ, поведение, развитие и размножение насекомых. Органы, запасавшие нейросекреторные продукты и выделяющие их в гемолимфу, называют *нейрогемальными*. У большинства насекомых основными нейрогемальными органами являются кардиальные тела. В них различают 2 зоны: в одной зоне запасаются нейросекреторные продукты, поступающие по кардиальным нервам, а в другой синтезируются собственные нейрогормоны (см. с. 238). В некоторых отрядах насекомых запасавшая функция кардиальных тел полностью или частично утрачивается. Например, у полужесткокрылых нейросекреторный материал, вырабатываемый клетками мозга, проходит через кардиальные тела и накапливается в стенке аорты, которая и служит основным

(см. с. 242). Все железистые клетки прилежащих тел принадлежат к одному типу и, по-видимому, продуцируют только один гормон.

Перисимпатрические органы запасают и выделяют в гемолимфу нейросекрет, поставляемый клетками грудных и брюшных ганглиев. Эти органы располагаются метамерно в ганглиях нервной цепочки; они тесно связаны с системой непарного нерва. Гистологически перисимпатрические органы обнаруживают все признаки нейрогемальных органов.

Проторакальные (вентральные) железы имеют вид парных бесформенных образований или удлинённых тяжей (рис. 150), расположенных на вентральной стороне грудных сегментов, но иногда заходящих и в голову. Основная часть железы заполнена овальными клетками с крупными ядрами, окруженными узкими ободками цитоплазмы. Проторакальные железы считаются основными источниками гормонов, вызывающих линьку насекомых (см. с. 239).

НЕЙРОГОРМОНЫ

Нейрогормоны, выделяемые нейросекреторными клетками насекомых, составляют обширную группу физиологически активных соединений, участвующих в регуляции развития, поведения и обмена веществ (табл. 15). Гормоны этой группы олигопептиды или полипептиды.

Таблица 15. Основные нейрогормоны насекомых

Нейрогормоны	Источники гормонов	Мишенные органы	Регулируемые физиологические процессы
Активационный гормон	Медиальные нейросекреторные клетки протоцеребрума	Проторакальные железы	Линька
Гормон выхода имаго	Нейросекреторные клетки мозга	Ганглии центральной нервной системы	Выход имаго из куколочной шкурки и кокона
Гормон эмбриональной диапаузы	Нейросекреторные клетки под глоточного ганглия	Яичники и яйцеклетки	Диапауза яиц
Бурсикон	Нейросекреторные клетки мозга и других ганглиев	Покровные ткани	Склеротизация кутикулы
Хромактивный гормон	Нейросекреторные клетки тритоцеребрума	Эпидермальные клетки	Физиологические изменения окраски
Диуретический гормон	Нейросекреторные клетки мозга или грудных ганглиев	Мальпигиевы сосуды и ректальные железы задней кишки	Экскреция и водный обмен
Гипергликемический гормон	Нейросекреторные клетки мозга и кардиальные тела	Жировое тело	Содержание трегалозы в гемолимфе
Адипокинетический гормон	Кардиальные тела	Жировое тело	Содержание диглициридов в гемолимфе

Активационный гормон секретируется мозговыми нейросекреторными клетками и выделяется в гемолимфу через кардиальные (иногда и через прилежащие) тела. Наиболее вероятными источниками этого гормона считаются медиальные А-клетки протоцеребрума. Именно в этих клетках наблюдаются четкие циклы активности, связанные с периодами линек (рис. 151). Молекуляр-

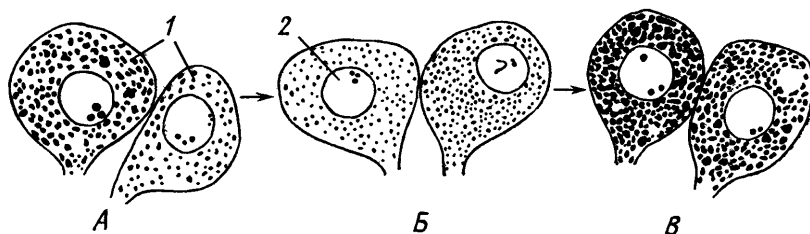


Рис. 151. Медиальные нейросекреторные клетки мозга гусениц *Phragmatobia fuliginosa* на разных этапах личиночного цикла (по Т. В. Кинд, 1968):

А — IV возраст перед линькой; Б — V возраст, 1-й день после линьки; Б — V возраст, 3-й день после линьки; 1 — гранулы нейросекрета, 2 — ядро

ная масса частично очищенной фракции этого гормона составляет 4400.

Активационный гормон обладает проторакотропным действием, его выделение в гемолимфу стимулирует продукцию гормонов линьки проторакальными железами. Поэтому после имплантации мозга в тело обезглавленных насекомых или после инъекции частично очищенного активационного гормона заметно возрастает количество синтезируемой РНК в клетках проторакальных желез. Очевидно проторакальные железы служат основными мишенными органами для этого гормона.

Раннее удаление мозга препятствует линьке, и метаморфозу насекомых, так как в отсутствие активационного гормона проторакальные железы не способны поставлять гормоны линьки. При позднем удалении мозга, когда активационный гормон уже попал в гемолимфу и достиг критической концентрации, линька наступает в обычные сроки и благополучно завершается. Участие активационного гормона в запуске линьки и метаморфоза было доказано для многих видов насекомых. Например, у кровососущего клопа *Rhodnius prolixus* при температуре 24° личинки линяют на 28-й день после насыщения крови, но декапитация личинок в течение 5 дней после питания предотвращает линьку. Декапитированные личинки не линяя живут более года. Имплантация мозга в тело таких «перманентных» личинок вызывает линьку на следующий личиночный возраст. Такой же эффект дает введение гемолимфы, взятой от насосавшихся крови личинок позднее пятого дня после питания.

В опытах Вильямса (Williams, 1946, 1947), выполненных по методу «парабиоза», несколько лишенных мозга куколок павлиноглазки *Hyalophora cecropia* срашивались друг с другом. Такие куколки, имеющие общий ток гемолимфы, жили очень долго, не обнаруживая признаков имагинального развития. Имплантация мозга только в одну куколку приводила к дружному развитию, которое завершалось превращением всех куколок в бабочек. Следовательно, активационный гормон запускает процессы линьки при смене личиночных возрастов (как у *Rhodnius prolixus*) или стадий метаморфоза (как у *Hyalophora cecropia*).

Гормон выхода имаго пока обнаружен только у чешуекрылых. У дубового шелкопряда *Antheraea pernyi* он начинает синтезироваться в нейросекреторных клетках мозга в середине куколочной стадии, затем переходит в кардиальные тела и отсюда выделяется в гемолимфу, но только после того, как завершается развитие куколки. Гормон действует на ЦНС, вызывая серии нервных импульсов и стереотипных поведенческих реакций, которые содействуют освобождению бабочки из куколочной шкурки и ее выходу из кокона. Таким образом, гормон выхода имаго является нейротропным гормоном, а ганглии центральной нервной системы — это его основные, мишеные органы.

Гормон эмбриональной диапаузы продуцируется двумя нейросекреторными клетками подглоточного ганглия. Его физиологическое действие изучалось у тутового шелкопряда *Bombyx mori* и античной волнянки *Orgyia antiqua*. В зависимости от экологических условий, при которых развивались ранние стадии (яйца у *Bombyx mori* и гусеницы у *Orgyia antiqua*), бабочки-самки обоих видов могут откладывать диапаузирующие или бездиапаузные яйца. Гормон диапаузы синтезируется и накапливается в нейросекреторных клетках подглоточного ганглия у гусениц старших возрастов и куколок. Выделение этого гормона в гемолимфу происходит в конце развития куколок и после выхода бабочек, но только у тех самок, которые должны откладывать диапаузирующие яйца (рис. 152). Мозг через окологлоточные коннективы может активировать или подавлять поступление синтезированного гормона в гемолимфу. Выделенный в гемолимфу гормон переходит в яйцеклетки, а его присутствие в яйцах вызывает эмбриональную диапаузу. При отсутствии этого гормона в гемолимфе бабочки откладывают бездиапаузные яйца. По данным химического анализа гормон диапаузы состоит из двух олигопептидов с молекулярной массой 3300 и 2000. Первый компонент этого комплекса, имеющий более высокую молекулярную массу, содержит 14 аминокислотных остатков и 2 остатка аминокислот.

Бурсикон — специальный нейрогормон, действующий на покровные ткани и вызывающий склеротизацию кутикулы во время линьки (см. с. 16). Этот гормон продуцируется нейросекреторными клетками, расположенными в разных ганглиях ЦНС. У тараканов его основные источники — брюшные ганглии, а у мух, выходящих из пупариев, гормон склеротизации выделяется и мозгом и груд-

ным синганглием. Бурсикон был получен в высоко очищенном состоянии; он оказался полипептидом с молекулярной массой около 40000.

Хромактивный гормон, вызывающий физиологические изменения окраски у некоторых насекомых, выделяется главным образом

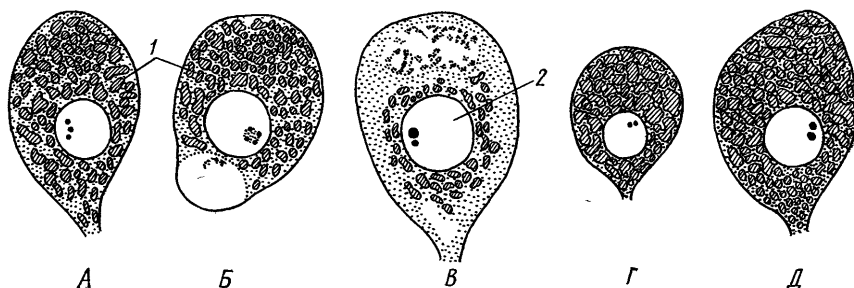


Рис. 152. Нейросекреторные клетки подглоточного ганглия античной волянки *Orgyia antiqua* (по Т. В. Кинд, 1968):

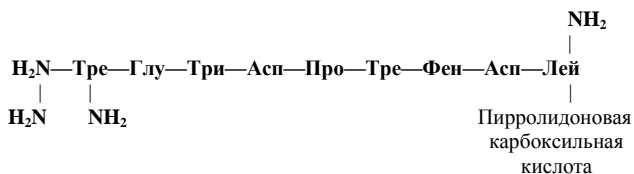
А — коконизирующаяся гусеница; *Б* — куколка перед выходом бабочки; *В* — бабочка-самка, откладывающая диапаузирующие яйца; *Г* — бабочка-самец; *Д* — бабочка-самка, откладывающая бездиапаузные яйца; 1 — гранулы нейросекрета, 2 — ядро

нейросекреторными клетками тритоцеребрума. Влияние этого гормона на эпидермальные клетки было рассмотрено в первой главе на примере палочника *Carausius morosus* (см. с. 26).

Диуретический гормон усиливает экскрецию в мальпигиевых сосудах. Подобно бурсикону он выделяется нейросекреторными клетками разных отделов центральной нервной системы: мозга у палочников, саранчовых и растительноядных клопов, грудного синганглия у кровососущего клопа *Rhodnius prolixus*. Участие диуретического гормона в регуляции экскреции уже рассматривалось в четвертой главе (см. с. 94).

Гипергликемический гормон повышает содержание трегалозы в гемолимфе. Поскольку трегалоза синтезируется в трофоцитах жирового тела (см. с. 105), то очевидно, что жировое тело — основной мишеный орган для этого гормона. По физиологическому действию гипергликемический гормон насекомых сходен с глюкагоном — гормоном, повышающим содержание сахара в крови позвоночных. Наиболее высокая активность гипергликемического гормона обнаруживается в кардиальных телах, но возможно, что он только накапливается здесь, а продуцируется нейросекреторными клетками мозга.

Адипокинетический гормон продуцируется в железистой зоне кардиальных тел. Он стимулирует распад резервных триглицеридов в жировом теле, освобождая диглицеридную транспортную форму жиров, поступающих из трофоцитов в гемолимфу. По современным представлениям адипокинетический гормон — декапептид, имеющий следующую первичную структуру:

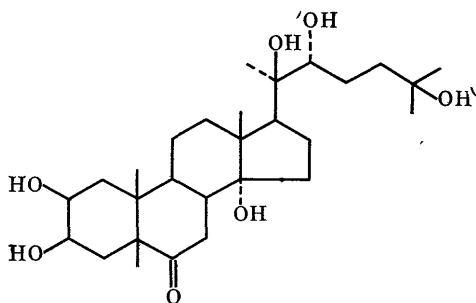


Интересно, что сходный олигопептид, способный воспроизводить метаболические эффекты адипокинетического гормона у насекомых, в другом классе членистоногих — у ракообразных — выполняет совсем другие функции: он регулирует перемещения пигментных гранул в хроматофорах.

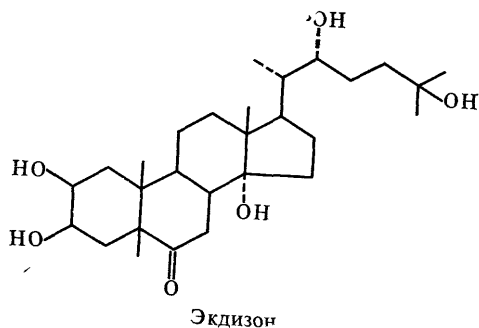
Помимо указанных гормонов нейросекреторные клетки насекомых могут продуцировать физиологически активные вещества, стимулирующие деятельность сердца (см. с. 129) и вызывающие сокращения мышц задней кишки. У бабочек-павлиноглазок *Hyalophora cecropia* выделение половых феромонов неоплодотворенными самками и откладка яиц после оплодотворения вызываются нейрогормонами, которые секретируются кардиальными телами.

ЭКДИЗОНЫ

Гормоны, вызывающие линьку насекомых и других членистоногих, называются экдизонами. Они относятся к стероидным соединениям. У насекомых обнаружены 2 основных гормона линьки — собственно экдизон, называемый также α -экдизоном, и экдистерон, называемый β -экдизоном. Оба соединения имеют сходные структурные формулы и различаются только по дополнительной гидроксильной группе ($-\text{OH}$) у экдистерона:



Экдистерон



Возможно, что экдизон является прогормоном — предшественником истинного гормона линьки, в роли которого выступает экдистерон. Показано, что после инъекции H^3 -экдизона в тело гусеницы тутового шелкопряда *Bombyx mori* уже через 15 мин более 50% его превращается в экдистерон. Многочисленные соединения, химически близкие к экдизонам насекомых и обнаруженные в различных растениях, объединяются в группу *фитоэкдизонов*. Их роль во взаимоотношениях растений и насекомых остается невыясненной.

Насекомые синтезируют экдизоны из холестерина, который у зоофагов поступает в организм вместе с пищей, а у фитофагов образуется из фитостероинов, содержащихся в кормовых растениях. Транспорт экдизонов в гемолимфе осуществляется белками-носителями. В гемолимфе личинок саранчи *Locusta migratoria* гормонобелковый комплекс формируется при участии специфического высокомолекулярного белка ($2,5 \cdot 10^5$), связывающего 3H -экдистерон. Инактивация экдизонов в организме насекомого производится разными путями — гидроксильрованием, окислением и образованием конъюгатов с сульфатом и глюкозой.

При введении экдизона, экдистерона или любого из фитоэкдизонов в тело насекомого индуцируются процессы линьки, причем максимальная чувствительность тканей к этим гормонам проявляется в конце каждого личиночного возраста. Наименьшая концентрация экдистерона, вызывающая начальные личинные процессы у взрослых личинок мух, составляет 0,1 мкг на личинку. Основными мишенными органами экдизонов являются клетки эпидермиса и имагинальных дисков. По-видимому, в покровах экдизоны стимулируют синтез ферментов, которые растворяют старую кутикулу и создают новые кутикулярные слои во время линьки, а в имагинальных дисках они контролируют клеточную дифференцировку. Воздействие экдизонов на живые клетки усиливает синтез белков и нуклеиновых кислот. Под влиянием этих гормонов особенно сильно увеличивается количество синтезируемой РНК.

Во время развития насекомых наблюдаются значительные изменения в содержании экдизона и экдистерона, протекающие сопряженно с периодами линек. Хотя экдизоны обычно обнаруживаются на всех стадиях, включая взрослых самок, их содержание в гемолимфе резко увеличивается перед линькой и падает после

того как в покровах проявляются первые симптомы наступающей линьки. У куколок увеличение содержания экдизонов непосредственно предшествует процессам гистогенеза, при которых происходит дифференцировка имагинальных дисков.

Экдизоны у насекомых в основном продуцируются проторакальными железами. Эти железистые органы обнаруживаются на преимагинальных стадиях (у личинок и куколок) и исчезают у имаго. У короткоусых двукрылых проторакальным железам соответствуют латеральные участки кольцевой железы. В состав проторакальной железы входит ограниченное число клеток с крупными гранулированными ядрами. Так, у гусениц павлиноглазки *Hyalophora cecropia* в проторакальной железе насчитывается около 250 клеток, а огневки *Diatraea grandiosella* — только 33 клетки. Продукты, синтезируемые проторакальными железами, сразу же поступают в гемолимфу, поэтому в клеточной цитоплазме отсутствуют секреторные гранулы, подобные тем гранулам, которые содержатся в нейросекреторных клетках. Циклическая активность проторакальных желез проявляется главным образом в увеличении размеров ядер и самой железы перед каждой линькой.

Хирургическое удаление проторакальных желез предотвращает линьку, а их последующая реимплантация восстанавливает способность к линьке. После отшнуровки проторакальных желез при помощи лигатур, отделяющих эти железы от гемоцеля, линька тоже предотвращается (рис. 153). Установлено, что проторакальные железы гусениц и кольцевые железы личинок мух в культуре *in vitro* способны вырабатывать экдизон, но не экдистерон. Гидроксилирование экдизона и его превращение в экдистерон происходит только в организме насекомого. Все эти факторы доказывают участие проторакальных желез в синтезе гормонов линьки. Возможно, однако, что проторакальные железы — важнейшие, но не единственные источники экдизонов в теле насекомого. Показано, что у гусениц тутового шелкопряда *Bombux mori* замедленный синтез экдизона из холестерина осуществляется и в отделенном лигатурой брюшном отделе тела, т. е. вне проторакальных желез.

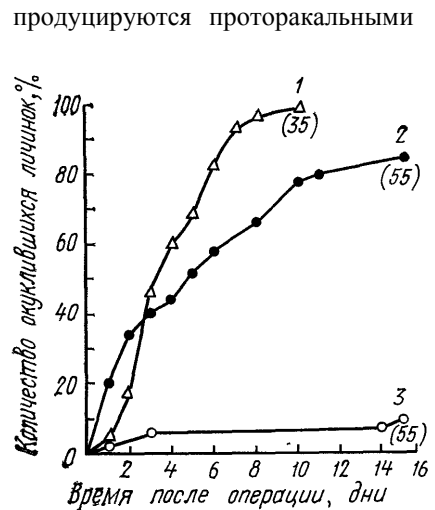



Рис. 153. Влияние лигатур, отделяющих проторакальные железы от гемоцеля, на динамику окукливания гусениц огневки *Diatraea grandiosella* (по Yin, Chippendale, 1975):

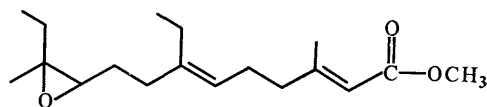
1 — окукливание гусениц в контроле без лигатур, 2 — то же после наложения лигатур в области брюшка (ложный контроль), 3 — то же после наложения лигатур, отделяющих проторакальные железы от гемоцеля; цифры в скобках — число гусениц в каждом опыте

ЮВЕНИЛЬНЫЕ ГОРМОНЫ И ЮВЕНИОИДЫ

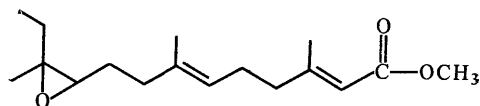
Ювенильные гормоны представляют непредельные соединения жирного ряда, содержащие группу $-\text{COOCH}_3$ на одном конце углеродной цепи и

эпоксигруппу  на другом ее конце. В настоящее время известно 3

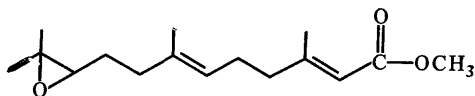
ювенильных гормона — ЮГ-С₁₈, ЮГ-С₁₇ и ЮГ-С₁₆:



ЮГ-С₁₈



ЮГ-С₁₇



ЮГ-С₁₆

Два первых гормона были выделены в чистом виде из бабочек семейства Saturniidae. Показано, что у самцов бабочки *Hyalophora cecropia* содержится 80—87% ЮГ-С₁₈ и 13—20% ЮГ-С₁₇. Третий гормон (ЮГ-С₁₆), первоначально выделенный из молодых самок бражника *Manduca sexta*, наиболее широко распространен у насекомых. Он обнаружен не только у чешуекрылых, но также у жуков, саранчовых, тараканов и медоносных пчел. У чешуекрылых, у которых в организме могут присутствовать одновременно все 3 гормона, их количественные соотношения изменяются на разных стадиях онтогенеза.

Ювенильные гормоны синтезируются прилежащими телами, а их выделение из секреторных клеток в гемолимфу подчиняется законам простой физической диффузии. Изолированные прилежащие тела пустынной саранчи *Schistocerca gregaria* в чистой культуре тканей активно синтезируют ЮГ-С₁₈ из ³H-фарнезильной кислоты. В мозге насекомого обнаружены 2 центра, управляющих активностью прилежащих тел. Один из этих центров выделяет нейрогормон, стимулирующий синтез ювенильных гормонов, а другой чисто нервным путем тормозит синтетическую деятель-

ность прилежащих тел. Предполагается, что оба центра находятся недалеко друг от друга в межцеребральном участке мозга.

Во время эмбрионального развития высокая концентрация ювенильных гормонов может оказывать *овицидное действие* и вызывать глубокие нарушения эмбриогенеза, вплоть до полного его блокирования. На постэмбриональных стадиях ювенильные

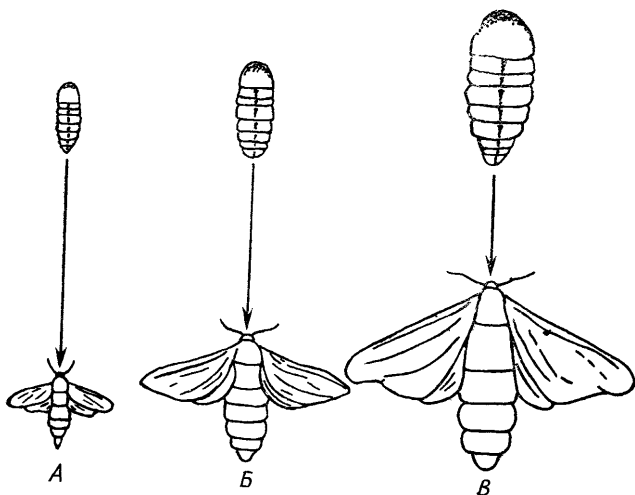


Рис. 154. Эффекты «раннего окукливания» после удаления прилежащих тел у гусениц тутового шелкопряда *Bombyx mori* (по Wigglesworth, 1954):

A — прилежащие тела удалены у гусениц III-го возраста; *B* — то же у гусениц IV-го возраста; *C* — прилежащие тела не удалялись, гусеницы окукливались после достижения V-го возраста

гормоны обладают двояким действием — морфогенетическим и гонадотропным.

У личинок крылатых насекомых проявляется *морфогенетическое действие* ювенильных гормонов: они препятствуют превращению личинок в имаго. Удаление прилежащих тел на младших личиночных возрастах приводит к преждевременному метаморфозу. В таких опытах оперированные гусеницы тутового шелкопряда *Bombyx mori* вместо того, чтобы линять на следующий личиночный возраст, превращаются в куколок, из которых выходят карликовые бабочки (рис. 154). Противоположный результат задержки метаморфоза получается при пересадке прилежащих тел от молодых личинок к взрослым личинкам. У клопа *Rhodnius prolixus* личинки последнего возраста, получившие дополнительные источники ювенильного гормона, претерпевают сверхкомплектные линьки, линяют на дополнительный личиночный возраст или превращаются в промежуточные между личинкой и имаго адальтоид-

ные формы. Иногда после имплантации прилежащих тел удается получить несколько сверхкомплектных линек и «гигантских» насекомых, в 1,5—2 раза превышающих обычные размеры.

Результаты этих опытов привели к выводу, что непосредственная причина метаморфоза насекомых — подавление синтетической активности прилежащих тел в период предшествующий линьке на куколку или имаго. При неполном превращении, например у саранчи *Locusta migratoria*, секреция ювенильных гормонов прекращается в последнем личиночном возрасте и вновь возобновляется непосредственно перед линькой на имаго (рис. 155). При полном превращении, например у павлиноглазки *Hyalophora cecropia*, содержание ювенильных гормонов в гемолимфе резко снижается перед окукливанием, а у куколок вплоть до завершения ими имагинального развития эти гормоны вообще не обнаруживаются.

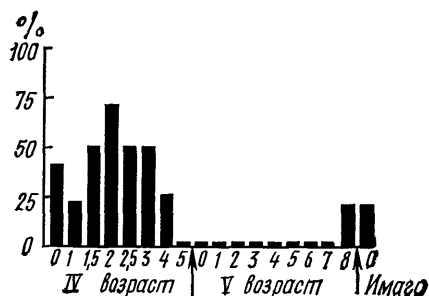


Рис. 155. Изменения содержания ювенильного гормона в гемолимфе при метаморфозе саранчи *Locusta migratoria* (по Johnson, Hill, 1973):

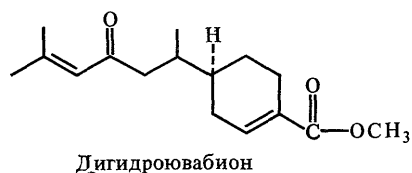
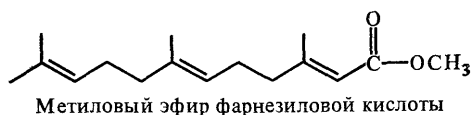
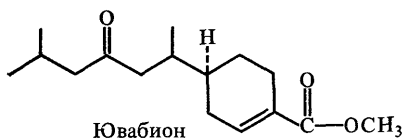
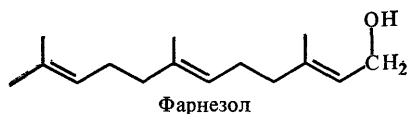
цифры на оси абсцисс — дни после очередной линьки (каждая линька обозначена стрелкой), титр ювенильного гормона оценивался по результатам реакции на биотестах (процент положительных ответов на оси ординат)

откладывают яйца. Если таким самкам пересадить активные прилежащие тела от других самок, самцов или личинок, яйцекладка восстанавливается. У палочника *Carausius morosus* и у нескольких видов чешуекрылых удаление прилежащих тел снижает плодовитость самок, но не препятствует яйцекладке.

Синтетические ювенильные гормоны полностью воспроизводят морфогенетические и гонадотропные эффекты имплантированных прилежащих тел. При этом не обязательно вводить гормон в тело насекомого, вполне достаточно поместить его в растворе на поверхность кутикулы. Эта методика с успехом применяется для выявления ювеноидов — веществ, имитирующих действие ювенильных гормонов. Некоторые из них выделены из микроорганизмов, растений и животных, но очень многие подобные соединения синтезированы в химических лабораториях.

В настоящее время известно свыше 2500 природных и синтетических ювеноидов. Наиболее активные ювеноиды относятся к нециклическим и моноциклическим сесквитерпенам:

Гонадотропное действие ювенильных гормонов проявляется на имагинальной стадии. Оно особенно отчетливо выражено у самок и сводится, главным образом, к регуляции вителлогенеза, т. е. накопления желтка ооцитами (см. с. 269). Как правило, после удаления прилежащих тел в начальный период имагинальной жизни самки не



Характерные соединения из группы нециклических сесквитерпенов — фарнезол и метилловый эфир фарнезиловой кислоты. Последнее соединение обычно действует эффективнее фарнезола. Моноциклические сесквитерпены — ювабион и дигидроювабион — содержатся в так называемом «бумажном факторе», вызывающем нарушение метаморфоза у клопов из семейства *Rugthosoridae*. Бумажный фактор был выделен из древесины бальзамной пихты и из бумаги, изготовленной на основе такой древесины.

В опытах с бумажным фактором впервые была четко продемонстрирована специфичность действия ювеноидов. Оказалось, что ювабион и дигидроювабион действуют только на клопов из семейства *Rugthosoridae*, но не эффективны для других насекомых. Различия в чувствительности к одному и тому же соединению у разных видов может достигать 10^7 . В настоящее время на этой основе ведутся интенсивные поиски эффективных ювеноидов с целью их использования в качестве новой группы инсектицидов, обладающих строгой специфичностью и предназначенных для борьбы с определенными видами насекомых. В СССР и других странах производство ювеноидов, их лабораторные и полевые испытания осуществляются в широких масштабах.

ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ РАЗВИТИЯ

Морфогенетическое действие гормонов проявляется уже во время *эмбриогенеза*. Известно, что развитие зародыша у всех насекомых сопровождается эмбриональными линьками, а нейросекреторные

клетки и зачаточные проторакальные железы формируются и начинают функционировать задолго до вылупления личинки из яйца. У эмбрионов таракана *Periplaneta americana* было обнаружено накопление секреторного материала в нейросекреторных клетках мозга и его продвижение по аксонам в кардиальные тела. Такие факты дают основание считать, что эндокринные органы зародыша регулируют эмбриональные линьки и вылупление личинки.

Зародыш вредной черепашки *Eurygaster integriceps* претерпевает 2 эмбриональные линьки. Во время второй линьки образуется личиночная кутикула, структура которой отличается от таковой первичной эмбриональной кутикулы. Показано, что под влиянием ювенильного гормона изменяется характер второй линьки у зародыша *E. integriceps* и вместо личиночной кутикулы вновь формируется кутикула эмбрионального типа. Следовательно, при развитии яиц ювенильный гормон тормозит формообразовательные процессы, как и при метаморфозе.

Постэмбриональное развитие насекомых находится под контролем нескольких гормонов, каждый из которых регулирует определенные морфогенетические процессы. Любая линька (личиночная, куколочная или имагинальная) запускается в результате выделения в гемолимфу активационного гормона. Вслед за выделением этого гормона начинается продукция экдизона, который поступает в гемолимфу из активированных проторакальных желез и, воздействуя на эпидермальные клетки, вызывает линьку. Каждая линька завершается выделением бурсикона, обеспечивающего затвердевание и пигментацию покровов.

Роль морфогенетических гормонов в регуляции *метаморфоза* подробно изучалась на примере чешуекрылых (рис. 156). У гусениц последнего возраста перед наступлением куколочной линьки активационный гормон выделяется двумя порциями (рис. 156, 1). Первое выделение его подготавливает гусеницу к переходу в куколочную стадию, а второе — вызывает линьку. Обе порции активационного гормона стимулируют проторакальные железы и сопровождаются двухпиковой продукцией экдизона (рис. 156, 2). После выделения первой порции личиночных гормонов гусеницы бражника *Manduca sexta* прекращают питаться и превращаются в «странствующих гусениц», отыскивающих благоприятную нишу для окукливания. У гусениц восковой моли *Galleria mellonella* первая порция экдизона побуждает гусениц плести кокон.

На куколочной стадии выделение активационного гормона и экдизона индуцирует имагинальный морфогенез. Когда завершается формирование имагинальных структур, выделяется гормон выхода имаго (рис. 156, 3), который вызывает сбрасывание куколочной шкурки и расправление крыльев у вылупившейся бабочки. Затвердевание имагинальных покровов, как обычно, обуславливается выделением бурсикона (рис. 156, 4). У *M. sexta* бурсикон появляется в гемолимфе бабочки через 15 мин после ее выхода из куколочной шкурки.

Важнейший гормон, ответственный за регуляцию метаморфоза насекомых — ювенильный. В гемолимфе гусениц поддерживается высокий титр его, а развитие куколок протекает при его отсут-

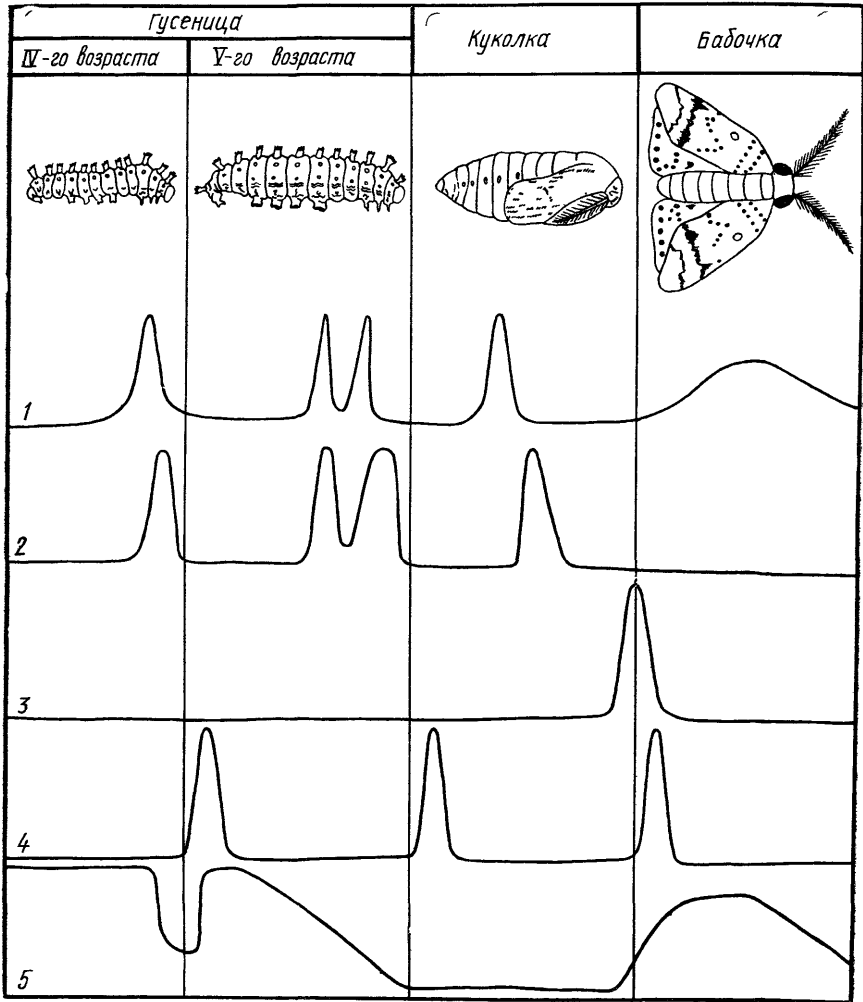


Рис 156 Схема, показывающая изменения титров морфогенетических гормонов в гемолимфе при постэмбриональном развитии чешуекрылых:

1 — активационный гормон, 2 — экдизон, 3 — гормон выхода имаго, 4 — бурсикон, 5 — ювенильный гормон, тонкие вертикальные линии — периоды линек

вии (рис. 156, 5). Ювенильный гормон не вызывает линьку, но его отсутствие в гемолимфе составляет обязательное условие для перехода в следующую стадию метаморфоза. В экспериментах на изолированных брюшках куколок павлиноглазки *Hyalophora*

cecropia убедительно показано, что после инъекции экдизона в присутствие ювенильного гормона эпидермальные клетки синтезируют куколочную кутикулу, при его отсутствии происходит синтез имагинальной кутикулы.

Как известно, ювенильный гормон продуцируется прилежащими телами. Полагают, что стимулом к прекращению его продукции перед окукливанием является достижение гусеницами критической массы. У гусениц *Manduca sexta* критическая масса, при которой титр ювенильного гормона начинает падать, составляет 5 г (рис. 157). Возможно, что отсутствие ювенильного гормона в гемолимфе, в свою очередь, вызывает выделение первой порции активационного гормона. Установлено, что инъекция синтетического ювенильного гормона в тело гусениц V-го возраста приводит к преждевременному выбросу активационного гормона в гемолимфу, а хирургическое удаление прилежащих тел задерживает его выделение. Такие

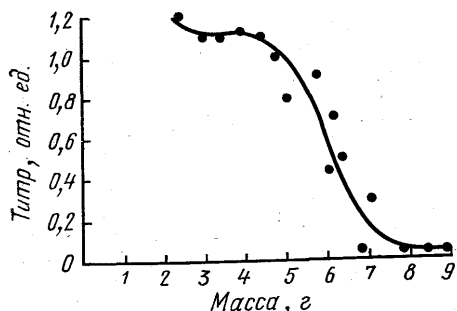


Рис. 157. Зависимость титра ювенильного гормона в гемолимфе гусениц *Manduca sexta*, от их массы (по Nijhout, Williams, 1974)

факты дают основание для предположения о ведущей роли ювенильного гормона в цепи тех гормональных процессов, которые завершают рост личинок и обуславливают метаморфоз. При неполном превращении саранчовых переходу личинки в имагинальную стадию тоже предшествует почти полное исчезновение ювенильного гормона из гемолимфы (см. рис. 155).

Время выделения гормонов, управляющих линьками, определяется не только критической массой, как у гусениц *M. sexta*, но и совокупным действием других факторов. У личинок клопа *Rhodnius prolixus* однократный акт кровососания вызывает наступление линьки, а активационный гормон выделяется в ответ на заполнение кишечника кровью и растяжение его стенок. Линька предотвращается при прерывании нервных связей между брюшком и мозгом непосредственно после насыщения личинки.

Время выделения гормонов, управляющих линьками, определяется не только критической массой, как у гусениц *M. sexta*, но и совокупным действием других факторов. У личинок клопа *Rhodnius prolixus* однократный акт кровососания вызывает наступление линьки, а активационный гормон выделяется в ответ на заполнение кишечника кровью и растяжение его стенок. Линька предотвращается при прерывании нервных связей между брюшком и мозгом непосредственно после насыщения личинки.

У многих насекомых выделение гормонов, синтезированных нейросекреторными клетками мозга, подчинено суточному ритму и контролируется фотопериодом (длиной дня). При 12-часовом фотопериоде у гусениц *M. sexta* первая порция активационного гормона выделяется только в светлое время суток. У бабочек семейства Saturniidae выделение гормона выхода имаго управляется «биологическими часами», которые находятся в мозге и могут подстраиваться под условия освещения. Бабочки *Hyalophora cecropia* освобождаются от куколочных шкур в утренние часы, а бабочки *Antheraea pernyi* вылупляются вечером (рис. 158, А). При межвидовых пересадках мозга соответственно изменяются суточные ритмы павлиноглазок: бабочки *H. cecropia*, получившие мозговые ганглии от *A. pernyi*, начинают выходить вечером, а в реципрокном опыте бабочки

A. pernyi с мозговыми ганглиями от *H. cecropia* в основном выплывают утром и в первую половину дня (рис. 158, Б).

На стадии имаго проторакальные железы дегенерируют, а экдизон утрачивает значение линочного гормона. У капустной белянки *Pieris brassicae* полная дегенерация проторакальных желез происходит в течение 48 ч после имагинальной линьки. Гормоны, доставляемые нейросекреторными клетками мозга, у имаго про-

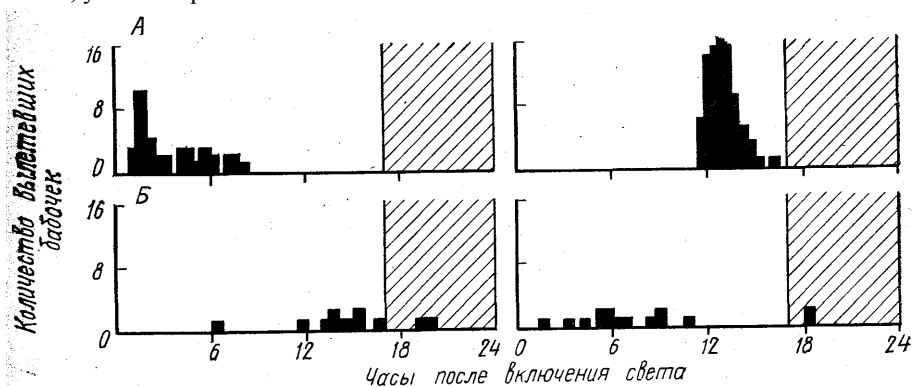


Рис. 158. Суточные ритмы выплывания бабочек-павлиноглазок в условиях 17-часового фотопериода (по Д. В. Трумэну, Вильямсу, 1972):

А — неоперированные куколки *Hyalophora cecropia* (слева) и *Antheraea pernyi* (справа); Б (слева) — куколки *H. cecropia*, лишенные собственного мозга и получившие мозг от *A. pernyi*; Б (справа) — куколки *A. pernyi*, лишенные собственного мозга и получившие мозг от *H. cecropia*; штриховка — периоды темноты

должают выделяться и регулируют активность прилежащих тел, а ювенильный гормон переключается на выполнение гонадотропной функции. Поэтому период временного отсутствия ювенильного гормона в преимагинальном состоянии сменяется новым подъемом его титра на имагинальной стадии (см. рис. 155, 156). В опытах на клопах *Oncopeltus fasciatus* показано, что низкий титр ювенильного гормона в гемолимфе стимулирует миграционный полет, а при повышении его клопы приступают к размножению.

ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ДИАПАУЗЫ

Диапауза составляет наиболее типичное проявление сезонного покоя насекомых. В районах умеренного климата она приурочена к неблагоприятному для активной жизнедеятельности зимнему периоду. Наступление диапаузы требует особой физиологической подготовки, сопровождается накоплением жиров и других резервных продуктов, необходимых для поддержания жизни в течение всего периода покоя, который может продолжаться от нескольких месяцев до нескольких лет. Во время диапаузы сильно понижается интенсивность газообмена, система цитохромных ферментов в большой степени редуцируется (см. с. 58), происходят значительное обезвоживание гемолимфы и тканей, подавляются процессы

биосинтеза белков и нуклеиновых кислот, а митотические деления клеток полностью прекращаются.

Диapaуза может возникать на любой стадии жизненного цикла, но всегда строго специфичной для данного вида. Различают эмбриональную, личиночную, куколичную и имагинальную диapaузу. На каждой онтогенетической стадии состояние покоя создается и поддерживается специальными нейроэндокринными механизмами (табл. 16).

Гормональный механизм *эмбриональной диapaузы* подробно изучался у тутового шелкопряда *Bombyx mori* и, более фрагментарно, у античной волнянки *Orgyia antiqua*. Основная причина диapaузы этого типа — выделение специального гормона из подглоточного ганглия во время куколичного развития самок (см. с. 237). Яйца, снабженные гормоном диapaузы, который они получают из организма матери, прекращают развиваться на стадии зародышевой полоски и переходят в состояние длительного сезонного покоя.

Таблица 16. Проявления и гормональные факторы диapaузы у некоторых насекомых

Виды насекомых	Диapaузирующие стадии	Гормональные факторы, вызывающие диapaузу
Тутовый шелкопряд <i>Bombyx mori</i> Античная волнянка <i>Orgyia antiqua</i>	Яйцо	Присутствие гормона диapaузы в гемолимфе самки и в откладываемых ею яйцах
Павлиноглазка <i>Hyalophora cecropia</i> и некоторые другие чешуекрылые	Куколка	Дефицит экдизона, обусловленный инактивацией нейросекреторных клеток мозга
Огневки <i>Diatraea grandiosella</i> и <i>Chilo suppressalis</i>	Гусеница перед окукливанием	Дефицит экдизона, обусловленный инактивацией нейросекреторных клеток мозга, в сочетании с повышенным содержанием ювенильного гормона
Колорадский жук <i>Leptinotarsa decemlineata</i>	Имаго	Отсутствие ювенильного гормона

Гормональный механизм *куколичной диapaузы* впервые был выяснен Вильямсом (Williams, 1946—1956) на примере американской павлиноглазки *Hyalophora cecropia*. Оказалось, что основная причина диapaузы — дефицит гормонов активационного и экдизона, необходимых для развития куколки. Ведущая роль в регуляции развития и диapaузы принадлежит мозгу, а дефицит экдизона у диapaузирующих куколок возникает из-за неспособности мозга

выделять активационный гормон¹. Если в диапаузирующую куколку имплантировать мозг, взятый от развивающейся куколки, то диапауза прекращается и наблюдается возобновление имагинального развития. Основная мишень мозгового гормона — проторакальные железы, активация которых приводит к имагинальному развитию. Инъекция экдизона и его аналогов в диапаузирующих куколок индуцирует морфогенез, т. е. так же, как и активация собственных источников экдизона.

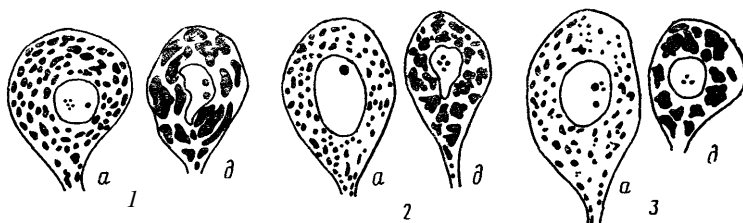


Рис. 159. Различные типы нейросекреторных клеток мозга при активном развитии (а) и диапаузе (д) куколок *Spilosoma menthastri* (по Т. В. Кинд, 1968):

1 — А'-клетки, 2 — клетки группы М₃, 3 — клетки группы М₂

Таким образом, у диапаузирующих куколок *H. cecropia* проторакальные железы находятся в неактивном состоянии из-за недостатка активационного гормона. По такому же способу регулируется куколичная диапауза и у других чешуекрылых, например у капустной белянки *Pieris brassicae*, щавелевой совки *Acronycta rumicis* и капустной совки *Varathra brassicae*. Дефицит активационного гормона в гемолимфе диапаузирующих куколок объясняется инактивацией нейросекреторных клеток мозга. Во время диапаузы эти клетки продолжают синтезировать и накапливать активационный гормон, но его выделение в гемолимфу эффективно блокируется. Этот вывод подтверждается гистологическими исследованиями, показавшими, что при куколичной диапаузе чешуекрылых наблюдается значительное накопление нейросекреторного материала в телах А-клеток медиальной группы мозга (рис. 159).

Блокирование выделения активационного гормона и торможение синтеза экдизона составляют также основной механизм *личиночной диапаузы*. Однако в поддержании диапаузы этого типа определенную роль играет и ювенильный гормон, поставляемый прилежащими телами. У двух видов огневки — *Diatraea grandiosella* и *Chilo suppressalis*, у которых диапауза наступает в последнем гусеничном возрасте и проявляется в затормаживании их линьки на куколку, во время диапаузы увеличиваются размеры прилежащих тел и значительно возрастает содержание ювенильного гормона в гемолимфе. Удаление прилежащих тел у диапау-

¹ Следует напомнить, что проторакальные железы синтезируют экдизон только в присутствии активационного гормона.

зирующих гусениц *C. suppressalis* вызывает прекращение диапаузы и окукливание. Возможно, что повышенный титр ювенильного гормона обеспечивает торможение нейросекреторных клеток мозга и поддерживает личиночную диапаузу.

Итак, диапауза на стадиях личинки и куколки определяется сходными физиологическими механизмами. В обоих случаях причиной диапаузы является дефицит активационного гормона. Однако при куколочной диапаузе торможение эндокринной активности мозга достигается без участия дополнительных гормонов и эндокринных органов, а у личинок для этой цели может использоваться ювенильный гормон, продуцируемый прилежащими телами.

Имагинальная диапауза свойственна, главным образом, самкам, поскольку она наиболее отчетливо проявляется в приостановке развития яичников, блокировании оогенеза и прекращении яйцекладки. При имагинальной диапаузе самцов подавляется их половая активность и приостанавливается развитие придаточных желез. Диапауза взрослых насекомых нередко сопровождается изменениями их поведения, метаболизма, а иногда и окраски.

Основную причину имагинальной диапаузы составляет резкое снижение активности прилежащих тел, которые являются основными эндокринными органами, стимулирующими оогенез и яйцекладку. В опытах на самках колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* было показано, что отсутствие ювенильного гормона в гемолимфе, обусловленное подавлением секреторной активности прилежащих тел, поддерживает имагинальную диапаузу жуков. Удаление прилежащих тел у диапаузирующих самок приводит к прекращению развития яичников и другим побочным явлениям, характерным для состояния имагинальной диапаузы. Последующая имплантация прилежащих тел полностью восстанавливает процессы размножения и другие функции активно размножающихся насекомых.

В регуляции имагинальной диапаузы, помимо прилежащих тел, принимает участие и мозг, который может управлять прилежащими телами по двум каналам — нервному и гуморальному. По-видимому, ведущим фактором, обуславливающим неактивное состояние прилежащих тел при диапаузе самок колорадского жука, является дефицит активационного гормона, который у размножающихся самок регулярно выделяется в гемолимфу медиальными нейросекреторными клетками мозга. У диапаузирующих самок клопа-солдатика *Pyrhocoris apterus* инактивация прилежащих тел в основном вызывается тормозящими влияниями мозга, которые передаются по нервному каналу.

РАЗМНОЖЕНИЕ

ОБОЕПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

У насекомых, как и у многих других многоклеточных животных, размножение в основном осуществляется обоеполым путем. В таком способе размножения разграничивают 3 этапа- 1) *осеменение*, т. е. перенос спермы от самца к самке; 2) *оплодотворение*, т. е. проникновение сперматозоида в яйцеклетку; 3) *откладка яиц или отрождение личинок*

Эволюционный переход от примитивного наружного осеменения к более прогрессивному внутреннему осеменению в разных группах членистоногих осуществляется независимо. Как показали исследования академика М. С. Гилярова у низших представителей всех наземных членистоногих широко распространено *наружно-внутреннее осеменение*, происходящее без спаривания. При наружно-внутреннем осеменении самец выделяет сперму наружу в виде *сперматофоров*, которые захватываются самкой. Такое осеменение часто встречается у почвенных обитателей, потому что высокое содержание влаги обеспечивает возможность пребывания спермы без быстрого высыхания в течение некоторого времени вне организма.

Среди насекомых типичное наружно-внутреннее осеменение обнаруживается в подклассе первичнообескрылых (*Apterygota*). У ногохвосток *Orchesella* и *Tomorerus* самцы откладывают сперматофоры даже в отсутствие самок (рис. 160, А, 1). Активное захватывание сперматофоров самками может происходить без участия самцов (рис. 160, А, 2). У водной ногохвостки *Podura aquatica* самец, отложив несколько сперматофоров, толкает на них самку (рис. 160, Б). Наконец, у слитнобрюхих ногохвосток семейства *Sminthuridae* осеменение остается сперматофорным, но сопровождается примитивным спариванием (рис. 160, В).

У крылатых насекомых (*Pterygota*) типичное наружно-внутреннее осеменение не встречается, и перенос спермы у них всегда сопровождается *спариванием*. Однако во многих отрядах крылатых насекомых наблюдается *внутреннее сперматофорное осеменение*, при котором сперматофоры либо подвешиваются к половым путям самки, либо прямо вводятся в половые пути. При внутреннем осеменении сперматофор защищает семенную жидкость от высыхания и обеспечивает ее питательными веществами. Сперматозоиды, обедняющиеся в общий комплекс сперматофора, окружены толстой липопротеиновой оболочкой. В половых путях самки эта оболочка растворяется, а сперматозоиды активируются и мигрируют в семяприемник. При размножении клопа *Rhodnius prolixus* сперматофор имеет значение только как структурное образование, спрессовывающее семя в единую массу и облегчающее его перенос во

время спаривания. Попадая в половые пути самки, он образует пробку, препятствующую выходу сперматозоидов.

У насекомых, не пользующихся сперматофорами при спаривании, семенная жидкость свободно инъецируется из копулятивных органов самца в женские половые пути. Как правило, при таком *прямом осеменении* самец имеет длинный пенис, который может

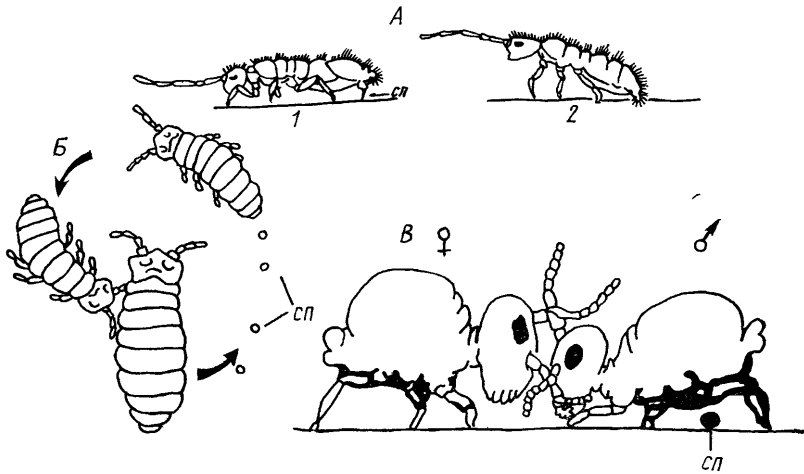


Рис. 160. Осеменение ногохвосток (из книги М. С. Гилярова, 1970).

A — *Archesella* sp. (1 — самец откладывает сперматофор — сп, 2 — самка подбирает сперматофор); *Б* — поведение *Podura aquatica* при откладке сперматофоров (самец толкает самку на отложенные сперматофоры), *В* — самец *Sminthurides aquaticus* захватывает антеннами самку и откладывает сперматофор

проникать вплоть до семяприемника самки. Жизнеспособность сперматозоидов в женских половых путях и семяприемниках поддерживается специальными белками мукопротеиновой или глюкопротеиновой природы. У червецов самцы созревают быстрее самок; продолжительность жизни самцов невелика, поэтому они оплодотворяют неполовозрелых самок, у которых достаточно развиты только 2 отдела половой системы — семяприемник и вагина. В этом случае сперма долго сохраняется в семяприемнике, а в его стенках, образованных крупными эпителиальными клетками, наблюдается интенсивная секреторная деятельность.

У всех наземных членистоногих оплодотворение яйцеклеток происходит в материнском организме. Сперматозоиды, сохраняющиеся в семяприемниках, покидают их после овуляции очередной созревшей яйцеклетки. У большинства насекомых, за исключением перепончатокрылых, сперматозоиды выводятся из семяприемника при рефлекторных сокращениях его мышечных стенок. У перепончатокрылых сперматозоиды, находящиеся в семяприемнике, неподвижны. Их движения, обеспечивающие выход из семяприемника, обуславливаются химическими активаторами, которые выделяются специальной железой. Секреция этой железы регулируется

эндогенными факторами или внешними стимулами, действующими через ЦНС. Участие химических активаторов обеспечивает свойственное перепончатокрылым избирательное оплодотворение, когда оплодотворяются только те яйца, из которых развиваются самки, а самцы получаются из неоплодотворенных (партеногенетических) яиц.

Большинство насекомых откладывает яйца, но некоторые виды способны к отрождению личинок. *Факультативное живорождение*, обнаруженное у жуков-листоедов (*Chrysomelidae*) и хищников (*Staphylinidae*), не сопровождается какими-либо специальными адаптациями в строении женских половых органов. Предпосылкой для его возникновения является раннее оплодотворение яйцеклеток. Оплодотворенное яйцо, по каким-либо причинам задержавшееся в яйцевых трубках или яйцеводах, может начать развиваться. Например, самки листоеда *Chrysomela sanguinolenta* оказываются способными откладывать яйца, и отрождать личинок.

Облигатное живорождение сопровождается специальными модификациями в строении женских половых органов. Особенно характерно возникновение *матки*, в которой происходит развитие эмбрионов. При *яйцеживорождении* развивающиеся эмбрионы не получают от самки никаких питательных веществ и снабжаются только водой, проникающей из гемолимфы через стенки матки. При *истинном живорождении* устанавливаются более интимные взаимоотношения между материнским организмом и развивающимися в нем эмбрионами. В этом случае эмбрионы снабжаются молочком, содержащим питательные вещества, соли и воду. У живородящего таракана *Diploptera punctata* в состав молочка входят белки (45%), углеводы (25%), липиды (16—22%) и аминокислоты (5%).

Способность к яйцеживорождению свойственна многим группам насекомых. Особо следует упомянуть о живорождении тлей и галлиц, у которых это свойство сцеплено с циклическим партеногенезом (см. с. 257). Переход к истинному живорождению произошел у тараканов рода *Diploptera* и у некоторых высших мух (*Cyclorrhapha*). Молочко у тараканов продуцируется стенками матки, а у мух — женскими придаточными железами. У мухи це-це *Glossina* и кровососок (*Hippoboscidae*) продукты придаточных желез в состоянии удовлетворять все пищевые потребности личинок. Самками этих мух отрождаются уже вполне зрелые личинки, которые, не приступая к самостоятельному питанию, зарываются в почву и там окукливаются.

ДРУГИЕ СПОСОБЫ РАЗМНОЖЕНИЯ

Многие насекомые, обычно размножающиеся обоеполым путем, проявляют способность к *спонтанному партеногенезу*, при котором яйца в незначительном проценте случаев развиваются без оплодотворения. У тутового шелкопряда *Bombyx mori* партеногенети-

ческое развитие наблюдается крайне редко: одна гусеница вылупляется из 100000 или даже из 1000000 неоплодотворенных яиц. Жизнеспособность их очень низка, и только 12% достигает имагинальной стадии. Спонтанный партеногенез всегда *дейтеротокический*, т. е. отрождающиеся из неоплодотворенных яиц особи бывают обоих полов. По соотношению самцов и самок в потомстве размножение такого типа не отличается от типичного обоеполого.

Процент развития неоплодотворенных яиц у тутового шелкопряда может быть повышен путем использования стимуляторов партеногенеза, к которым относятся растворы сильных кислот (HCl и H₂SO₄) и тепловой шок. Самым мощным агентом, вызывающим искусственный партеногенез, оказалась высокая температура (от 43 до 55°). Успешное применение термоактивации по методу, разработанному академиком Б. Л. Астауровым, позволило получать большие количества гусениц без предварительного оплодотворения самок. В отличие от спонтанного партеногенетического развития *искусственный партеногенез* является *телитокическим*, т. е. отрождающиеся из неоплодотворенных яиц особи всегда принадлежат к женскому полу.

Телитокический искусственный партеногенез объясняет возможный путь происхождения *популяционного партеногенеза*, который возникает в природе как приспособление к сохранению вида при изоляции самок в период размножения. Обычно партеногенетические виды и расы насекомых живут в наиболее суровых условиях, где пониженная активность и недостаточная численность полов затрудняют возможность их встречи перед спариванием. Так, европейский палочник *Bacillus rossius* повсеместно размножается обоеполым путем, но вблизи северной границы ареала переходит к партеногенетическому размножению.

Популяционный партеногенез встречается почти во всех отрядах насекомых, но чаще у сеноедов. У многих сеноедов существуют популяции двух типов: обоеполые с нормальным соотношением полов 1 : 1 и партеногенетические, совсем не имеющие самцов. Обособленность тех и других заходит так далеко, что самки из партеногенетических популяций теряют способность спариваться с самцами своего вида. В этих случаях уже резко проявляется переход к постоянному партеногенезу, характерному для тех видов насекомых, для которых вообще неизвестны самцы и обоеполые популяции.

Эволюционный путь от случайного телитокического партеногенеза к факультативному (популяционному), а затем к постоянному партеногенетическому размножению, связанному с утратой самцов, намечается во многих группах насекомых. Галлицы (Cecidomyiidae) остановились на промежуточных этапах этого пути, когда численность самцов в популяциях снижается настолько, что определенная часть самок остается неоплодотворенной. Самки откладывают яйца, отличающиеся низкой численностью, но способные к самостоятельному развитию. Значительно дальше продвинулись по направлению к постоянному партеногенезу бабочки из семейства

мешочниц (Psychidae). У некоторых из них самцы встречаются редко или вообще не найдены.

Если при популяционном партеногенезе обоеполые и однополые формы изолированы в пространстве, то при *циклическом партеногенезе* они разделены во времени. Циклический партеногенез проявляется в сезонном чередовании партеногенетических и обоеполых поколений. Наиболее демонстративные примеры такого чередования дают тли и галлицы, у которых партеногенез сочетается с живорождением.

Все тли обнаруживают способность к циклическому партеногенезу и живорождению. Летом партеногенетические девственницы отрождают личинок, а появляющиеся к осени оплодотворенные самки обоеполого поколения откладывают крупные зимующие яйца. В колониях партеногенетических самок бывают бескрылые и крылатые особи; последние служат для расселения. Иногда сезонный цикл усложняется сменой кормовых растений.

В регуляции полиморфизма тлей принимают участие генетические факторы, внутренние гормональные стимулы и такие внешние экологические воздействия как фотопериод, температура, состояние кормового растения и плотность колонии (рис. 161). В определении пола главная роль принадлежит генетическим механизмам, действие которых проявляется еще в начале оогенеза. Пол зародышей зависит и от последовательности их расположения в яйцевых трубках: яйцеклетки, находящиеся ближе к выходу из яичника, чаще дают самок, а более удаленные — самцов. На ранних этапах эмбрионального развития женские зародыши дифференцируются на девственниц и половых самок. Этот процесс управляется фотопериодическими и температурными условиями. Высокая температура и длинный день вызывают появление живородящих девственниц, а низкая температура и короткий день — яйцекладущих самок обоеполого поколения. На последних этапах эмбриогенеза определяется формирование крыльев у партеногенетических особей. Ухудшение качества корма и перенаселенность колоний способствуют появлению крылатых самок.

Важную роль в управлении циклическим партеногенезом тлей играет временной фактор, который не позволяет половым особям появиться в первых весенних поколениях, но облегчает их появление поздней осенью. У *Megoura viciae* формирование половых особей в коротком 12-часовом дне и при температуре 15° возможно только в шестом партеногенетическом поколении — через 96 дней после отрождения первой девственницы. Лиис (Lees, 1966) полагает, что в данном случае действует какой-то физиологический процесс, названный им «измерителем интервалов». Этот процесс полностью завершается и проявляет свой эффект только спустя несколько поколений.

У галлиц подсемейства *Lestremiinae* циклический партеногенез сочетается не только с живорождением, но и с *неотенией*. Этот своеобразный способ размножения, открытый Н. Вагнером (1862) и названный *педогенезом*, возник в результате смещения сроков созревания яиц на прединимативные стадии. Партено-

генетическое размножение наблюдается у *Henria psillotae* только на куколичной стадии, у *Mycophila nikoleii* — в третьем возрасте личинки, а у *Heteropeza rugmaea* — даже в первом личиночном возрасте. Педогенез составляет основной способ размножения упомянутых галлиц, а взрослые самцы и самки у них возникают редко.

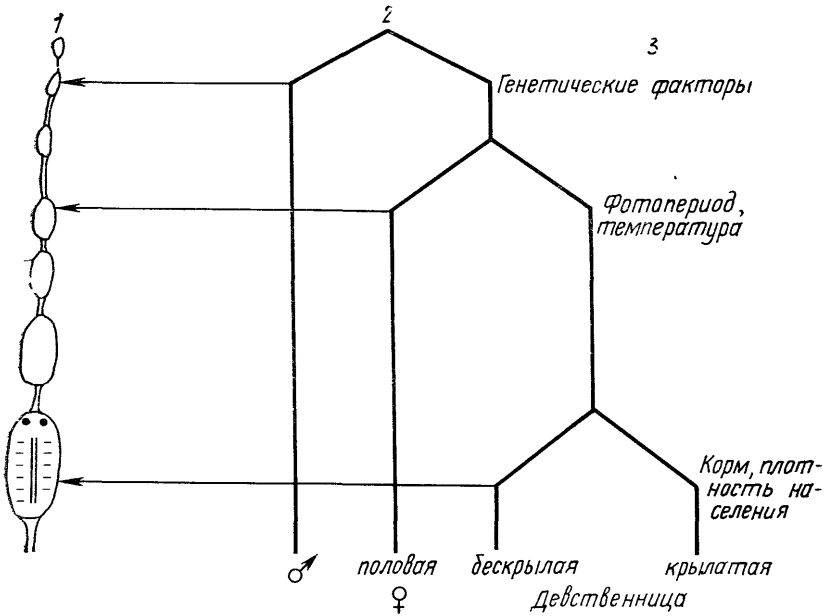


Рис. 161. Потенциальные возможности дифференцировки в потомстве бескрылых девственниц тли *Megoura viciae* в ходе эмбриогенеза (по Lees, 1966):

1 — яйцевая трубка девственницы с развивающимися в ней эмбрионами (процессы дифференцировки соотнесены во времени со стадиями развития эмбрионов), 2 — схема дифференцировки, 3 — факторы, определяющие дифференцировку

Факторы, определяющие способ размножения галлиц, изучены недостаточно. Показано, что личинки *H. rugmaea* размножаются партеногенетически в случае богатого содержания в пище гликогена, а при недостаточном его содержании претерпевают метаморфоз. По-видимому, важное значение в регуляции размножения галлиц могут иметь и другие сезонные изменения экологических факторов (длины дня, температуры, влажности и др.).

С особым способом размножения — *избирательным партеногенезом* — мы встречаемся у перепончатокрылых. В данном случае партеногенез является *аррентотокическим*: из оплодотворенных яиц развиваются самки, а из неоплодотворенных — самцы. При избирательном партеногенезе самки регулируют пол своих потомков путем оплодотворения части откладываемых яиц. У наездников высокий процент неоплодотворенных яиц и преобладание самцов в потомстве определяются взаимными контактами самок и наличием мелких непредпочитаемых хозяев.

Бесполое размножение среди насекомых известно только на эмбриональной стадии у веерокрылых и у некоторых эндопаразитических перепончатокрылых. Сущность этого способа размножения, получившего название *полиэмбрионии*, заключается в том, что из одного яйца развивается не один зародыш, а несколько. На постэмбриональных стадиях бесполое размножение у насекомых не встречается.

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ МУЖСКИХ ПОЛОВЫХ ОРГАНОВ

Мужские половые железы насекомых представлены двумя *семенниками* (рис. 162, 4), которые иногда срастаются вдоль медиальной линии. В состав семенника входит от одной до нескольких десятков отдельных трубочек, называемых *семенными фолликулами*. Исходное для всех насекомых число фолликулов в семеннике равно 7, что соответствует количеству парных зачатков половых органов, образующихся во время эмбриогенеза. Семенники полужесткокрылых обычно имеют по 7 фолликулов, но у большинства других насекомых наблюдаются значительные отклонения от этого исходного состояния семенников. Так, у колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* в каждом семеннике насчитывается от 22 до 24 фолликулов, а у хрущака *Tribolium confusum* — только 6. Вторичное увеличение числа фолликулов до 60—80 в одном семеннике наблюдается у тараканов и прямокрылых. С другой стороны, у двукрылых и блох семенник имеет один фолликул.

В семенных фолликулах протекают процессы *сперматогенеза* сопровождающиеся размножением зародышевых клеток и формированием сперматозоидов. Созревшие сперматозоиды транспортируются по системе семяпроводов, составленных из парных *семяпротоков* и *семяизвергательного канала* (рис. 162, 5, 6). Семяпротоки берут начало от семенников, а заканчиваются *семенными пузырьками* (рис. 162, 7), в которых сперма накапливается перед поступлением ее в семяизвергательный канал. Последний выводит сперматозоиды наружу через мужские копулятивные органы. Обычно самцы насекомых имеют только одно половое отверстие и один копулятивный орган — *пенис*, расположенный на конце девятого стернита брюшка. Однако в трех отрядах (у протур, поденок и уховертков) у самцов 2 копулятивных органа.

В типичном для многих насекомых удлинённом семенном фолликуле самые молодые зародышевые клетки находятся в верхушечной части, а вполне сформированные сперматозоиды — у выхода из него (рис. 163). В сферических фолликулах (например, у бабочек) молодые клетки располагаются по периферии, а более зрелые — ближе к центру.

Верхушечная часть удлинённого фолликула называется *гермарием* (рис. 163, 2). Кроме многочисленных сперматогониев, здесь находится одна крупная апикальная клетка, которая, вероят-

но, выполняет трофическую функцию. В обеспечении развивающихся зародышевых клеток питательными веществами большую роль играют также эпителиальные клетки, образующие оболочку фолликула.

В германии сперматогонии быстро растут и претерпевают ряд митотических делений, превращаясь в диплоидные сперматоциты первого порядка, которые после двукратного мейотического

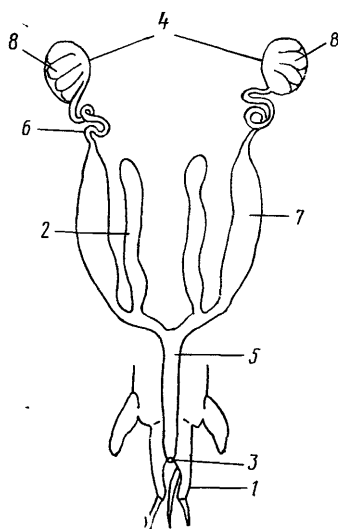


Рис. 162. Схема мужских половых органов насекомого (по Weber, 1954):

1 — копулятивные придатки, 2 — придаточная железа, 3 — половое отверстие, 4 — семенники, 5 — семяизвергательный канал, 6 — семяпровод, 7 — семенной пузырек, 8 — семенные фолликулы

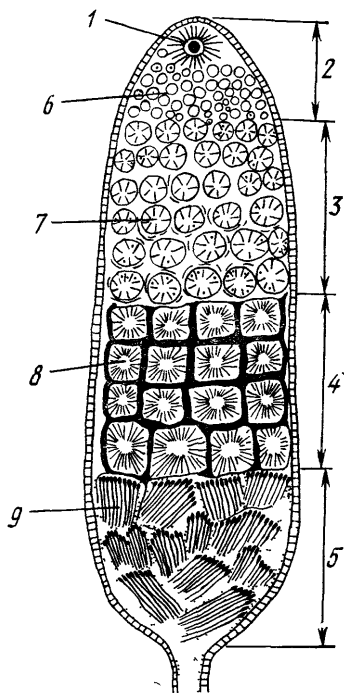


Рис. 163. Схема семенного фолликула (по Obenberger, 1952):

1 — апоикальная клетка, 2 — гермариум, 3 — зона роста, 4 — зона созревания, 5 — зона формирования сперматозоидов, 6 — сперматоциты первого порядка, 7 — сперматиды, 8 — семенные цисты, 9 — сперматозоиды

деления дают сперматиды (рис. 163, 6, 7). Все сперматиды, возникающие из одной исходной клетки, оформляются в группы — семенные цисты, окруженные общей оболочкой (рис. 163, 8). Эти цисты становятся хорошо заметными в двух последующих участках фолликула — в зонах *роста* и *созревания* (рис. 163, 3, 4). В пределах каждой цисты клеточные деления протекают синхронно; образующиеся после деления дочерние клетки полностью не разобщены, потому что между ними сохраняются цитоплазматические мостики. Число сперматидов в цисте удовлетворяет формуле 2^n , где n , как правило, равно 5, 6, 7 или 8.

Наиболее близкий к выходу участок фолликула — это зона формирования (рис. 163, 5), где сперматиды вытягиваются в длину, располагаются параллельными рядами в каждой цисте и превращаются в сперматозоиды (рис. 163, 9). Обычно процессы сперматогенеза протекают во время развития личинок или куколок, поэтому в семенниках имаго нет сперматогониев и сперматоцитов: здесь обнаруживаются только сперматиды и сперматозоиды.

В типичном сперматозоиде насекомого передний конец не расширен, головка не обособлена от хвостика, но прикрыта шапочковидной структурой, представляющей собой акросому (рис. 164). По-видимому, отсутствие хорошо выраженной головки сперматозоида связано с приспособлением насекомых к наземному образу жизни. Яйца насекомых окружены плотными оболочками, защищающими их от потерь воды. В момент оплодотворения сперматозоид проникает сквозь эти оболочки через одно из специальных отверстий — микропиле. Чтобы не происходило быстрое испарение воды из яйца, эти отверстия должны быть достаточно узкими. Поэтому для насекомых особенно выгодна удлиненная червеобразная форма сперматозоида, лишенная утолщенной головки, которая могла бы помешать ему пройти через микропиле. Однако сперматозоиды тараканов имеют хорошо выраженную головку, так как яйца у них защищены от высыхания стенками оотеки, и микропиле могут быть достаточно широкими.

В половой системе самцов семяпротоки сообщаются не только с семенниками, но и с *мужскими придаточными железами*. Эти железы чрезвычайно многочисленны у тараканов, но у большинства других насекомых обнаруживаются 1—2 пары придаточных желез (рис. 162, 2). Их основная функция заключается в формировании сперматофора, поэтому не удивительно, что эти железы наиболее сложно устроены у тех насекомых, для которых характерно сперматофорное осеменение (см. с. 253). Например, у саранчовых придаточная железа состоит из 16 отдельных трубочек, которые по гистологическим признакам могут быть разбиты на 8—9 типов. Формирование сперматофора происходит в результате синхронной активности всех железистых клеток, причем каждая трубочка поставляет материал, необходимый для построения определенных его участков. Сперматофор у саранчовых оформляется в мужских половых органах, а затем в готовом виде вводится в копулятивное отверстие самки. Иначе протекает процесс образования сперматофора у тараканов и чешуекрылых, у которых сперматозоиды инъецируются в женские половые пути вместе с выде-

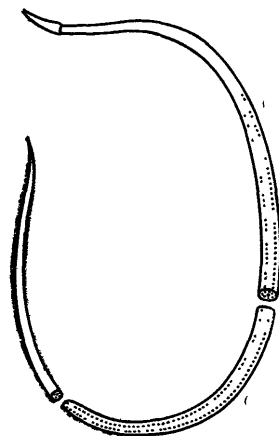


Рис. 164. Форма сперматозоида ручейника *Neurotona sp.* (по Phillips, 1970)

лениями придаточных желез самца. В этом случае сперматофор возникает из инъецируемых секреторных продуктов только в женских половых органах, поэтому его форма определяется не самцом, а самкой.

Вещества, выделяемые придаточными железами и стенками семяпроводов, могут участвовать в активации спермы. Например, у бабочек-павлиноглазок (*Saturniidae*) активные движения сперматозоидов в половой системе вызываются специальным полипептидом, содержащимся в секреторных продуктах непарного семяпровода.

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ ЖЕНСКИХ ПОЛОВЫХ ОРГАНОВ

Женские половые органы насекомых представлены двумя *яичниками* и *половыми путями*. Яичники состоят из отдельных яйцевых трубок — *овариол* (рис. 165, А, 7). У самок щетинохвосток в каждом яичнике насчитывается 7

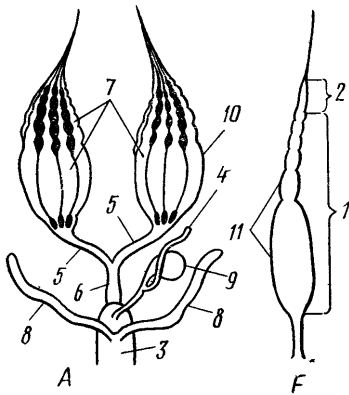


Рис. 165. Схема женских половых органов (А) и овариолы (Б) насекомого (по Snodgrass, 1935):

1 — вителлярий, 2 — гермарий, 3 — генитальная камера, 4 — железа семяприемника, 5 — латеральный яйцевод, 6 — медиальный яйцевод, 7 — овариолы, 8 — придаточные железы, 9 — семяприемник, 10 — яичник, 11 — яйцевые камеры

овариол, что, вероятно, соответствует их исходному числу. Однако в процессе эволюции у большинства насекомых происходила либо олигомеризация (уменьшение числа), либо полимеризация (увеличение числа) овариол. В результате олигомеризации возникли яичники современных чешуекрылых. Почти все представители этого отряда имеют по 4. овариолы в каждом яичнике. Для перепончатокрылых также характерно небольшое (менее 7) число яйцевых трубок. В разных семействах пчелиных (*Apoidea*) оно равно 3—4 парам; но у матки медоносной пчелы *Apis mellifera* происходит резкое

увеличение числа овариол в среднем до 160 пар. Максимальное число овариол (до 2000 с каждой стороны тела) достигается у яйцекладущих самок термитов. Таким образом, переход пчелиных и термитов к общественному образу жизни сопровождался полимеризацией овариол. Противоположное явление — уменьшение числа овариол в яичнике до 1—2 наблюдается при переходе насекомых к паразитизму и живорождению.

Число овариол, формирующих яичник, в значительной степени определяет потенциальную плодовитость насекомых. При недоедании у личинок малярийного комара *Anopheles maculipennis* число овариол в одном яичнике уменьшается с 200 до 70, а самки имеют пониженную плодовитость. У чешуекрылых недостаток корма во

Время гусеничного развития тоже сопровождается снижением плодовитости, но при этом сохраняется постоянное число овариол.

В типичной овариоле можно выделить 2 отдела: передний — *гермарий* и задний — *вителлярый* (рис. 165, Б). Сформировавшиеся в гермарии ооциты поступают в вителлярый, где они созревают, снабжаются питательными веществами и превращаются в яйцеклетки. Вителлярый поделен на ряд *яйцевых камер* (рис. 163, Б, 11). В каждой камере находится только одна половая клетка. По мере роста она приближается к выходу вителлярия. Поэтому последние яйцевые камеры особенно велики по размерам: они содержат самые старые, а, следовательно, и самые крупные яйцеклетки.

У насекомых обнаружено несколько функциональных типов овариол, различающихся по взаимоотношениям ооцитов с питающими их клетками. Овариолы, лишенные питательных клеток, носят название *паноистических* (рис. 166, А). В таких овариолах трофическое обслуживание ооцитов обеспечивается клетками фолликулярного эпителия (рис. 166, б). *Мероистические овариолы*, снабженные питательными клетками, подразделяются на 2 основных типа.

В *политрофических овариолах* питательные клетки находятся в каждой яйцевой камере и располагаются впереди той половой клетки, которую они обслуживают (рис. 166, Б). По мере роста ооцита питательные клетки уменьшаются в размерах и постепенно истощаются. Число клеток, связанных с одним ооцитом, всегда нечетное и строго постоянное у каждого вида, но варьирует от 1 до 127 у разных видов. Уховертки имеют по одной питающей клетке возле каждого ооцита, у пухоедов таких клеток 5, у бабочек — 7, а у высших мух — 15.

В *телотрофических овариолах* питательные клетки остаются в гермарии и образуют здесь многоядерную трофическую камеру,

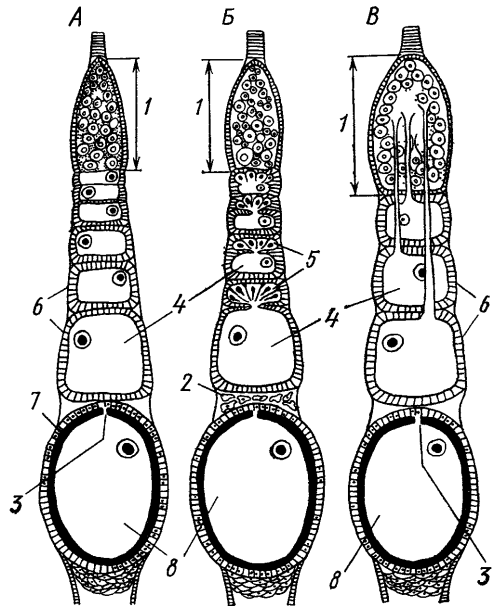


Рис. 166. Основные типы овариол (по Obenberger, 1952):

А — паноистический яичник; Б — политрофический; В — телотрофический; 1 — гермарий, 2 — дегенерирующие питательные клетки, 3 — микропиле, 4 — ооциты, 5 — питательные клетки, 6 — фолликулярные клетки, 7 — хорион, 8 — сформированная яйцеклетка

от которой тянутся длинные цитоплазматические тяжи, непосредственно проникающие в ооциты (рис. 166, В). По этим тяжам пищевые продукты транспортируются из трофической камеры к половым клеткам.

Яичники любого насекомого составлены только из одного типа овариол — паноистических, политрофических или телотрофических. Паноистические яичники считаются наиболее примитивными и исходными для всего класса насекомых. Они обнаруживаются у первичнообескрылых, прямокрылых, тараканов, стрекоз, поденок, веснянок, трипсов и у рода *Boreus* из отряда скорпионниц. Политрофические яичники свойственны ухверткам, группе близких отрядов из надотряда сеноедообразных, жесткокрылым подотряда Adepnaga, сетчатокрылым, перепончатокрылым, ручейникам, чешуекрылым, двукрылым и скорпионницам, кроме рода *Boreus*. Телотрофические яичники найдены у равнокрылых, полужесткокрылых, жесткокрылых подотряда Polyphaga, вислокрылок и верблюдонок. Распределение функциональных типов яичников по основным филогенетическим ветвям крылатых насекомых подтверждает вывод об относительной примитивности паноистических овариол по сравнению с мероистическими (рис. 167).

В примитивном яичнике, свойственном поденкам, овариолы располагаются в ряд вдоль простого полового протока (рис. 168, А). У прямокрылых однорядно расположенные овариолы смещаются к переднему концу яичника, а половые пути приобретают более сложное строение (рис. 168, Б). Для других насекомых характерно такое состояние яичника, когда овариолы собираются в кисть, от которой начинаются усложненные половые пути (рис. 168, В).

У поденок половые протоки двух яичников не сливаются и заканчиваются двумя половыми отверстиями, расположенными на конце седьмого брюшного стернита (рис. 168, А). В соответствии с таким строением женской половой системы самцы поденок имеют 2 пениса (см. с. 259). У всех остальных насекомых от яичников отходят 2 *латеральных яйцевода* (см. рис. 165, А; 168, Б, В, 1). Сливаясь друг с другом, они образуют непарный *медиальный яйцевод* (см. рис. 165, А; 168, Б, В, 2). Как правило, медиальный яйцевод не открывается самостоятельно наружу, а сообщается с расширенной *генитальной камерой* (см. рис. 165, А, 3). Наружное отверстие генитальной камеры служит и для откладки яиц, и для введения пениса при копуляции (рис. 168, Б, 5). Однако у большинства бабочек копулятивное и половое отверстия разделены; они расположены на разных брюшных сегментах: одно на восьмом, а другое — на девятом (рис. 168, В). У живородящих видов яйца попадают из медиального яйцевода в особое расширение половых путей — *матку*, где и происходит развитие эмбрионов.

Во время копуляции самка получает от самца сперму, которая сохраняется в *семяприемнике*, а при откладке яиц используется для их оплодотворения. Обычно имеется только один непарный

семяприемник, представляющий собой впячивание покровов на восьмом стерните брюшка и открывающийся внутрь генитальной камеры (см. рис. 165, А; 168, В, В, 7). Проток семяприемника, сообщающийся с генитальной камерой, снабжен специальной железой (см. рис. 165, А, 4).

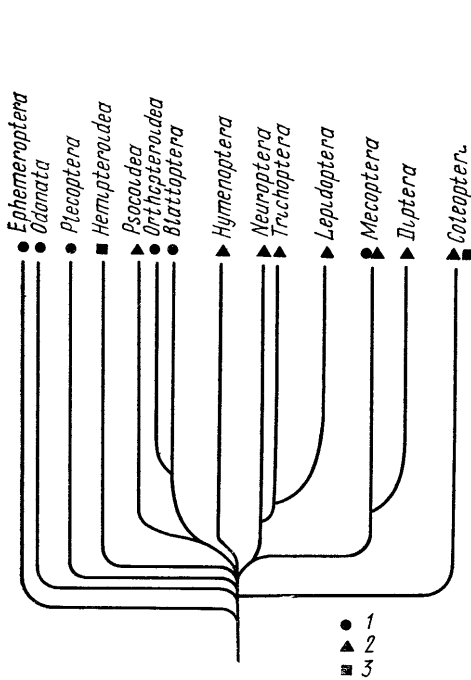


Рис. 167. Распределение функциональных типов овариол на филогенетической схеме крылатых насекомых:
1 — паноистические овариолы, 2 — мероистические-политрофические, 3 — мероистические-телотрофические

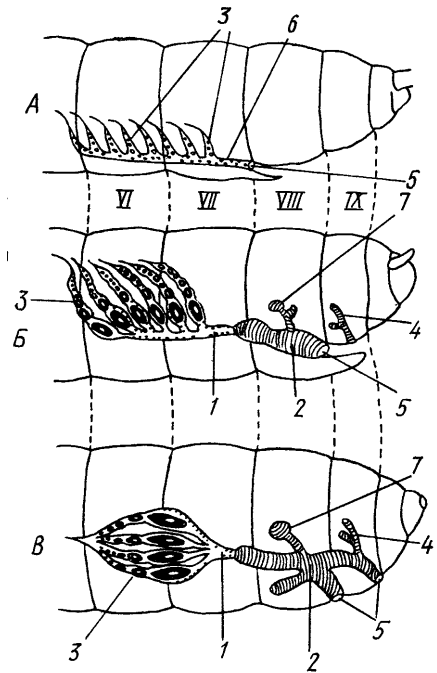


Рис. 168. Схема расположения яйцеклеток и половых путей в брюшке поденок (А), прямокрылых (Б) и чешуекрылых (В) (по Weber, 1954):

1 — латеральные яйцеводы, 2 — медиальные яйцеводы, 3 — овариолы, 4 — придаточные железы, 5 — половые отверстия, 6 — половой проток, 7 — семяприемник, VI—IX — брюшные сегменты

Придаточные железы женской половой системы открываются либо наружным отверстием, расположенном на девятом сегменте брюшка (рис. 168, Б, 4), либо внутренним отверстием, ведущим в полость генитальной камеры (см. рис. 165, А; 168, В, 4). Клейкий секрет этих желез служит для прикрепления яиц к субстрату, а у тараканов и богомолов — для образования оотеки. У стебельчатобрюхих перепончатокрылых одна из придаточных желез превращается в ядовитую железу, а другая — в смазочную, продуцирующую секрет для смазки яйцеклада или жала.

ООГЕНЕЗ, ВИТЕЛЛОГЕНЕЗ И ФОРМИРОВАНИЕ ЯИЦ

В овариолах яичников протекают следующие физиологические процессы: 1) оогенез, т. е. размножение и рост первичных зародышевых клеток, сопровождающиеся их дифференцировкой на зрелые яйцеклетки и питательные клетки; 2) вителлогенез, т. е. снабжение яйцеклеток запасными питательными веществами. Проходя по половым путям, яйцеклетки покрываются яйцевыми оболочками и превращаются в яйца. Кроме того, половые пути самки служат для осеменения и сохранения жизнеспособных сперматозоидов, оплодотворяющих яйца.

Оогенез включает 3 основных этапа: 1) многократные митотические деления первичных зародышевых клеток с образованием оогониев; 2) повторные митотические деления оогониев с их последующей дифференцировкой на ооциты и питательные клетки; 3) мейотические деления ооцитов, в результате которых образуются гаплоидные яйцеклетки, способные к дальнейшему развитию и слиянию со сперматозоидами.

Митотические деления и дифференцировка оогониев протекают в гермарио овариолы, а в вителляррии осуществляются мейоз и рост ооцитов. Последовательность явлений, формирующих яйцеклетку, называется овариальным циклом. В яичниках насекомых овариальные циклы, как правило, не разделены во времени и могут накладываться друг на друга.

У взрослых самок, обладающих телотрофическими яичниками, митотические деления в гермарио не наблюдаются, а оогонии здесь отсутствуют. В паноистических и политрофических овариолах оогонии обнаруживаются у вполне зрелых самок. Эти особенности оогенеза дополняют приведенную выше характеристику трех основных типов яичников, встречающихся в классе насекомых.

Вещества, необходимые для питания эмбриона, накапливаются в яйцеклетках в виде белковых желточных шаров, липидных желточных шаров и гранул гликогена. Все эти вещества образуют *желток яйца*. *Вителлогенез*, т. е. процесс отложения желтка, начинается с момента вступления молодого ооцита в вителляррий и продолжается до оформления яйцевых оболочек.

В опытах с использованием автордиографических методов доказано, что место наиболее активного отложения желтка — поверхностная зона яйца. Очевидно, исходные продукты для вителлогенеза берутся из гемолимфы. Их переработка и транспортировка к ооцитам осуществляются фолликулярным эпителием. Проходя через вителляррий и захватывая питательные вещества, ооциты сильно увеличиваются в объеме.

Белковые желточные шары составляют наибольшую часть питательных веществ, накапливаемых при вителлогенезе. Белковый материал, включаемый в желток, синтезируется либо в жировом теле, либо в самих яичниках. Белки первой группы называются *вителлогенинами*, белки второй группы — *овогенинами*.

Вителлогенины образуются в трофоцитах жирового тела, выделяются в гемолимфу и транспортируются ею к ооцитам. Они поглощаются ооцитами путем пиноцитоза в виде цельных молекул, проникающих сквозь стенки вителлярия. Процесс проникновения вителлогенинов в яичник протекает на имагинальной стадии и завершается быстро. У самок сверчка *Gryllus domesticus* через 16 ч после внутрисполостной инъекции белкового гидролизата, меченного по углероду, радиоактивные белки обнаруживаются в овариолах.

Синтез овогенинов осуществляется фолликулярным эпителием, питательными клетками и самими ооцитами. Видимо, основным поставщиком овогенинов является фолликулярный эпителий, а «полуфабрикаты», необходимые для синтеза этих белков, берутся из плазмы гемолимфы. Путем использования радиоактивной метки показано, что овогенины возникают в фолликулярных клетках, затем по межклеточным пространствам переходят в вителлярии и захватываются ооцитами.

При синтезе овогенинов в мериоистических яичниках питательные клетки и ооциты тесно взаимодействуют друг с другом. Как правило, питательные клетки доставляют в ооциты не готовые белки, а лишь исходные продукты для их синтеза и нуклеиновые кислоты, в которых зашифрована информация о расположении аминокислотных остатков в синтезируемых белках. Руководствуясь этой информацией, сами ооциты создают необходимые овогенины. Использование гистохимических и автордиографических методов позволило доказать факт передачи РНК от питательных клеток к ооцитам. Вероятно, это иРНК. У равнокрылых по цитоплазматическим тязам, соединяющим питательные клетки с ооцитами, переносятся даже целые рибосомы, в которых тРНК соединяет аминокислоты в полипептидные цепочки.

Липидные желточные шары встречаются в яйцеклетках реже белковых и присутствуют в меньших количествах. Гранулы гликогена образуются на самых поздних этапах вителлогенеза после того как завершается формирование липидных и белковых шаров. В состав этих гранул включается гликоген, который синтезируется в яичниках из трегалозы, растворенной в плазме гемолимфы.

У пчел и шмелей синтез гликогеновых молекул осуществляется фолликулярным эпителием, а у ухверток — питательными клетками.

При превращении ооцита в яйцеклетку его тонкая клеточная оболочка дает начало желточной оболочке. На начальных этапах образования желточная оболочка имеет пористое строение, но затем она становится сплошной. Поверх нее образуется *хорион*, который в яйце насекомого играет ту же роль, что и скорлупа в яйце птицы.

Хорион секретируется фолликулярными клетками, поэтому на поверхности яйца часто можно увидеть ребрышки, отвечающие очертаниям этих клеток. Образование хориона напоминает про-

цесс секреции кутикулы в покровах. У клопа *Rhodnius prolixus* наружная оболочка яйца — экзохорион состоит из веществ липопротеиновой природы.

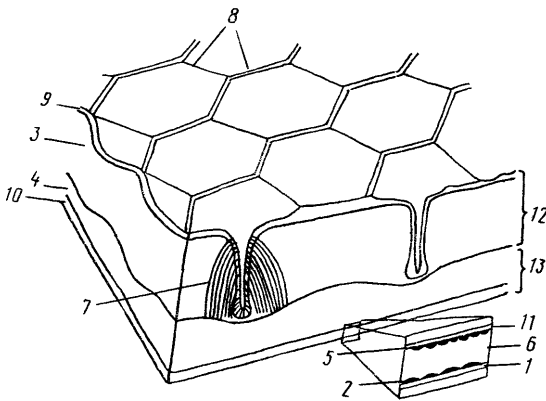


Рис. 169. Схема расположения слоев в яйцевых оболочках клопа *Rhodnius prolixus* (по Beament, 1946):

1 — восковой слой, 2 — внутренний полифеноловый слой, 3 — мягкий экзохорион, 4 — мягкий эндохорион, 5 — наружный полифеноловый слой, 6 — протеиновый слой, 7 — поровые каналцы, 8 — ребрышки, соответствующие очертаниям фолликулярных клеток, 9 — уплотненный экзохорион, 10 — уплотненный эндохорион, 11 — цементный слой, 12 — экзохорион, 13 — эндохорион

проницаем для воды и ее проникновение внутрь яйца происходит через *гидропиле* — особые поры в задней части хориона.

При формировании яйцевых оболочек на поверхности яйцеклетки возникает *микропиле*, которое имеет вид системы микроскопических канальцев, открывающихся наружу. Эти канальцы образуются вокруг длинных цитоплазматических отростков фолликулярных клеток. Обычно имеется 10—20 канальцев, но иногда их число ограничивается 1—2. Микропиле выполняет двойную функцию. Эти канальцы служат и для проникновения сперматозоидов во время оплодотворения, и для дыхания развивающегося эмбриона. Газообмен яиц может также осуществляться через специальные поры — *аэропиле*.

РОЛЬ ГОРМОНОВ В РЕГУЛЯЦИИ РАЗМНОЖЕНИЯ

В гормональной регуляции размножения насекомых участвуют прилежащие тела и нейросекреторные клетки мозга. Деятельность этих органов управляется нервными клетками и рецепторами, воспринимающими действие экологических факторов.

Прилежащие тела выделяют ювенильные гормоны, которые обладают гонадотропным действием на имагинальной стадии. Процессы сперматогенеза не подвержены влиянию гормонов, поэ-

Более тонкая внутренняя оболочка — эндохорион имеет сложный химический состав, причем жирные соединения находятся в самом внутреннем восковом слое (рис. 169).

В яйцах, развивающихся во влажной почве, в тканях растений и животных, хорион обладает высокой проницаемостью для воды и развитие зародыша нередко сопровождается набуханием яиц.

При развитии яиц в условиях пониженной влажности вырабатываются различные приспособления, защищающие зародыш от высыхания. У саранчи *Melanoplus differencialis* почти весь хорион мало

тому у самцов гормональные факторы могут регулировать лишь половую активность, развитие придаточных желез и формирование сперматофоров. У самок наиболее отчетливые гонадотропные эффекты ювенильных гормонов проявляются в стимуляции вителлогенеза. Поэтому при низком гормональном титре рост ооцитов обычно приостанавливается и даже наблюдается дегенерация уже сформировавшихся яйцеклеток. У самок, способных к повторным яйцекладкам, обнаруживаются циклические изменения объема прилежащих тел, отвечающие циклам развития ооцитов.

У многих насекомых ювенильные гормоны стимулируют синтез вителлогенинов в жировом теле и поступление синтезированных белков через стенки яичников в ооциты. После удаления прилежащих тел у самок саранчи *Schistocerca gregaria* белковая фракция, соответствующая вителлогенину, почти полностью исчезает из гемолимфы (рис. 170). У тараканов вителлогенины также образуются только в присутствии прилежащих тел или синтетического ювенильного гормона. Однако у некоторых насекомых (например, у матки медоносной пчелы) обнаружено слабое влияние ювенильных гормонов на синтез вителлогенинов и яйцекладку.

Секреторная активность прилежащих тел регулируется *мозгом*, который приводит ее в соответствие с экологическими условиями и состоянием яичников.

У самок клопов и тараканов поступление пищи в кишечник стимулирует секрецию гонадотропного гормона и его выделение в гемолимфу. У живородящего таракана *Leucophaea maderae* секреторная функция прилежащих тел активируется как питанием, так и спариванием. Показано, что в этих случаях стимулирующие влияния мозга передаются на прилежащие тела через связывающие их нервные волокна.

Во время имагинальной диапаузы мозг создает и поддерживает неактивное состояние прилежащих тел (см. с. 252). Их инактивация

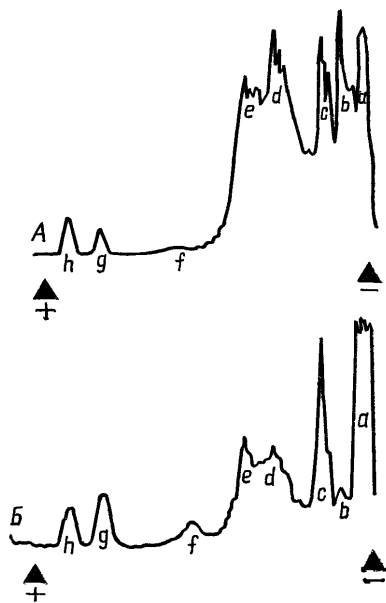


Рис. 170. Изменения белкового состава гемолимфы у самок саранчи *Schistocerca gregaria* после удаления прилежащих тел (по Highnam, Hill, 1977):

А — до удаления прилежащих тел; Б — после удаления; белковый состав гемолимфы определяли с помощью электрофореза на полиакриламидном геле; на графиках каждый пик (а—h) соответствует белковой фракции, относительное содержание которой выражено в высоте пика; фракция б, почти полностью исчезающая после удаления прилежащих тел, соответствует вителлогенину

у диапаузирующих самок может обуславливаться как тормозящими нервными импульсами мозговых нейронов, так и отсутствием в гемолимфе нейрогормонов, поставляемых нейросекреторными клетками мозга. Если ювенильные гормоны, выделяемые прилежащими телами на имагинальной стадии, в основном контролируют вителлогенез, то связанные с размножением функции нейрогормонов мозга более многообразны. Мозговые гормоны определяют секреторную активность прилежащих тел, оказывают самостоятельное влияние на процессы оогенеза, управляют синтезом запасных и транспортных продуктов жирового тела, контролируют репродуктивное поведение самцов и самок.

В качестве общего вывода можно считать, что гормональная регуляция размножения насекомых основана на видоспецифичных взаимодействиях между гормонами мозга и прилежащих тел. Так, у саранчи *Schistocerca gregaria* прилежащие тела осуществляют полное управление половым поведением самцов, а у азиатской перелетной саранчи *Locusta migratoria migratorioides* половое поведение самцов управляется нейросекреторными С-клетками протоцеребрума и дополнительно стимулируется прилежащими телами. У таракана *Leucophaea maderae* только прилежащие тела необходимы для запуска вителлогенеза, а у колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* вителлогенин синтезируется лишь в присутствии двух гормонов, один из которых соответствует ювенильному гормону, а другой — нейрогормону медиальных нейросекреторных клеток мозга.

ПОЛОВЫЕ ФЕРОМОНЫ

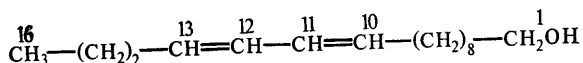
Половые феромоны (телергоны) принадлежат к аттрактантам, т. е. к химическим веществам, привлекающим насекомых. Феромоны действуют как дистантные раздражители и воспринимаются обонятельными рецепторами, расположенными на антеннах. Раздражение этих рецепторов обуславливает специфические рефлекторные реакции, обеспечивающие сближение полов и спаривание.

У ряда насекомых половой феромон выделяется самцами и привлекает самок. Так, самцы хищных скорпионовых мух рода *Harpobittacus*, поймав добычу, выпячивают на брюшке красноватые пузырьки, которые выделяют аттрактант с затхлым запахом, привлекающим самок. Копуляция происходит во время поедания дамкой добычи. Однако в большинстве случаев феромон выделяется самками и привлекает самцов. По-видимому, такую систему химической связи, которая направлена от самки к самцу, следует считать первичной для крылатых насекомых.

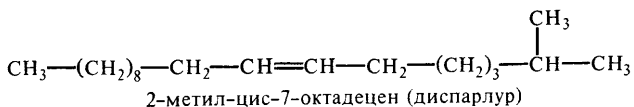
Источниками половых феромонов служат клетки специализированных кожных желез, находящихся на разных участках тела. У самок чешуекрылых такие железы чаще всего располагаются на мягкой мембране между VIII и IX сегментами брюшка. Феромонная железа образует сплошное кольцо вокруг этих сегментов или булавовидное выпячивание на дорсальной стороне межсегмент-

ной мембраны. У некоторых видов железа может выворачиваться наружу.

Половые феромоны насекомых относятся к разным классам органических соединений. Для чешуекрылых типичны такие феромоны, которые по химической структуре соответствуют длинноцепочечным спиртам, альдегидам или эфирам. Например, феромон тутового шелкопряда *Bombyx mori* — бомбикол — ненасыщенный неразветвленный спирт 10,12-гексадекадиент-1-ол, имеющий следующую формулу:



Бомбикол был экстрагирован из брюшных сегментов 500000 девственных самок *B. mori*. Наибольшей биологической активностью обладает транс-цис-изомер этого соединения, в котором 10-ый и 11-ый атомы углерода находятся в положении транс-, а 12-й и 13-й атомы — в положении цис-. Остальные изомеры (цис-транс, цис-цис и транс-транс) гораздо слабее привлекают самцов. У непарного шелкопряда *Ocneria dispar* половым феромоном служит другое длинноцепочечное соединение:



Самцы многих чешуекрылых проявляют высокую избирательную чувствительность к половому феромону самки своего вида. Количество самцов, привлеченных одиночной бабочкой-самкой, может быть огромным и достигать нескольких тысяч. Считается, что самцы китайского дубового шелкопряда *Antheraea pernyi* могут отыскать самку по ее запаху с расстояния до 6 км, а предельное расстояние целенаправленного полета к самке составляет не менее 500 м. Опыты Ю. А. Елизарова и С. А. Семеновой показали, что у павлиноглазки *Actias artemis* при оптимальных экологических условиях половой феромон может обеспечить ориентацию самцов к самкам с расстояния до 1 км.

Самец совки *Trichoplusia ni*, обнаружив запах феромона, выдвигает антенны вверх и вперед, начинает трепетать крыльями и летит навстречу потоку воздуха с запахом. Приблизившись к самке, самец совершает над ней стоячий полет, прикасаясь антеннами и передними лапками к последним сегментам брюшка. Самцы пытаются копулировать с предметами, обработанными экстрактами из брюшек самок, и с самцами, если помещение насыщено запахом полового феромона. После ампутации антенн самец не ищет самку и не копулирует с ней. Опытами в темных садках и с разрушением тимпанальных органов показано, что зрительные и

слуховые стимулы не влияют на спаривание. Попытки обнаружить половой феромон самцов *T. ni* оказались безуспешными. Аналогичная система феромонной связи свойственна и многим другим насекомым.

Половые феромоны находят успешное применение в программах борьбы с вредными насекомыми. В настоящее время широко используются секс-ловушки, снабженные половыми феромонами, в целях надзора за появлением вредителей и определения обилия таких вредных видов, как непарный шелкопряд *Ocneria dispar*, хлопковая моль *Pectinophora gossypiella*, яблонная плодожорка *Laspeyresia pomonella* и хлопковый долгоносик *Anthonomus grandis*. Применение секс-ловушек в защите растений позволяет сократить количество инсектицидных обработок и повысить эффективность истребительных мероприятий.

ЛИТЕРАТУРА

- Ахрем А. А., Левина И. С., Титов Ю. А.* Экдизоны — стероидные гормоны насекомых. Минск, 1973.
- Воскресенская А. К.* Функциональные свойства нервно-мышечного прибора насекомых. М. — Л., 1959.
- Гилмур Д.* Метаболизм насекомых. М., 1968.
- Гилъяров М. С.* Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше. М., 1970.
- Гормональная регуляция* развития насекомых. Тр. Всесоюз. энтомол. об-ва, т. 64. Л., 1983.
- Грибакин Ф. Г.* Механизмы фоторецепции насекомых. Л., 1981.
- Джекобсон М.* Половые феромоны насекомых. М., 1976.
- Елизаров Ю. А.* Хеморецепция насекомых. М., 1978.
- Еськов Е. К.* Акустическая сигнализация общественных насекомых. М., 1979.
- Жантиев Р. Д.* Биоакустика насекомых. М., 1981.
- Криммер М. З., Шамируин А. А.* Химия ювенильного гормона и его аналогов. Кишинев, 1972.
- Кузнецов Н. Я.* Основы физиологии насекомых. М. — Л., 1948, т. 1; 1953, т. 2.
- Лопатина Н. Г.* Сигнальная деятельность в семье медоносной пчелы. Л., 1971.
- Мазохин-Поршняков Г. А.* Зрение насекомых. М., 1965.
- Мандельштам Ю. Е.* Нейрон и мышца насекомого. Л., 1983.
- Мариковский П. И.* Чем питаются насекомые. Алма-Ата, 1977.
- Плотникова С. И.* Структурная организация центральной нервной системы насекомых. Л., 1979.
- Поливанова Е. Н.* Функциональный аспект эмбриогенеза насекомых. М., 1982.
- Прингл Дж.* Полет насекомых. М., 1963.
- Руководство по физиологии органов чувств насекомых / Под ред. Г. А. Мазохина-Поршнякова.* — М., 1977.
- Свидерский В. Л.* Нейрофизиология полета насекомых. Л., 1973.
- Свидерский В. Л.* Основы нейрофизиологии насекомых. Л., 1980.
- Свидерский В. Л.* Полет насекомого. Л., 1980.
- Современные проблемы структуры и функции нервной системы насекомых. Тр. Всесоюз. энтомол. об-ва, т. 53. Л., 1969.
- Тыщенко В. П.* Основы физиологии насекомых. Часть 1. Физиология метаболических систем. Л., Изд-во ЛГУ, 1976.
- Тыщенко В. П.* Основы физиологии насекомых. Часть 2. Физиология информационных систем. Л., Изд-во ЛГУ, 1977.
- Тыщенко В. П.* Физиология фотопериодизма насекомых. Тр. Всесоюз. энтомол. об-ва, т. 59, Л., 1977.
- Уигглсуорт В. Б.* Физиология насекомых. М.— Л., 1937.
- Филиппович Ю. Б., Минина Н. И.* Ферменты насекомых. Итоги науки и техники. Сер. «Биологическая химия», т. 9. М., 1976.
- Францевич Л. И.* Зрительный анализ пространства у насекомых. Киев, 1980.
- Фриш К.* Пчелы, их зрение, обоняние, вкус и язык. М., 1955.
- Фриш К.* Из жизни пчел. М., 1980.
- Царичкова Д. Б.* Физиология нервной системы и органов чувств насекомых. Киев, 1978.
- Цвиленева В. А.* К эволюции туловищного мозга членистоногих. Л., 1970.
- Шовен Р.* Физиология насекомых. М., 1953.

- Bursell E.* An introduction to insect physiology. London — New York 1970
- Gilmour D.* The biochemistry of insects New York — London 1961
- Insect Neurobiology* Amsterdam — Oxford, North — Holl. 1974
- Insect Physiology.* New York — London, Wiley, 1953
- Mordue W., Goldsworthy G. J., Blaney W. M., Brady J.* Insect physiology. Blackwall Sci. Publ., Oxford et al., 1979.
- Patton R. L.* Introductory insect physiology. Philadelphia — London, 1963.
- The physiology of Insecta.* New York — London, 1973, vol. 1; 1974 vol. 2, 3, 4, 5, 6.
- Wigglesworth V. B.* The principles of insect physiology. London, 1967.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

Абсорбция инсектицидов 32
Автоматизм сердца миогенный 127
— — нейрогенный 127
Автоксины 162
Агглютинация 112, 113
Агенты антихолинэстеразные 152,
153*, 163
Адаптация к дефициту влаги 29
— редепторов 211, 212, 223
— световая 223 *
— темновая 223 *
— хроматическая 24, 25
Адвентиция 122
Аденин 20, 90, 95
Аденозиндифосфорная кислота (АДФ)
13, 175*
Аденозинтрифосфорная кислота
(АТФ) 13, 52, 53, 56, 175*
Адипогемоциты 110—112
Адреналин 154
Аккомодация 227
Акросома 261
Аксоны 137—151, 156, 158, 162, 196,
200—202, 215, 216, 222—224, 246
— быстрые (*F*) 176—178*, 180, 181, 183,
186
— возбуждающие 44, 186
— гигантские 140, 141*— 147*— 149*,
150, 155, 160
— медленные (*S*) 176—178*, 181, 183, 186
— нейросекреторные 176
— пусковые 177
— регулирующие 177
— тормозные (*I*) 44, 176 — 178*, 186
Активаторы сперматозоидов 254, 255
Активация мышечных сокращений 182—
184
Активность биоэлектрическая вызванная
159—160*, 161*
— спонтанная 44, 128, 161, 162, 165
— двигательная 35, 122, 168, 221
— мышечная, см. Работа мышечная
— пещеварительных ферментов 68, 70—
76
— половая 252, 269
— следовая ритмическая 157
— спайковая 19?, 194

* Звездочка — ссылка на рисунок.

10*

— эстеразная 110
Активный ответ мембраны 180, 181
Актин 175
Актомиозин 175
Акты локомоторные 168, 169, 198, 201
— поведенческие, см. Поведение
Акцепторы обонятельных раздражителей
219
— электронов 52, 56
 β -Аланил-1-тирозин 108
Аланин 70, 78, 79, 107
Аллантоин 95—97
Аллетрин 162
Альбумин яичный 78, 86
Альбумины 109
Альдегиды 271
Амилаза 65, 68, 70—72
Аминокислоты 49, 51, 61, 64, 68, 70, 75, 78,
80, 91, 120, 121, 255, 267
— в экскретах 95—97
— заменимые 78, 79, 82, 107, 109
— незаменимые 78, 79, 85, 87
— свободные гемолимфы 99, 101
— серусодержащие 15
Аминопептидазы 75
Аммиак 95—97
Анализатор 195
— висцеральный 196
— вкусовой 196, 211—213
— высший 169
— гравитационный 196
— двигательный 196, 198
— зрительный 195, 220—233
— обонятельный 196, 213—219
— слуховой 196
— тактильный 196
— температурный 196
Анаэробиз 110
Анаэробный распад субстратов 52—
58
Анионы 92, 212
— гемолимфы 99, 104, 105
Антибиотики в гемолимфе 113, 114
Антигены 114
Антикоагулянты 64, 65
Антиметаболиты 6
Антитела 114
Антифиданты 6, 84
Антрахиноны 18, 19

Аорта 90, 122—125, 234
Апнейстические насекомые 33, 34
Арбутин 74
Аргинин 78, 79, 95, 97, 107
Аргининфосфат 175
Артроподин 14
Атриум 36—38
Аттрактанты 78, 82—85, 213, 216 218,270
Афаги 62
N-Ацетилглюкозамин 13, 72
N-Ацетилдофамин 16
Ацетилхолин 128, 129, 152—154*—
155, 185, 189
Аэробный распад субстратов 52—58
Аэропиле268

Белки 18, 21, 22, 48, 61, 85, 94, 95, 97, 110,
213, 219, 223, 240, 254, 255, 267, 269
— антибактериальные 114
— в составе дыхательных ферментов 55
56
— гемолимфы 98, 105, 108—110, 113,
114, 269
— жирового тела 117, 118, 121
— кутикулы 10, 12, 14—16, 31, 32, 109
— перитрофической оболочки 61
— пищевого рациона 68, 70, 77, 78, 83
— половые 108, 109
— прокутикулы 8
— сократительные 173, 175
— яйцеклеток 266, 267
Белок альбуминоподобный 108, 109
— куриный 114
Биологическая кибернетика 5
Биоломинесценция 52, 189
Бионика 5
Биоптерин 20
Биосинтез 52, 82
— аминокислот 78, 82
— белков 107, 117, 121, 240, 250
— — шелка 108
— вителлогенинов 266, 267, 269
— гликогена 119
— глицеридов 120
— гормонов 240—242, 251
— жирных кислот 120
— макроэргических соединений 175
— меланинов 22
— нуклеиновых кислот 121 122 240 250
— овогенинов 266, 267
— оммохромов 21
— птеринов 20
— трегалозы 105, 119
— фенолов 14, 16
— ферментов 68, 240
— хитина 13

Биотехнология 6
Биотин 82, 87
Бомбикол 218, 271
Бурсикол 16, 17, 235, 238, 246, 247

Вагина 254
Вакцинация 114
Валин 78, 79, 107, 121
Вдох, см. Инспирация
Вентиляционный цикл 41, 42, 45
Вентиляция жаберных лепестков 34, 35
— крыловой мускулатуры 40
— тела 35
— трахейная 40—42
Вещества дубильные 15
— отвергаемые 212
— пахучие 216—219
— питательные 49, 70, 87, 98, 112, 117, 122,
134, 253, 255, 260, 263, 266
— привлекающие 212, 216, 270
— резервные 106, 116, 117, 119—121, 249,
270
— токсические в гемолимфе 113
— транспортные 105, 106, 117, 119—
121, 270
Виброрецепторы 202, 206
Витамин А 81, 223
— В₁, см. Тиамин
— В₂, см. Рибофлавин
— В₃, см. Кислота никотиновая
— В₄, см. Кислота фолиевая
— В₅, см. Кислота пантотеновая
— В₆, см. Пиридоксин
— С, см. Кислота аскорбиновая
— D 81
— Е, см. α-Токоферол
Витамины 6, 77, 85—87
— в составе ферментов 52, 55, 82
— группы В 81, 82, 85, 87
— пищевого рациона 81, 82
Вителлогенез 109, 244, 266, 269, 270
Вителлогенины 109, 121, 266, 267, 269,
270
Вителлярый 262, 263, 266, 267
Вкус 83, 85, 195, 213
Влажность 23, 25, 26, 48, 213, 216,
229, 258, 268
— относительная воздуха 101, 210
Внутренняя среда 88, 98, 191
Вода 8, 26—32, 41, 55, 64, 65, 76, 77,
87—89, 91,94—96, 117, 118, 163,212,
213, 255, 261, 268
— питьевая 101, 102
— пресная 100, 101
— соленая 100, 101
— солоноватая 100, 101
Водопроницаемость покровов 26—32
Возбудимость 146, 162

- Возбуждающая система мозга 168, 169
 Возбуждающий постсинаптический потенциал (ВПСП) 151, 152, 154
 Возбуждение местное 137
 — распространяющееся 138, 150, 151, 155, 156
 — ритмическое 156, 164
 — спонтанное 161
 — фотоцитов 191
 Воздушные мешки 40, 41, 202
 Волосковые пластинки 198, 199
 Волосок трихоидной сенсиллы 197, 211, 212, 214
 Воска 10, 29, 30, 32, 75, 76
 Восприятие формы дорсальными глазами 221
 — — латеральными глазами 220
 — — фасеточными глазами 227, 228
 Всаживание 65, 67—70, 76
 Вспомогательные структуры рецепторов 193, 194
 Выделение 76, 77, 87—95*, 96*, 97, 235, 237
 Выдох, см. Экспирация
 Выстилка кутикулярная кишечника 59, 60, 65, 76
 Газообмен 42, 43*, 48*—51*
 — общий 47—51
 — основной 48, 49
 — — промежуточный 51—58, 82, 117
 Галактоза 71, 72, 74
 Галактозидазы 74
 Галлы 64
 Гамма-аминомасляная кислота (ГАМК) 155, 186
 Ганглии 26, 115, 127—129, 131, 132, 134*, 138, 139, 144—146, 150, 154, 155, 157, 158, 160, 161, 163, 195, 196, 199, 235
 — брюшные 39, 43, 45, 130—133, 136, 137, 140—142, 148, 149, 153, 155, 161, 163, 164, 169, 234, 235, 237
 — головные 44, 130*, 161, 168*
 — грудные 39, 43—46, 94, 128, 130*, 131, 133, 140, 141, 148, 155, 161, 167, 169, 234, 235, 237, 238
 — оцеллярные 221
 — сердечные 129
 Ганглий вентрикулярный 132
 — затылочный 132
 — метаторакальный 167*
 — подглоточный 39, 130, 135, 140, 157, 159, 161, 163, 168; 169, 234
 — фронтальный 132
 Гексозы 72
 Гем, см. Простетические группы
 Гемоглобин 97
 — в плазме гемолимфы 110
 Гемограмма 111
 Гемолимфа 7, 12, 17, 18, 20, 34, 38, 40, 41, 44, 70, 76, 87—91, 94, 97—100*—108*—116, 119, 120, 122—125, 132, 133, 145, 146, 152, 162, 164, 235—238, 240—242, 244*, 246—251, 255, 266, 269*, 270
 Гемоцель, см. Полость тела
 Гемоцитарные капсулы 98, 115
 Гемоциты 97, 98, 105, 110, 111*, 115*, 116, 122
 Генерализация рефлексов 172
 Генерация звуков 202—204
 Геотаксис 199
 Гермарий овариолы 262, 263, 266
 — фолликула 259, 260
 Гигрорецепторы 191, 210
 Гидроксикинурунин 21
 Гидропиле 268
 Гидростатическое давление гемолимфы 98
 Гидрофильность 30
 Гидрофобность 30
 Гипервентиляция трахей 44
 Гиперполяризация 143, 144, 155, 182, 186, 216, 217
 Гипоксантин 95, 97
 Гипотеза Бимента 30, 31
 — скольжения 174, 175
 Гистидин 78, 79, 95, 107
 Гистогенез 50, 241
 Гистолиз 50, 90, 107, 109, 111, 161, 162
 Главное мозговое разветвление 137, 138
 Глаза фасеточные 20, 21, 25, 129, 130, 191, 195, 199, 207, 220, 222, 223, 231, 232, 225—227*—229, 231*
 Глазки 129, 195
 — дорсальные 130, 220, 221*
 — латеральные 220
 Гликоген 12, 13, 65, 69—71, 112, 258
 — жирового тела 117—119
 — яйцеклеток 266, 267
 Гликолиз 52—54, 56, 57
 Глицириды 106, 120
 Глицерин 75
 — в гемолимфе 105, 106
 α -Глицерофосфат 53—55
 Глицидил-глицилпептидаза 75
 Глицин 75, 78, 79, 107, 108
 Глобулины 109
 Глотка 60
 Глоточный насос 60
 Глутамин 13
 Глюкагон 238
 Глюкоза 13, 49, 51—56, 70—74, 78, 80, 87, 105, 106, 119, 120, 240
 α -Глюкозидазы 73
 β -Глюкозидазы 16, 73

Глюкозиды 83
α-Глюкозиды 73
β-Глюкозиды 16, 73, 74
Глюкозо-6-фосфат 119
Глюкопротеины 109, 254
Глюкосахароза 73
Голодание 48, 67, 98, 116—118
Гонады 38, 49, 58, 78, 234
Гормональные аналоги 6
Гормон адипокинетический 235, 238, 239
— активационный 121, 233, 235, 236, 246—248*, 250—252
— выхода имаго 235, 237, 246—248
— гипергликемический 235, 238
— диуретический 94, 235, 238
— кардиальных тел 164, 234
— хромативный 24—26, 235, 238
— эмбриональной диапаузы 235, 237, 250
— ювенильный 24, 121, 234, 242—244, 246—248*—251, 268—270
Гормоны 4, 132, 163, 164, 233—252
— линьки 12, 81, 119, 236, 239, 240, 246, 249
— морфогенетические 246, 247*
Гранулоциты 110, 111
Гранулы в гемоцитах 110, 112
— нейросекреторные 128, 185, 236, 237
— пигментов 25, 26, 239
— — птериново-белковые 20
— светозащитные 20, 21, 223
— секреторные 241
— хромопротеиновые 21
Грибовидные тела 44, 135—137, 168—170
Гуанин 20, 90, 95
Гуанозин 20

Движения антиперистальтические 65*, 66, 89
— воздуха в трахеях 41, 42
— гемолимфы 122—124
— — дыхательные 41, 43, 44
— жаберных лепестков 35
— — копулятивных придатков 164, 183
— круговые 169
— крыльев 41, 128, 168, 183, 184, 201
— ног 128, 164—166, 169, 183
— перистальтические 65*, 66, 89, 124, 132
— плавательных ножек 163
— придатков 197, 198, 201
— рефлекторные 169
Дегенерация яйцеклеток 269
Дегидрогеназа α-глицерофосфата 53, 55, 57*
— молочной кислоты 53, 54
Дегидрогеназы 52

Действие гормонов гонадотропное 121, 243, 244, 249, 268
— — морфогенетическое 243—245
— овицидное 243
Дейтопребрум 129, 130, 132, 137, 219*, 233
Деление мейотическое 260, 266
— митотическое 10, 12, 110, 250, 260
Дендриты 137—140, 150, 151, 160, 193, 196, 199—201, 211, 212, 214—216, 219, 266
Деполаризация 143, 144, 152, 180, 181, 186*, 216, 217, 224
— следовая 162
Детекторы движений 226
— поляризации 229
— цвета 226
Дефекация 65, 66
Диапауза 23, 49, 57, 98, 106, 116, 120, 249—252
— имагинальная 51, 57, 250, 252, 269
— куколичная 24, 50, 51, 56, 58, 250, 251
— личиночная 50, 250—252
— эмбриональная (яиц) 49, 50, 56, 58, 235, 237, 250
Диастазис 125, 126
Диастола 125, 126
Диафрагма брюшная 39, 123
— спинная 39, 123
Дигидроксифенилаланин (ДОФА) 14, 16, 22, 112
Дигидроубабион 245
Диглицириды 75, 106, 120, 235, 238
Дийзопропилфторфосфат (ДФФ) 153
Диоксиацетонфосфат 53, 55
Дипептидазы 75
Дипептиды 61, 74, 75
— гемолимфы 105, 108
Дисахариды 61, 70—74, 105
Диски анизотропные (А) 173, 174
— изотропные (I) 173, 174
Диспарлур 271
Дифенолы 9
Диурез 91, 94
Дифференцировка тканей и клеток 266
— — имагинальных дисков 240, 241
Диффузионная теория дыхания 40, 41
Диффузия 27
— газов в трахеях 40—42
— питательных веществ в кишечнике — 70
Длина дня, см. Фотопериод
ДНК 121, 122
Дрессировка 227, 228
Дрозоптерин 20
Дубление кожи 15
Дыхальца 29, 32—34, 36, 37*—39*, 40, 43—45*, 46, 127, 133

— инспираторные 41, 42*, 44, 45
— экспираторные 41, 42*, 44, 45
Дыхание 33—58, 268
— жаберное 34—37
— кожное 33, 34, 35
— трахейное 40—47
Дыхательный коэффициент (RQ) 48, 49

Жаберные лепестки 35*
— нити 36
Жабры 34
— кутикулярные 33, 34*, 36*
— ректальные 34, 35
— трахейные 33, 34*
Желатин 78
Желток 109, 121, 244, 266
Железа кольцевая 234, 241
— смазочная 265
— ядовитая 265
Железо 56
Железы аллотрофические 64
— глоточные 64
— кожные 7, 8, 10, 11*, 270
— лабиальные 63, 64, 89
— максиллярные 63, 89
— мандибулярные 60, - 63, 64
— мозговые 129, 132, 164, 233
— половые 259—265
— придаточные 16, 89, 252, 255, 260—262, 265, 269
— проторакальные 12, 233—236, 241*, 245, 246, 249, 251
— слюнные 60, 63*—65, 68, 70, 72, 73, 130
— урикозные 89
— феромонные 270
Живорождение 255, 257, 262
— истинное 255
— облигатное 255
— факультативное 255
Жидкость внутриванглионарная 134 145, 146
— межклеточная 146
— трахеоллярная 46, 47
Жидкости тканевые 97, 145
Жировое тело 12, 17, 19, 20, 38, 39, 58, 81, 90, 105—107, 109, 112, 116—121, 134, 142, 188, 189, 235, 238, 249, 266, 269, 270
Жиры 48, 49, 61, 68—70, 75, 85, 94, 110, 112, 117—119, 175, 238
Жужжальца 167, 200

Заживление ран 12

Закон «все или ничего» 126, 150, 181

Залпы нервных импульсов, см. Разряды нервных импульсов
Замыкательные аппараты дыхалец 37, 41, 44—46, 133, 178
— — внутренние 37
— — наружные 37 .
Запахи 84, 171, 213, 214, 216—218
Затвердевание кутикулы, см. Склеротизация
Звуки (звуковые сигналы) 200, 202—209
— агрессии 205, 208
— копуляционные 202, 204, 205, 208
— мобилизационные 205
— ответные 204, 205
— призывные 203*, 204, 205*, 208, 209
— тональные 204
— шумовые 204
Звукоизлучение, см. Генерация звуков
Звукопроизводящие аппараты 157, 184, 202—204, 208
Зоб 60, 65, 67
Зоофаги 79, 81, 103, 240
Зрение 5, 195, 227—233
— цветное 223, 229, 231—233
— — дихроматическое 231
— — трихроматическое 231
Зрительные доли протоцеребрума 129, 130, 132, 137, 144, 158—161, 169, 194, 223—226

Изоксантоптерин 19, 20
Изолейцин 78, 79, 107
Изомеры бомбикола 271
Изоафлор 218
Иммунитет неспецифический 114
— специфический 114
Инвертаза 68, 71, 73
Ингибитор трегалазы 105
Индукция 172
Инкапсуляция 114—116
Иннервация замыкательного аппарата 44—46
— мышечных волокон 176—178
— — — быстрая 176
— — — медленная 176, 181
— — — мультитерминальная 176*, 181
— — — полинейрональная 176*, 178
— — — тормозная 44, 176, 186
— сердца 127*—129
Инозитол 213
Инсектициды 5, 52, 111, 162, 245
— фосфорорганические 32, 152, 163
— хлороорганические 32, 162*
Инспирация 41
Инстинкт завивки кокона 169
Интернейроны 139, 140, 144, 150, 156—158, 167, 191, 194, 221, 226

Интероцепторы 191
 Инфекции 98, 113
 Ионы неорганические 76
 — — в задней кишке 76
 — — — в мальпигиевых сосудах 91, 92
 — — во внутриганглионарной жидкости 145, 146
 — — гемолимфы 91, 92, 99—105, 145
 Иррадиация 157, 158
 Испарение воды 26, 28, 29, 33, 101
 Источники энергии, см. Субстраты энергетические
 Калий 76, 91
 — в ганглиях 145
 — — гемолимфе 92, 102—104, 145, 179
 — — задней кишке 76, 92
 — — мальпигиевых сосудах 91
 — — мышцах 179
 — — нейронах 145
 — — средней кишке 89
 — мочеислый 91
 Каллифорин 121
 Кальций в гемолимфе 102—104
 — углекислый 12
 Камера генитальная 262, 264, 265
 — трофическая 263
 Камеры сердца 122, 123
 — яйцевые 262, 263
 Кантаридин 113
 Капсулы гемоцитарные 98
 Карбангидраза 40, 41
 Карбогидразы 65, 68, 70—74, 86
 Карбоксипептидазы 75
 Кардиальные тела (*corpora cardiaca*) 94, 121, 123, 129, 132, 166, 233—239, 246
 α-Каротин 18
 β-Каротин 18, 81
 Каротин альбумины 18
 Каротиноиды 17, 18, 110
 Каротины 17
 Каталептоидное состояние 157
 Катионы 212
 — гемолимфы 99, 102—104
 Кaudальный отдел вегетативной нервной системы 132
 Каучук 14
 Кератин 74
 Кератиназа 74
 Кинуренин 21
 Кислород 16, 22, 27, 33—35, 40—56, 110, 112, 189
 — молекулярный 52, 55, 56, 58
 Кислородный запас 43
 Кислота аллантоиновая 95—97
 — аскорбиновая 81
 — аспарагиновая 107, 108
 — глутаминовая 13, 70, 79, 106, 107, 185, 186
 — изолимонная 54
 — β-индоллил-уксусная (ИУК) 64
 — карминовая 19
 — кермезиновая 19
 — α-кетоглутаровая 54
 — лимонная 54, 106, 171
 — линолевая 80, 120
 — линоленовая 80, 120
 — люциферинадениловая 189
 — молочная 52—54
 — мочева 90—97, 110, 117, 118
 — муравьиная 217, 218
 — никотиновая 82, 87
 — олеиновая 120
 — пальмитиновая 75, 120
 — пальмитолеиновая 120
 — пантотеновая 82, 87
 — пировиноградная 53, 54, 56, 82
 — протокатеховая 16
 — стеариновая 120
 — угольная 40
 — фолиевая 82, 87
 — фосфорная 175
 — фумаровая 53—55
 — щавелевоуксусная 54
 — щавелевоянтарная 54
 — яблочная 54
 — янтарная 53—55
 Кислотно-щелочное равновесие 105
 Кислоты жирные 6, 14, 51, 68, 70, 75, 80, 82, 85, 106, 120
 — насыщенные 120
 — ненасыщенные 80, 120
 — нуклеиновые 95, 121, 122, 267
 — органические 105, 106
 — полиненасыщенные 120
 Кишечник 17, 18, 60*, 61*, 62, 65, 69, 72, 76, 78, 81, 89, 90, 100, 105, 106, 122, 123, 127, 129, 132, 248, 269
 Кишка задняя 32, 59, 60, 62, 65—67, 76, 77, 88—93, 101, 133, 235
 — передняя 59, 60, 62, 64—67, 69, 83, 132
 — прямая 34, 60, 62, 76, 93, 102
 — средняя 59—63, 65—70, 72, 73, 76, 88, 89
 — тонкая 60, 62, 93, 102
 Клапан кардиальный 60, 61
 — пилорический 60
 — ректальный 60, 62
 Клапаны кутикулярные 31
 — остиальные 122
 Клетки амебодные 110, 111, 114
 — базальные 222, 223, 229
 — вторично чувствующие 192
 — гемолимфы, см. Гемоциты
 — глиальные 134, 135*—137, 196, 200, 207
 — железистые 235, 261

- жирового тела 90, 105, 109, 116—120
- зародышевые 259, 260, 266
- звездчатые 39, 47, 188
- Земперовы 222
- ирисовые 222
- кишечника 58, 59, 61, 62, 67—69, 76
- корнеагенные 221, 222
- нейросекреторные 12, 16, 26, 94, 121, 128, 136, 233—236*— 238*— 239, 241, 245, 246, 249—252, 268, 270
- нервные, см. Нейроны, мотонейроны и интернейроны
- обкладочные 200, 207
- обслуживающие 200, 201, 207
- отражающие 188, 189
- перикардальные 90, 122
- пигментные 221
- — главные 221
- — побочные 222, 223
- питательные в овариолах 263, 266, 267
- полиплоидные 8
- половые 263, 264
- ректальных сосочков 76
- ретинальные, см. Нейроны ретинальные
- слюнных желез 63, 68, 72
- средней кишки 61, 89
- тормогенные 193, 196
- трихогенные 139, 196
- уратные 90, 96, 117—119
- фолликула 259—261
- шапочковые 200, 207
- эпидермальные 9—12, 20, 21, 25—27, 32, 38, 46, 58, 90, 105, 107, 112, 119, 139, 194, 221, 234, 235, 237, 246, 248
- — неспециализированные 7
- — специализированные 7
- Клеточный отросток нейрона 137, 138
- Клетчатка, см. Целлюлоза
- Коагулины 112
- Коагулоциты 112, 113
- Коагуляция гемолимфы, см. Свертывание гемолимфы
- крови позвоночных 64
- Кокон 169, 235, 237, 246
- Коллатерали нейрона 137, 138
- Комиссуры трахейные 39
- Комплекс ретроцеребральный 233
- хитиново протеиновый 8, 14
- хромопротеиновый 223
- Компоненты пищи 78—85, 87
- дополнительные 77
- обязательные 78—§2
- основные 77—81
- Конвульсии 162
- Коннективы 129, 130, 133, 134, 139, 140, 144, 149, 155, 159, 160, 161, 166
- окологлоточные 26, 130, 237
- тритоцеребральные 132
- Консервация пищи в кишечнике 67
- Константа проницаемости 27
- Контактный угол 30, 31
- Контакты синаптические, см. Синапсы
- Концентрационный градиент 26, 27, 70, 76, 92
- Конечные продукты обмена веществ 88
- Копуляция 164, 205, 253, 254, 256, 264, 269, 270, 272
- Кора головного мозга 172
- Коферменты 52
- Коэнзим А 13, 53, 54, 82
- Q 53, 55, 56
- Краниальный отдел вегетативной нервной системы 132
- Крахмал 48, 65, 69—71, 118
- Криптонефрия 88
- Крипты 60, 62
- Кристаллический конус 222
- Кровеносная система 97, 122—129
- Кровообращение 122, 129
- Кровососы 58, 64, 65, 67, 68, 87, 213, 214, 236, 248
- Кровь 60, 64, 67, 68, 87, 94, 97, 103, 109, 229, 238, 248
- Кровяной сгусток 112, 113
- Крыловой аппарат 14, 41, 105, 157, 166, 184
- Ксантин 95, 97
- Ксантомматин 20, 21, 23
- Ксантоптерин 19, 20
- Ксантофиллы 17
- Культивирование насекомых 6, 85
- Кумарин 84
- Кутикула 7, 8, 10—17, 26—27*, 28*— 32, 36, 38, 77, 105, 119, 139, 188, 18?, 199, 211, 215, 216, 221, 240, 244, 268
- имагинальная 36, 248
- куколичная 36, 248
- личиночная 246
- трахей 38
- эмбриональная 246
- Кутикулин 9, 14
- Лабильность 146, 147
- Лактаза 71, 74
- Лактоза 71, 74
- Ламеллы 9
- Лейкоптерин 19, 20
- Лейцин 78, 79, 107
- Лемнобласты 185
- Лизин 78, 79, 107
- Лизоцим 114
- Ликопин 17

Линза дорсального глазка 221, 222
Линочные линии 11
Линьки 10, 11, 24, 50, 80, 98, 105, 107, 109,
116, 119, 121, 122, 235—237, 240, 241,
244, 246—248, 251
— сверхкомплектные 243, 244
— эмбриональные 245, 246
Липазы 68, 75, 86
Липиды гемолимфы 105, 106
— жирового тела 117—120
— кутикулы 10, 12, 14
— пищевого рациона 77—80
— эпикуткулы 14
— яйцеклеток 266, 267
Липопротеины гемолимфы 109
— эпикуткулы 10, 11
Лучепреломление двойное 173
Лютеин 17
Лютеолин 18
Люцифераза 189
Люциферин 189

Магний в гемолимфе 102—104
Макросматики 213
Мальпигиевы сосуды 60, 62, 69, 88*, 92*—
94, 100, 101, 235, 237
— — криптонефридиальные 88, 93
— — свободные 88, 91, 93
Мальтаза 68, 71, 73
Мальтоза 71—73, 80
Манноза 72
Масла 75
Масло анисовое 217, 218
— горчичное 83
— оливковое 69, 117, 118
Матка 64, 255, 264, 269
Медиатор возбуждения 151—155, 185, 186,
188, 193
— торможения 155, 186
Междеребральная область мозга 135,
161, 169, 243
Мезокутикула 9
Меланизация гемолимфы 115
— кутикулы 22
Меланизм индустриальный 24
Меланины 15, 21—23, 90, 112
Мелибиаза 71, 74
Мелибиоза 71, 74
Мелицитоза 73
Мембрана базальная 7, 89, 196, 222, 223
— сочленовная 196, 201
— тимпанальная 200, 207
Мембраны клеточные 81, 145, 219, 229
— межсегментные 32, 202, 270, 271
— тимбальные 202, 204
Метаболизм, см. Обмен веществ
Метаморфоз 35, 49, 50, 104, 131, 142,

150, 161, 162, 234, 236, 237,
243—248, 258
Метгониин 78, 79, 107
Механизм регуляции дыхания 45, 46
— — — периферический 45, 46
— — — центральный 45
Механическая обработка пищи 65
Механокардиограмма (МКГ) 125,
126*
Механорецепторы 166, 191, 193, 194, 197*,
199, 211
Микропиле 261, 263, 268
Миграции 120, 249
— трахеол 46
Микровиллы 223, 224, 229
Микроорганизмы 62, 111, 114, 244
— патогенные 114
— симбиотические 61, 66, 72, 81, 86, 87, 119
— энтомопатогенные 86
Микросомы 56
Микроэлектроды 125, 143, 144
Миозин 175
Миокард 122, 125—129
Миофибриллы 173, 174, 182, 183
Митохондрии 39, 54—57, 76, 151, 173,
174*, 185, 188, 192, 224
Мицетоциты 117, 119
Мозг 39, 94, 123, 127, 129, 130, 132,
135—136, 137, 143, 141, 157, 159,
161, 163, 165, 168—170, 233—238,
246, 248—252, 269, 270
Молекулы белковые 90, 193
— липонидные 30, 31
— макроэргические 13
— половых феромонов 219
Молекулярная масса актигивационного
гормона 236
— — амилаз 72
— — бурсикона 238
— — гормона эмбриональной диапаузы 237
— — калифорина 121
— — цитохрома b 56
— — с 56
Молочко при живорождении 255
Моноамины 154
Моноглицериды 75, 106, 120
Моносахариды 61, 68, 70—72
Монослой восковой 30, 31
Мотонейроны 138—141, 150, 155, 156,
159, 161, 162, 164—167, 176, 191,
202
Моча вторичная 91—93
— первичная 91, 93, 94
Мочевина 95—97
Мукополисахариды 115
Мукопротеины 254
Мускулатура, см. Мышцы
Мутации по цвету глаз 21
Муцин 63

Мышечные волокна 44, 47, 112, 161, 173—186, 190, 201, 202
— — диафрагм 123
— — кишечника 59, 65
— — мальпигиевых сосудов 89
— — нефбриллярные 182, 183
— — поперечнополосатые 122
— — сердца 122, 126—129
— — фибриллярные 183, 184
Мышечный желудок, см. Провентрикулус
— тонус 168
Мышцы 105, 106, 137, 138, 163, 173—186
— антенн 140, 168
— асинхронные 182—184
— висцеральные (внутренних органов) 132, 173, 176
— глотки 60
— депрессорные 164, 165
— замыкательного аппарата 37, 38, 44—46
— звуковые 156, 157, 202
— коксальные 164
— крыловидные 123, 127, 129
— крыловые 39—41, 49, 53, 56, 57, 106, 108, 120, 133, 157, 173, 175, 179, 182—184, 202
— леваторные 164, 165
— межсегментные 161, 184
— ног 38, 53, 140, 159
— провентрикулуса 60
— ротовых органов 168
— сердца 58, 122
— синхронные 182—184
— скелетные 58, 133, 168, 173, 176, 178, 181, 190

НАД-дегидрогеназа 53, 55

Насутин 113

Натрий 76, 91

— в ганглиях 145
— — гемолимфе 92, 102—104, 145
— — задней кишке 76, 92
— — мальпигиевых сосудах 92
— — нейронах 145
— мочекислый 91
— хлористый 30, 92, 98, 101, 102, 211, 212

Нейрилема 134, 145

Нейроглия 134, 135, 151

Нейрогормоны 233, 235—239, 242, 269

Нейронные пути 158

— связи 155, 156, 159, 164*, 248

Нейроны 128, 133—136*—138*, 170, 196, 200, 209, 222*, 268, 270

— безымпульсные 144, 224

— биполярные 137—139, 196, 199, 207

— генералисты 217, 218

— генераторные 44

— глобулярные 136

— детекторные 226

— кардиальные 128, 129

— механорецепторные 211—214

— мультимодальные 158

— мультиполярные 137—139, 201

— пейсмейкерные 156, 163—167

— периферической нервной системы 138

— поливалентные 139, 140

— ретинальные 221—224, 229

— сенсорные 138—140, 150, 162, 191—195, 200—202, 208*, 220

— специалисты 217—219

— униполярные 137, 138, 223

— хеморецепторные 211—219

— центральной нервной системы 133—170

Нейропил 135, 136, 140, 150, 152—155

Неотения 257

Нерв антеннальный 129, 130, 219

— блуждающий 128

— возвратный 132

— каудальный 156, 157

— непарный 44, 46, 130, 133, 235

— оцеллярный 221, 222

— пищеводный 132

Нервная система 4, 26, 44, 127, 129—131*—132*—173, 199

— — вегетативная 127, 132, 133

— — имагинальная 131

— — личиночная 131

— — периферическая 138

— — симпатическая 129, 133

— — стоматогастрическая 128, 132

— — центральная 24, 44, 46, 94, 127, 129—132, 190, 191, 195, 200, 201, 208.

212, 233, 235, 237, 238, 255

Нервно-мышечная передача 45, 46, 185, 186

Нервно-мышечный аппарат (прибор)

4, 133, 154, 173—186, 191

Нервные волокна 129, 157, 180, 188.

189, 269

— — двигательные 138, 139

— — мякотные 134

— — постсинаптические 151, 152, 155, 156, 221

— — пресинаптические 150—156, 221

— — чувствительные 138, 139, 157, 162

— импульсы 52, 138, 149—151, 155.

157, 165, 181—184, 190, 191, 212 216, 237, 270

— — командные 157

— отростки, см. Отростки нейронов

— центры 25, 26, 131 134—137, 139. 154, 155, 159, 161, 195, 197, 198, 226

- Нервы 129, 145, 146, 159, 163, 177,
 — аллательные (прилежащих тел) 234
 — кардиальные (кардиальных тел) 233, 234
 — латеральные 127—129
 — сегментарные 127, 128
 — сердечные 129
 — смешанные 138
 — тормозящие 128
 — церкальные 158
 Никотинамид 52, 55
 Никотинамидадениндинуклеотид
 (НАД) 52, 53, 55
 Ножка грибовидного тела 136, 170
 Нордреналин 154
 Нуклеотиды 94—96
- Обмен азотистый 82, 91
 — веществ 44, 88—90, 95, 132, 234, 235, 252
 — водный 76, 235
 — дыхательный, см. Газообмен
 — энергетический 51—53*—56*, 82, 105
 Оболочка ганглионарная 134, 135, 145, 146, 153
 — желточная 267
 — кутикулярная 196, 201
 — сперматофора 253
 — экстранейральная 134
 Оболочки нервных ганглиев 134
 — шванновские 134
 — яйца 261, 266—268*
 Обоняние 195, 213
 Обонятельные доли дейтоцеребрума 129, 130
 Обратная связь 165
 Овариолы 255, 257, 258, 262—267
 — мериостические 263—265, 267
 — паноистические 263—266
 — политрофические 263—266
 — телотрофические 263—266
 Овершут 144, 176
 Овогенины 266, 267
 Овуляция 254
 Окисление оммохромов 21
 — органических соединений 51
 — пуриновых оснований 95
 — терминальное 53—56, 58
 — энергетических субстратов 52—56, 58
 Окислительное фосфорилирование 52—57, 173
 Окись углерода 58
 Окраска жирового тела 116
 — кутикулярная 17
 — пигментная 17
 — покровительственная (криптическая) 17
 — покровов 17—26
 — предохраняющая (апосематическая) 17
 — — структурная 17
 — субстрата 23, 24
 — субэпидермальная 17
 — эпидермальная 17
 Окраски изменения морфологические 22, 23*—25
 — — сезонные 22, 23
 — — суточные 25, 26
 — — физиологические 25*, 26, 235, 238
 Оксидазы 52
 Окукливание 90, 108, 109, 112, 116, 117, 120, 121, 187, 241, 243*, 244, 246, 248, 252
 Олигопептиды 235, 237, 239
 — гемолимфы 105, 108
 Олигопнейстические насекомые 37, 42
 Олигосахариды 61, 68, 72—74
 Олигофаги 83, 213
 Омматидии 160, 161, 192, 194, 195, 220, 222—225, 227, 228, 232
 — цветозрячие 232
 — цветнослепые 232
 Омматин D 20, 21
 Оммохромы 20—23, 25, 90, 229
 Оогенез 252, 257, 266, 270
 Оогонии 266,
 Отека 16, 261, 265
 Ооциты 109, 244, 263, 264, 266, 267, 269
 Оплодотворение 253—256, 261, 264, 268
 Опсин 223
 Органы виброрецепторные 200
 — выделения 87—93
 — джонстоновы 200, 201, 207
 — дыхания 33, 36, 39
 — зрения 25, 129, 167, 195, 220*—233
 — копулятивные 254, 259
 — кроветворные 111
 — кровообращения 122—129
 — местного кожного дыхания 33
 — мишенные 233, 234*—238, 240
 — накопительной экскреции 90, 96
 — нейрогемальные 234, 235
 — обоняния 192, 195
 — осязания 195
 — передвижения 164
 — перисимпатические 233, 235
 — подколенные 200, 206, 207
 — половые женские 133, 255, 262*—265
 — — мужские 133, 259—260*—262
 — пульсирующие 122
 — — местные 124
 — свечения 39, 137, 138, 173, 186, 187*—189*—191
 — слуха 194, 200, 202, 207—209

- тимбальные 202
- тимпанальные 200, 206—209, 271
- хордотональные 198—200, 207
- чувств 4, 169, 191—233
- шелкоотделительные 63, 108
- эмункториальной экскреции 90, 95
- эндокринные 132, 233, 234*—252
- Ориентация акустическая 202
- зрительная 221, 227—233
- на половой феромон 271
- Освещенность 221
- Осеменение 253, 254*, 266
- внутреннее 253
- наружно-внутреннее 253
- наружное 253
- сперматофорное 253, 261
- Осморегуляция 76, 77, 99—102, 107
- Осмоз 27
- Осмотические силы 27, 30
- Осмотическое давление 27
- — в задней кишке 76, 91, 92
- — — мальпигиевых сосудах 91, 92
- — гемолимфы 25, 91, 92, 98—102, 106, 107
- Основания пиримидиновые 35
- пуриновые 90, 95
- Ости 122, 123
- Острота зрения 227, 228
- Осцилляции мышц 183
- Осязание 195
- Отверстие анальное 32, 34, 35, 60, 76, 88
- копулятивное 261, 264
- половое 259, 260, 264, 265
- Отделы анализатора 195
- овариолы 261
- фолликула 259—261
- Отростки нейронов 221, 134—137, 150, 156, 195, 196
- — слепые кишечника 62, 70
- Папилы анальные 100, 101
- Паразитизм 262
- Паразиты 58, 98, 111, 114, 115
- Паралич 162
- Партеногенез 255—258
- аррентокический 258
- дейтерокический 256
- избирательный 258
- искусственный 256
- популяционный 256
- постоянный 256
- спонтанный 255
- телитокический 256
- циклический 255, 257
- Парциальное давление газов 40
- Педогенез 257, 258
- Пейсмейкеры 127, 165
- Пенис 259, 264
- Пепсин 74
- Пептидазы 74, 75
- Пептоны 61
- Переваривание пищи 64—70, 76, 86
- Перинеириум 134—136, 145
- Перитрофическая оболочка 60, 61
- Печень 117
- Пигментация кутикулы 8, 15, 17—22, 24, 108, 246
- Пигменты гемолимфы 105, 110
- дыхательные 97
- зрительные 223, 229
- покровов азотсодержащие 17, 19—22
- — безазотистые 17—19
- растительные 18
- экзокутикулы 9, 15, 108
- Пиноцитоз 267
- Пиретрин 32, 162
- Пиридоксия 82, 87
- Питание 5, 58—87, 89, 104, 117, 118, 170, 212, 236, 255, 266, 269
- углеводное 78
- Питательная среда 85, 86
- — заменяющая 85, 86
- — полусинтетическая 85, 86
- — синтетическая 85, 86
- — химически определенная 86
- — — неопределенная 86
- Пища 48, 60—66*—87, 104, 107, 116, 117, 213, 240, 269
- полноценная 77, 78
- углеводная 49, 117
- Пищеварение 5, 58—87
- внекишечное 62, 67, 74
- внутрикишечное 67
- Пищеварительный тракт 38, 58, 59*—64, 88*
- Пищевая специализация 82—85
- Пищевод 60, 130
- Пищевой рацион 48, 49, 78—86
- резервуар 59, 60, 88
- Пищевые режимы 58, 59, 62, 68, 103
- Плазма гемолимфы 91—93, 97—99*—104*—116, 267
- Плазмоциты 110, 111, 115
- Пластрон 36, 37
- Плодовитость 244, 262, 263
- Плотность популяции 23, 257, 258
- Поведение 5, 132, 136, 169, 170, 172, 197, 229, 234, 235, 252
- брачное 170, 187
- пищевое 170, 226
- половое 213, 270
- территориальное 170
- Поглощение влати 29—32
- Подвижность, см. Активность двигательная
- Подкрепления раздражителей 171, 172

- Покровы 7*—33, 40, 100, 116, 189,
 234, 240, 241, 246, 264, 268
 Полинейстические насекомые 37, 41,
 42
 Полипептиды 74, 75, 235, 262
 Полисахариды 12, 61, 65, 68, 70—72,
 119
 Полифаги 48, 83, 104
 Полифенолы 9
 Полифосфаты 76
 Полиэмбриония 259
 Полость атриальная, см. Атриум
 — пищеварительного тракта 67, 76
 — ротовая 59, 60
 — тела 97, 101, 103, 107, 114, 123,
 145, 201, 241
 Поляризация света 229 Помпа водная 31
 — калиевая 89
 Поровые каналцы 9, 32, 268
 Порог возбуждения 144
 Потенциалы вызванные 160
 — гиперполяризационные, см.
 Гиперполяризация
 — глутаматные 186
 — действия 126*, 142*, 144*, 145, 147—150,
 153, 154, 156, 160*, 162, 176, 180, 182*—
 184, 186, 191, 209, 211*
 — деполяризационные, см. Деполяризация
 — мембранные 143*—145, 177—180*, 194
 — местные 144, 155, 180
 — мышечных волокон 176—181*—184
 — нейронов 142—150
 — равновесные K⁺ 178—180
 — рецепторные (генераторные) 193*, 194, 196,
 197, 207, 212, 216, 217, 224, 225*
 — синаптические 177, 180, 181, 183,
 186
 Предсистола 125, 126
 Придатки пилорические 60, 62
 — хвостовые 33
 Прилежające тела (*corpora allata*) 24 25, 123,
 132, 233—236, 242—244, 248, 249, 251, 252,
 268—270
 Принцип частотного кодирования 196
 Проведение возбуждения бездекрементное
 149, 150
 — — двустороннее 150
 — — декрементное 150
 — — одностороннее 155
 — — по аксонам 144, 146—150, 155
 — — центробежное 138
 — — центростремительное 138
 — — через ганглии 155—159
 Провентрикулус 60, 65
 Прогемодиты 110, 111
 Прогормон 240
 Продукты нейросекреторные 234
 — переваривания 61, 66
 — пищевые 58, 117, 264
 Прокутикула 8, 10, 29, 31, 32
 — трахей 38
 Проликсинны 64
 Пролин 78, 79, 106—108
 Проницаемость кутикулы 26—32
 — мембран 27, 145, 180
 — перитрофической оболочки 61
 Проприоцепторы 165, 191, 197—202
 Простетические группы 55, 82
 Простигмин (прозерин) 152
 Протеазы 68, 74, 86
 Протофибриллы 174*, 175
 Протоцеребральный мост 135, 136, 168
 Протоцеребрум 44, 129, 130, 132 136
 137, 168—170, 195, 224*, 233, 235,
 236, 270
 Протромбин 64
 Профенолаза 112
 Прохождение пищи по кишечнику
 65—67
 Птеридин 19
 Птерины 19, 20, 22, 90, 110, 223
 Птерородин 20
 Пупарий 16, 108, 111, 237

 Рабдом 222—224
 Рабдомеры 192, 193, 223, 229
 Рабдориум 61, 89
 Работа дыхалец 43
 — крылового аппарата 166
 — мышечная 43, 52, 89, 184
 Развитие 49, 57, 108, 109, 119, 121, 125, 132,
 234, 235, 237, 240
 — имаго 50, 51
 — куколок 50, 51, 57, 62, 131, 237, 247, 250,
 261
 — личинок 50, 109, 261
 — постэмбриональное 120, 246, 247
 — эмбриональное (яиц) 49, 59, 243,
 245, 246, 255, 257—258*, 259, 264,
 268
 Разгибатель голени 176, 177, 179
 Раздражения 212
 — вибрационные 200, 206, 207
 — вкусовые 170
 — зрительные 170, 171, 199, 271
 — световые 159*, 191, 195, 223, 226
 — тактильные 198
 Раздражители 169, 172, 191
 — адекватные 191, 193—195, 210, 212, 218
 — безусловные 171
 — индифферентные 171
 — механические 25, 191, 199
 — неадекватные 191

- обонятельные 171, 213, 217
- рефлекторные 158
- условные 171, 172
- химические 191, 211, 212, 216
- цветковые 171
- Размножение 132, 170, 214, 234, 249, 252—272
 - бесполое 259
 - обоеполое 253—256
 - партеногенетическое, см. Партеногенез
- Разряды дыхательные 44
 - нервных импульсов 153, 161—164, 194, 207
 - пейсмейкерных нейронов 165
 - постсинаптические 152
- Рамноза 80
- Расслабление мышц 125, 176, 183
- Растворители 27, 98
 - жировые 29
- Раствор гипертонический 98
 - гипотонический 98
 - изоионический 99
 - изотонический 98
 - солевой 101
 - физиологический 94, 99, 143, 161
- Растворы 26, 212
 - водные 31
 - ионные 105
 - молекулярные 105
- Реабсорбция воды 91, 93
- Реактивация 50, 51
- Реактивность 158
- Реакции аминирования 13
 - ацетилирования 13
 - воспалительные 113
 - защитные гемокитарные 114—116
 - плазменные 113, 114
 - иммунные 113
 - локомоторные 148, 191, 221
 - оборонительные 171
 - оптомоторные 226
 - пищевые 78, 171, 172, 212
 - поведенческие 178, 218, 226, 227, 237
 - полимеризации 13
 - рефлекторные 140, 154, 158, 169, 197, 209, 270
 - энергетического обмена 51
- Реверсия сокращений сердца 124
- Регуляция гормональная 24—26, 163, 233
 - — паузы 249—252
 - — метаморфоза 246—248
 - — развития 24, 234, 245—249
 - — размножения 24, 268—270
 - дыхания 42—46
 - кровообращения 127—129
 - полета 166—168, 197, 199
 - полиморфизма тлей 257
 - полового созревания 213
 - хобьбы и бега 164—166*
 - энергетического обмена 57
- Резервуар слюнной железы 63
- Резилин 14
- Резонаторы 202
- Ректальные сосочки (железы) 60, 76, 77,*, 88, 89, 93, 101, 235
- Реобазы 146, 147
- Репелленты 78, 82—85, 213, 216, 218
- Реснички 192, 196, 199—201
- Ретиналь 223
- Ретиномоторные явления 223
- Ретинула 221, 223
- Рефлекс бегства 158, 207
 - условный запаздывающий 171
 - — на цепь раздражителей 171
 - — отставленный 171
 - — совпадающий 171
 - Френкеля 166
- Рефлексы 169
 - безусловные 163
 - сегментарные 168
 - условные 5, 170—171*—173
 - — оборонительные 171
 - — пищевые 171
- Рефлекторная дуга (цепь) 26, 138—140*, 141, 148, 150, 157, 159, 163, 165, 186, 191
 - — двухнейронная 139, 140
 - — полинейронная 139, 140
 - — трехнейронная 139, 140
- Рефрактерность 147
- Рефракторный период абсолютный 147, 148
 - — относительный 147, 148
- Рецепторные поля 166, 216
- Рецепторы 24—26, 46, 94, 135, 138—140, 150, 157—159, 162, 163, 165—168, 191, 195, 210*, 213, 268
 - ветрочувствительные 197
 - водные 212, 213
 - вторичные 192*
 - первичные 192*
 - равновесия 197—199
 - растяжения 166, 198, 201, 202*
 - тактильные 197, 198, 211
 - тепловые 210
 - тонические 193, 194, 200
 - фазовые 193, 194, 200
 - фазотонические 193, 194, 208
 - холодовые 210
- Рибосомы 267
- Рибофлавин 55, 82, 87
- Ритмы вспышек органов свечения 187
 - колебаний крыльев 166, 167
 - раздражения 128, 147, 156, 157
 - сердечных сокращений 124—126, 127—129
 - суточные 169, 248, 249*
- РНК 121, 122, 236, 240, 267

- информационная (и-РНК) 121,267
- транспортная (т-РНК) 267
- Родоматин 20, 21
- Рост 119, 125, 266, 269
- Ротовые аппараты 59, 63, 200

- Сапрофаги 58, 62
- Сарколема 173, 184
- Саркомер 174
- Саркоплазма 173
- Саркосомы 54
- Саркостили 173
- Саркофагин, см. β -Аланил-1-тирозин
- Сахара 68, 70—74, 78, 80, 91, 105, 238
- Сахарара, см. Инвертаза
- Сахарин 213
- Сахароза 71—73, 80*, 194, 211, 212
- Свертывание гемолимфы 112, 113
- Свет 160, 187—190, 221, 223, 224, 226, 228, 229, 231
- поляризованный 229
- ультрафиолетовый 232
- Светоизолирующий аппарат омматида 222, 223
- Светопреломляющий аппарат омматида 222
- Светоприменники 229, 231, 232
- Связи водородные 14
- дисульфидные 15
- макроэргические 175
- Сгибатель голени 179
- Секречия 67
- апокринная 67
- голокринная 67, 68
- мерокринная 67, 68
- спонтанная 67
- Секс-ловушки 272
- Селицин 74
- Семенники 39, 259, 260, 261
- Семенные пузырьки 259, 260
- фолликулы 259, 260
- Семяизвергательный канал 259, 260
- Семяприемники 253, 254, 262, 264, 265
- Семяпроводы 259, 260, 262
- Семяпротоки 259, 261
- Сенсиллы 8, 194, 195* 199
- антеннальные 209, 210, 214, 216, 270
- базиконические 195, 209, 210, 214, 215
- булавовидные 214, 215
- вкусовые 211—213
- колоколовидные 162, 195, 198, 199, 206
- обонятельные 84, 214, 215*—219, 270
- осязательные 195
- плакоидные 195, 214, 215
- трихонидные 139, 193, 195, 207, 209—214, 218, 219
- — механорецепторные 196*—199, 206
- — механохеморецепторные 211, 212
- целоконические 195, 209, 210, 214—216
- церкальные 141, 197, 206
- Сепиаптерин 20
- Сера 83
- Сердце 38, 39, 90, 122, 123*—128*, 129, 132, 239
- Серии 78, 79, 107, 108
- Серотонин 154
- Сесквитерпены 244, 245
- Сетчатка, см. Ретинула
- Сигналы коммуникационные 202
- Симбионты, см. Микроорганизмы симбиотические
- Синапсы 135, 140, 142, 149, 155, 156, 158—160, 181, 192, 221
- аднергические 154
- возбуждающие 164
- нейрофотоцитарные 189
- нервно-мышечные 176, 180, 184, 185*, 186, 188
- тормозные 155, 164, 165
- химические 151
- холинэргические 152—154, 163
- центральные 140, 150—151* — 155, 156*, 159
- электрогонические 151, 154
- Синаптическая задержка 155
- передача 150—155, 158
- щель 151—153, 155, 185, 188
- Синаптические бляшки 184
- зоны 184
- пузырьки 151—153, 185, 188
- Синганглий 129, 238
- Синигрин 83
- Синтез, см. Биосинтез
- Синус кардиальный 123
- перивисцеральный 123
- перинейрональный 123
- Сироп сахарный 171
- Систола 125, 126
- Склеротины 15
- Склеротизация 8, 12, 14—17, 29 108 235, 237, 246
- Склеротизирующие агенты 15, 16, 108
- Сколопиди 199, 200*, 201*, 206 207
- Сколопс 199, 200
- Скорость проведения нервных импульсов 140, 147—149
- Слои кутикулярные 8, 10, 11, 26, 240
- эпикуткулы 9
- Слой восковой 10, 14, 29—32, 268
- жирового тела висцеральный 116
- — — паритальный 116
- корковый ганглия 135
- кутикулиновый трахей 38

- мономолекулярный 30, 31
- мышечный сердца 122
- полифеноловый 10, 268
- протеиновый 9, 268
- цементный 10, 268
- Слух 5, 195
- Слюна 63—65
- Соединения азотистые 87, 107
 - горькие 213
 - жировые 68, 268
 - минеральные 91
 - моноаминные 154
 - неорганические гемолимфы 102—105
 - — кутикулы 12
 - органические гемолимфы 105—110
 - — кутикулы 12—14
 - осмотически эффективные 99
 - пуриновые 20
 - стероидные 81, 239
 - фенольные 22, 64
- Соки растительные 60, 62
- Сокращения миогенные 127, 132, 181, 184
 - мышц 162, 164, 174—184, 190, 197, 199, 201
 - — кишечника 65, 239
 - — мальпигиевых сосудов 89
 - семяприемника 254
 - сердца 122—128
 - следовые ритмические 133
 - тетанические 176, 178
 - тонические 176, 178
- Соли 87, 91, 100—102, 212, 255
 - калиевые 104
 - минеральные 61, 77, 86
- Сосуд кровеносный спинной 122, 128
- Спайки 144, 147, 152, 154, 180, 181, 194, 196, 197
- Спаривание, см. Копуляция
- Спектральный состав света 23, 232 *
- Сперма 253, 254, 259, 264
- Сперматиды 260, 261
- Сперматогенез 259, 261, 268
- Сперматогонии 260
- Сперматозонды 253, 254, 259—261*, 262, 266, 268
- Сперматофоры 90, 253, 254, 261, 269
- Сперматоциты 260, 261
- Спирт амиловый 172
 - бутиловый 171, 172
 - мирициловый 75
- Спирты алифатические 14
 - алициклические 213
 - диоловые 14
 - длинопочечные 271
 - одноатомные 75
- Старение 51
- Стерильность 81
- Стерины 6, 11, 14, 80, 81, 85, 87, 120
- Стимулы, см. Раздражители
- Стимуляторы партеногенеза 256
- Субстраты энергетические 51
- Судороги 162
- Сукцинатдегидрогеназа 53, 55, 57*
- Суммация временная 156
 - пространственная 156
- Сфероциты 110—112
- Танцы пчел 205, 229, 230*
- Тауматин 213
- Тело нейрона 135, 137, 138, 140, 156
- Температура 23, 25, 28, 48, 106, 116, 125, 191, 210, 256—258
 - критическая 28, 29, 48
 - летальная 48
- Тенидии 38, 40
- Теория Крога, см. Диффузионная теория дыхания
 - мембранная 144—146
- Термоактивация яиц 256
- Терморегуляция 25
- Терморесепторы 191, 209
- Терпены 83
- α -Терпинеол 84, 218
- Тетанус, см. Сокращения тетанические
- Тетрапирролы 110
- Тиамин 82, 87, 95
- Тигмотаксис 197
- Тирозин 14, 16, 78, 79, 107, 108, 112
- Ткани внутренней среды 116*
 - имагинальные 50
 - личиночные 50
 - покровные 7, 38, 235, 237
- Ткань соединительная 12, 122
- α -Токoferол 81
- Торможение 144, 158, 182
 - внешнее 172
 - внутреннее 172, 173
 - двигательной активности 157
 - дифференцировочное 172
 - нейронов 144
 - периферическое 154
 - постсинаптическое 186
 - пресинаптическое 186
 - сенсорных нейронов 194, 212, 216
 - сердца 128
 - угасательное 172
 - условнорефлекторное 172
 - условных рефлексов 172, 173
 - фотоцитов 191
 - центральное 154, 155, 158
 - эндокринной активности 252
- Тормозной постсинаптический потенциал (ТПСП) 155
- Тормозящая система мозга 168, 169
- Транспирация, см. испарение воды
- Транспорт дыхательных газов в трахеях 40—42

— молекул активный 26, 27, 29—32, 76, 77
— — пассивный 26—29
— питательных веществ 98
— электронов по дыхательной цепи
52—56, 58
Трансформации гемоцитов 111
Трансформация ритма в нервной системе
147, 148, 156, 157
Трахеация тканей и органов 46
Трахеи 33, 34, 36, 38—40, 123, 133, 173,
188, 189, 199, 207
— висцеральные 39
— латероventральные 39
— латеродорсальные 39
— поперечные 39
— продольные 38, 39
Трахея вентральная 38, 39
— дорсальная 38, 39
— медиальная 38, 39
Трахейная система 30
— замкнутая 33
— открытая 33, 37—42, 43
Трахеолы 27, 39, 40, 46, 47*, 173, 211
— внеклеточные 39
— внутриклеточные 39, 173
Трахеолярный контроль 46, 47
Трегалаза 71, 73, 105, 267
Трегалоza 70—73, 80, 105, 119, 235, 238
Треонин 78, 79, 107, 108
Триглицериды 75, 106, 119, 120, 238
Трипсин 74
Триптофан 21, 78, 79, 108
Трисахариды 72, 73
Тритоцеребрум 26, 129, 130, 132, 133, 233,
235, 238
Трицин 18
Тромбин 64
Тромбокиназа 64
Тромбоциты 113
Трофоциты 117—118*, 119, 121, 122, 238,
267
Туловищный отдел вегетативной нервной
системы 132
Тяжи соединительно-тканые 201
— цитоплазматические 263, 267

Углеводороды 14, 75
Углеводы 48, 51, 52, 85, 94, 109, 175, 212,
255
— гемолимфы 105
— жирового тела 119
— пищевого рациона 49, 68—74, 77— 80
Углекислота 27, 40, 42—49, 55, 87,
94, 214, 216, 218
Ультразвуки 204, 209
Ураты 91

Урацил 95
Уридиндифосфоглюкоза (УДФГ) 119
Уридинфосфат 13
Устойчивость к заболеваниям 114, 115
— — инсектицидам 32
Утомление 158
Утомляемость мышц 133

Фагоцитоз 98, 111, 114
Фаза саранчовых одиночная 23
— — стадная 23
Фактор бумажный 245
Факторы абиотические 23
— биотические 23
— внешние 255, 257
— внутренние (эндогенные) 255, 257
— генетические 257, 258
— гормональные 129, 269
— повреждающие 113
— экологические 24, 257, 258, 268
Фарнезол 245
Фекалии 77
Фенилаланин 78, 79, 107
Фенилацетат 217, 218
Фенолаза 16
Фенолы 9, 12, 14, 16
Ферменты 10, 22, 60
— гемолимфы 110
— дыхательные 48, 52—58
— железосодержащие 55
— митохондриальные 54—58
— окислительные 173
— пищеварительные 65, 67—76, 86
— протеолитические, см. Протеазы
— слюнных желез 63—65, 67
— флавопротеиновые 53, 55—57
Феромоны половые 6, 194, 217—219
239, 270—272
Фибриллы 192
— белковые в нейрилемме 134
Фибрин 64
Фибриноген 64
Физиология общая 5
— сравнительная 5
Фильтрационная камера 59, 62, 63
Фильтрация гемолимфы 91, 93
Фитофаги 58, 62, 68, 78, 81, 83—85,
103, 104, 145, 146, 240
Фитоэктдизоны 240
Флавоноиды 18, 83, 84, 110
Фонорецепторы 206—208
Формил-кинуруенин 21
Формирование экскретов уриколитическое
95, 97
— — уриколитическое 96, 97
Формы адультиодные 243
— внутривидовые 22
— меланистические 24
— сезонные 23

— цветковые 22—24
Фосфатидилхолин 120
Фосфатидилэтаноламин 120
Фосфолипиды 120
Фосфор 57
Фотопериод 23, 24, 116, 248, 249, 257, 258
Фотопериодическая регуляция диапаузы 23, 24
Фоторецепторы 24, 144, 191, 194, 220—233
Фототаксис 221, 229
Фотоциты 188—191
Фрикционные (стридуляционные) аппараты 203, 204
Фруктоза 70—73, 80
 β -Фруктозидаза 73
Фруктозо-6-фосфат 13
Функции брюшных ганглиев 163, 164
— выделительных органов 87—94
— гемолимфы 98
— гемоцитов 111, 112
— головных ганглиев 168—170
— грудных ганглиев 164—168
— жирового тела 116, 117
— задней кишки 76, 77, 89
— защитные гемолимфы 113—116
— нейросекреторных клеток 233
— плазменных белков 109, 110
— ретроцеребрального комплекса 234
— слюнных желез 63—65
— эпидермиса 10—12
Функциональная асимметрия кутикулы 29, 30

Хеморецепторы 191, 211
— дистантные 194, 195, 213—219
— контактные 195, 211—214
Хеморецепция 5
Химическая обработка пищи 67—76
Хинин 212, 213
Хинон N-ацетилглюкозамина 16
— протокатеховой кислоты 16
Хиноны 9, 14, 16, 55, 112
Хитин 8, 10, 12—14, 32, 61, 72, 105
Хитиназа 13, 72
Хитозан 12
Хищники 58, 62, 104, 113
Хлор 76, 91
— в гемолимфе 92, 104, 105
— в задней кишке 76, 92
— в мальпигиевых сосудах 92
Холестерин 81, 240, 241
Холинацетилаза 152, 153
Холинэргическая система 152
Холинэстераза 152—154, 163, 185
Холодостойкость 106
Хоринон 263, 267, 268
Хроматофоры 25, 239

Хроаксия 146, 147
Хрусталик 222

Цвета монохроматические 171
Целлобиоза 71, 73, 74
Целлобиоза 71—73, 80
Целлюлаза 71, 72
— микроорганизменная 72
— собственная 72
Целлюлоза 12, 13, 62, 66, 71, 72
Центр высший ассоциативный 133
— дыхательный ведущий 43
— — вторичный 43, 44, 168
— — первичный 43, 44
— нервный, см. Нервные центры
— рефлекторный вторичный 163
— — первичный 163, 168
Центральное тело 135, 136, 168, 169
Центры ассоциативные мозга 135, 136, 223, 224
Цианиды 58
Цикл Кребса 53, 54, 56, 82, 106
— овариальный 266
— сердечный 125
Циркуляция гемолимфы, см. Движения гемолимфы
Цистоциты 110, 111
Цисты семенные 260, 261
Цитозин 95
Цитохром *a* 55—57
— *b* 55, 58
— *c* 55—58
— 551 56
— $a+a_3$ 56, 58
— b_5 56
Цитохромы 53, 55, 249

Часы биологические 169, 248
Чашечка грибовидного тела 136, 169
Чувствительность осмотическая 195
— температурная 195
Чувство гравитационное 195
— двигательное 195

Шапочка сколопидия 199, 200
Шеллак 10

Эзерин 152
 α -Экдизон 239, 240
Экдизоны 12, 81, 119, 121, 122, 239—241, 246—250

- Экидистерон (β -экидизон) 239—241
 Экикоутикула 7, 8, 15, 17, 22, 23
 Экизохорион 268
 Экизувиальная жидкость 10, 11
 — мембрана 11
 — шкура 10, 11
 Экискременты 65, 67, 76, 90, 91
 Экискреты 77, 89—97
 — азотистые 94—97
 Экискреция, см. Выделение
 Экиспирация 41
 Экистероцепторы 191
 — дистантные 191
 — контактные 191
 Экистрасистола 126, 127
 Экилектроантенограмма (ЭАГ) 217*, 218
 Экилектрокардиограмма (ЭКГ) 125
 Экилектроретинограмма (ЭРГ) 225*, 226*
 Экиэлектроны 14, 52—56, 58
 Экиэлектрофорез 109
 Экиэмбриогенез, см. Развитие эмбриональное
 Экиэмбрионы 255, 258, 264, 268
 Экиэмульгирование воска 75
 Экиэндокринная система 58
 Экиэндокутикула 7, 8
 Экиэндопаразиты 33, 90, 115, 259
 Экиэндоплазматический ретикулум 173
 Экиэндохорион 268
 Экиэноцитойды 110—112
 Экиэноциты 8
 Экиэнтомология общая 5
 — прикладная 5
 Экиэнтомофаги 6
 Экиэпидермис 7, 10, 12, 17, 21, 23, 26, 32, 90, 189, 211, 240
 Экиэпикутикула 7, 8, 9*, 10, 14, 16, 28—30*—32
 Экиэпителий кишечный 59
 — кутикулярный 8
 — мальпигиевых сосудов 89
 — трахейный 38, 39, 188
 — фолликулярный 263, 266, 267
 Экиэритроптерин 19, 20
 Экиэссенция мятная 217, 218
 Экиэфир фарнезилевой кислоты 245
 Экиэфирь 75, 110, 271
 — жирных кислот 14, 75
 Экиэффект группы 23
 — привыкания 158, 159
 — Цахера 29
 Экиэффектор независимый 46
 Экиэффекторы 137—140, 186
 Экиэффекты обучения 158, 159
 — последействия 157, 158*
 Юэвабион 245
 Юэвеноиды 242, 244, 245
 Яэдра клеточные 7, 61, 67, 110, 121, 173, 211, 224, 235, 241
 Яэды дыхательные 27
 — контактные 32
 — нервные 162
 Яэчники 50, 67, 234, 235, 252, 257, 262, 263, 265*, 266, 267, 269
 Яэйцевод медиальный 262, 264, 265
 Яэйцеводы 255
 — латеральные 252, 264, 265
 Яэйцевые трубки, см. Овариолы
 Яэйцеживорождение 255
 Яэйцекладка 51, 239, 244, 252, 253, 265, 269
 Яэйце клетки 50, 235, 237, 253—255, 257, 263, 266—269
 Яэмки обонятельные 216

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ НАСЕКОМЫХ

- Бабочка 17, 24, 49, 55, 56, 63, 80, 89, 96, 97, 103*, 109, 112, 120, 121, 124—126, 129, 142, 147, 148*, 149*, 150, 157, 158*, 194, 207, 209, 214, 216, 217*, 225—227, 231, 232, 237, 242, 243, 248, 256, 263, 271
— белая американская 83
— белянка 19, 20, 83
— — капустная 83, 120, 249, 251
— коконопряд 225
— нимфалида 21
— павлиноглазка 96, 109, 237, 239, 241, 244, 247, 248, 249*, 250, 262, 271
— — американская 250
— сатирида 18
— сатурния 216
Богомол 110, 130*, 168, 198*, 199, 265
Богомолы 22
Большоголовки 131*
Блоха крысиная 29
Блохи 59*, 222, 259
Бражник 51*, 109, 136*, 180*, 223, 231, 242, 246
— табачный 85
- Веерокрылые 222, 259
Верблюдки 264
Веснянка 34, 264
Вислокрылки 96, 264
Волянка античная 237, 238*, 250
Вши 59*
- Галлицы 255—258
Гарпия 23
Голубянка 23
- Двукрылые 12, 36, 37*, 53, 59—62, 67, 78, 79, 90, 99*, 100*, 103, 107, 122, 131, 167, 182—184, 201, 205, 206, 234, 259, 264
— высшие короткоусые 59*
— короткоусые 234, 241
Долгоносик хлопковый 78, 81, 272
Древоточец 40, 220*
Дрозфила 202, 207
- Жесткокрылые 36, 59*, 79, 88, 104*, 131, 180, 182—184, 187, 216, 264
Жужелица 67, 225*
Жук 17, 28*, 60, 66*, 67, 80, 88, 103, 108*, 125, 180, 187, 203, 252
— бронзовик 231*
— водолюб 107
— долгоносик 228
— заболонник 83
— колорадский 18, 51, 83, 250, 252, 259, 270
— листоед 84, 255
— майка 113
— мертвоед 214
— плавунец 41, 44, 67, 88, 215*, 216
— пластинчатоусый 62, 226
— табачный 87
— усач 203
— шелкун 8, 187
- Златогузка 107
- Клещ 5, 28*
— иксодовый 29
Клоп 11, 18, 50, 68, 73, 77, 87, 89, 91, 92*, 93, 96, 103*, 122, 132, 139, 179* 199, 236, 243, 245, 248, 249,
- Двукрылые 12, 36, 37*, 53, 59—62, 67, 78,

253, 268
— кровосос 64, 94, 239
— растительноядный 68, 94, 238
— солдатик 51, 106, 120, 252
Клопы 59, 214
Кобылка красная 170
Коконопряд 110
Кокциды 59*, 62, 63, 73
Комар 36, 47*, 65, 69*, 70, 80, 96, 100*,
101*, 110, 117, 118*, 125, 129, 207, 210,
213—215*, 216, 225*, 229
— долгоножка 8, 33, 36*, 62
— звонец 100, 110
— малярийный 262
Конек белокрылый 84
Кошениль 19
Круглошовные 61
Крылатые 88, 253
Кузнечик 197, 203, 204, 205*, 207

Лев муравьиный 59*
Листовертка 79
Листоед 88
Лубоед большой сосновый 84
Львинки 131*

Медведка 142, 203, 204, 207
Мешочницы 257
Мокрица 28*
Моль большая восковая 75, 79
— — злаковая 83
— восковая 246
— платяная 74
— сиреневая 83
— хлопковая 272
Москиты 216
Мошка 34*, 36
Муравей 64, 106, 199, 202, 203, 222, 231
Муха 9, 16, 21, 28*, 33, 57, 67, 68, 78, 88*, 96,
100*, 101, 105, 108, 111, 113, 120, 121, 126,
128, 131*, 175*, 182*, 184, 199, 211, 213,
216, 221, 225*, 226*—228, 232, 237, 240,
255, 263
— береговушка 101
— комнатная 57*

— кровососка 255
— мясная 67, 74, 95, 96
— скорпионова 270
— це-це 49, 108
Мухи настоящие 131*
— цветочные 131*
Мушка шпанская 113

Наездник 33, 115*, 258
Нарывник 113
Ногохвостка 253, 254*
— водная 253
— слитнобрюхая 253
Ногохвостки 33

Овод 103
Огневка 103, 241*, 250, 251
— мельничная 115
Оса 90, 182*
— общественная 202

Палочник 25*, 26, 68, 91, 92*—94*, 103, 106,
107, 128, 134, 136*, 157, 178, 179, 180, 197,
210, 214, 238, 244, 247
— европейский 256
Парусник 24, 26
Перепончатокрылые 53, 59*, 64, 78, 102,
104, 113, 131, 167, 170, 182—184, 199, 214,
254, 255, 258, 259, 262, 264
— общественные 59*, 62, 67
— стебельчатобрюхие 265
Первичнообескрылые 15, 32, 88, 99*,
253, 264
Пилильщик 88, 103, 124*, 220
— хлебный 50
Плодожорка яблонная 272
Поденка 34*, 35*, 36, 122, 259, 264,
265*
Полужесткокрылые 59*, 61, 199, 234,
259, 264
Протуры 33, 259,
Прямокрылые 21—24, 53, 59*, 60, 99,
102, 103*, 106, 112, 123, 170, 178—180,

184, 197, 198, 203—208, 214,
233, 259, 264, 265*

Пухоед 263

Пчела 5, 42, 55, 62, 90, 137*, 163,
171*, 172, 214, 216, 217, 227—230,
231, 232*, 242, 267, 269

— медоносная 61, 90, 104, 137, 170,
205, 207, 213, 214*, 218*, 227, 228*,
229, 230*, 232, 242, 262, 269

Пчелиные 262

Равнокрылые 18, 63, 204, 216, 264,
267

Радужница 88

Ручейник 34, 103, 216, 261*

Ручейники 264

Саранча 23*, 42, 44, 45, 70, 78, 80*, 109,
115*, 125*, 132*, 133*, 136*, 155, 157,
159*, 166, 167*, 176, 177*, 180*, 181*,
186*, 193*, 197*, 198, 200*, 206*—208*,
215*, 240, 244*, 268, 269*, 270

— азиатская перелетная 274

— африканская 24

— пустынная 23*, 41, 45*, 242

— шистоцерка 81, 101, 102*

Саранчовые 18, 22—25, 38, 42*—44, 80, 81,
106, 110, 120, 132, 134, 142, 166, 175—177,
181, 186, 201, 203, 204, 206, 207, 238, 242,
248, 261

Сверчок 49*, 72, 136*, 142, 170, 197, 203*,
204, 205*, 207, 208, 267

Светляк 39, 187*—190*, 191

Сеноед 256

Сеноедообразные 264

Сетчатокрылые 59*, 88, 264

Скорпионницы 264

Слепень 131, 132, 214, 216

Слепни 131*

Совка 78, 84, 106, 112, 131*, 182*, 209, 271

— капустная 206, 251

— подгрызающая 72

— щавелевая 251

Стрекоза 8, 21, 34*, 35, 59*, 96, 97, 99*, 102,
128, 139*, 196*, 200, 201* 220*, 222, 224*,
225*, 231*, 232, 264

— австралийская 25, 59*, 96, 97

Таракан 16, 17, 30, 31, 44, 48*, 57, 59, 60,
63*. 65, 67, 68, 72, 80, 86, 87, 89, 98, 99*,
102, 103*, 104, 112, 121, 123*, 124, 126*,
128*. 132*, 135*, 140, 141*—147*, 149*,
151*. 153*, 154*, 155, 158, 159, 160*, 161*,
162*, 164*, 165, 178, 179, 180, 182*, 183,
184, 197, 198*, 202, 206, 210, 219*, 233,
237, 242, 246, 255, 259, 261, 264, 265, 269,
270

Термит 66, 72, 87, 113, 202, 231*, 262

Тля 64, 65, 73, 86, 88, 175, 255, 257, 258*

— большая злаковая 83

Точильщик хлебный 87

Трипсы 264

Трутень 137, 216

Уховертка 259, 263, 264, 267

Филлоксера виноградная 64

Хрушак 259

— мучной 40

Цикада 156, 157*. 204, 205, 209*

— австралийская 209

Цикадка 23, 62

Цикадовые 22, 63

Цикады певчие 202, 204, 207, 208

Червецы 73

Черепашка вредная 61*, 246

Чернотелка пустынная 29

Чешуекрылые 20, 23, 59*, 60, 63, 68, 78, 79,
95, 96, 99*, 102, 103*, 104, 106, 107, 120,
131, 179, 180, 184, 214, 217, 233, 234,
237, 242, 244, 246, 247*, 250, 251, 261,
262, 264, 265*, 270, 271

Шаровки 131*

Шелкопряд 58, 96, 108, 169

— айлантовый 56

— дубовый 202*, 218, 219, 237

— — китайский 271

— непарный 214, 271, 272

— сосновый 210*

— тутовый 81, 85, 108, 119, 127*, 128,
163, 213, 219, 237, 240, 241, 243*,
250, 255, 256, 271

Шмель 90, 157, 184, 231*. 267

Щелкуны 88

Щетинохвостки 72, 262

Щитовки 73

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ НАСЕКОМЫХ

- Acanthacris* sp. 4
Acerentomidae 33
Acilius sulcatus 216
Acrididae 204
Acronycta rumicis 251
Actias artemis 271
— *selene* 179
Acyrtosiphon pisum 86
Aedes 96, 117
— *aegypti* 47*, 100*, 101*, 117, 118*, 210
— *detritus* 100*
Aeschna 96
— sp. 139*, 224
Agrotis orthogonia 72, 78
— sp. 182*, 184
Anacanthotermes ahngerianus 231*
Anisoptera 34, 35
Anopheles 65*, 96
— *maculipennis* 225*, 262
— *melas* 213
— *quadrimaculatus* 125, 129
Antheraea pernyi 147, 148*, 149*,
202*, 217*—219, 237, 248, 249*, 271
Anthonomus grandis 79, 81, 272
Aphelocheirus aestivalis 199
Apis mellifera 42, 61, 90, 104, 137, 163,
170, 184, 207, 214, 216, 218*, 227,
228, 229, 232, 262
Apoidea 262
Apterygota 88, 253
Archesella sp. 254*
Argyrotaema velutina 79
Armadillidium 28*
Arunta 204
Attacus 96
Austrolestes annulosus 25

Bacillus rossius 256
Barathra brassicae 103*, 125, 206, 251

Blaberoidea 89
Blaberus fuscus 158
— *giganteus* 142*
Blastophagus piniperda 84
Blatta orientalis 63*, 124, 159
Blattella germanica 80, 86, 87
Blattoptera 103*, 265*
Boettcherisca peregrina 221
Bombus distinguendus 231*
— sp. 157
Bombyx 96, 85, 96, 103*
— *mori* 81, 85, 103*, 108, 119, 127*,
128, 163, 179, 213, 219, 237, 240,
241, 243*, 250, 255, 271
Boreus 264
Brosicus cephalotes 225*

Calliphora 28*, 68, 121, 184
— *erythrocephala* 113, 128, 184, 225*, 226*,
228
— *vicina* 79
— *vomitaria* 184
Calliphoridae 16
Camponotus pennsylvanicus 106
Cantharis fusca 104*
Carabus 67
Carausius 68
— *morosus* 25*, 91, 92*, 93, 94*, 103,
106, 107*, 136, 157, 179, 210, 238,
244
Cecidomyiidae 256
Cephus cinctus 50
Cetonia aurata 231*
Chilo suppressalis 79, 250—252
Chironomidae 100, 110
Chironomus 101
— *plumosus* 110
Choristoneura fumiferana 80
Chortippus 204

— parallelus 84
Chortophaga viridissima 103*
Chlorophanus viridis 228
Chrysomela sanguinolenta 255
Chrysomelidae 88, 255
Cicadella viridis 62
Cicadidae 204
Cicindela cancellata 125
Coleoptera 79, 265*
Collembola 88
Conopidae 131*
Corcyra cephalonica 93
Corynodes peregrinus 108*
Cosmotricha potatoria 225*
Cossus cossus 40, 103*, 220*
Cryptocercus 87
Culex 96
— pipiens 100
Culicidae 216
Cyclorrhapha 61, 255
Cyrtidae 131*
Cystosoma saundersii 209

Dactylopius coccus 19
Danaus plexippus 120
Decticus 204
Deilephila elpenor 223
— euphorbiae 51*
Delias eucharis 108
Dendrolimus pini 210*
Diatraea grandiosella 241*, 250, 251
Dicranura vinula 23
Diptera 255
— punctata 255
Diptera 79, 265
Dolycoris baccarum 70
Donacia 88
Drosophila melanogaster 79, 228
Dysdercus 96
Dytiscidae 88
Dytiscus 67
— marginalis 41, 44, 104*

Ecdyonurus forcipula 34*
Elateridae 8, 88, 187
Ephemera simulans 35*

Ephemeroptera 265*
Ephestia kuhniella 115*
Ephydriidae 101
Ephydra cinerea 100*, 101
Ephydrella sp 101
Erythromma viridulum 34*
Euproctis chrysorrhoea 170
Eurygaster integriceps 61*, 246

Fresenia messa 216

Galleria mellonella 75, 76, 80, 246
Gasteroidea viridula 104*
Gastrophilus intestinalis 103
Geranomyia unicolor 36
Gerris nepalensis 108*
Gomphocerus rufus 136, 170
Glossina 68, 255
— palpalis 49, 108
Gracilaria syringella 83
Graptosaltria nigrofusca 156, 157*
Gryllidae 204
Gryllodinus 204
— odicus 203*
Gryllotalpa 204
— gryllotalpa 103*
Gryllotalpidae 204
Gryllus 204
— bimaculatus 203*—205*
— campestris 203*, 205
— domesficus 136, 267
— pennsylvanicus 49*
— truncatus 203*
— veletis 49*

Harpobittacus 270
Heliothis zea 131*
Hemipteroidea 265*
Henria psillota 258
Heteropeza pygmaea 258
Hippoboscidae 255
Homoptera 18, 63, 204
Hydrophilus piceus 104*, 107
Hyalophora cecropia 58, 89, 120, 121,
126, 129, 237, 239, 241, 242, 244,
247—249*, 250, 251

- Hylemyia brassicae 79
 Hymenoptera 265*
 Hyphantria cunea 83

 Kermesococcus ilicus 19

 Lampyridae 187
 Lampyrus 187
 Lasioderma serricorne 87
 Laspeyresia pomonella 272
 Lepidoptera 79, 103*, 265*
 Lepinotarsa decemlineata 18, 57, 83,
 103, 250, 252, 259, 270
 Lestes sp. 225*
 Lestremiinae 257
 Leucophaea maderae 103*, 202, 269,
 270
 Libellula quadrimaculata 220*, 231*,
 232
 Locusta migratoria 103*, 109, 125,
 133*, 157—159*, 166, 167*, 177*,
 179, 181*, 193*, 198, 200*, 207, 240,
 244*
 — — migratorioides 270
 Lucilia 68, 96
 — sericata 96
 — sp. 182*, 184, 187*
 Luciola 187
 — lusitanica 187, 188*, 191
 — sp. 187*
 Lycaena phlaeas daimio 23
 Lytta vesicatoria 113

 Macrosiphum avenae 83
 Malacosoma neustria 110
 Manduca sexta 85, 242, 246, 248*
 Mantis religiosa 130, 168, 198
 Mecoptera 265*
 Megoura viciae 257, 258*
 Melanogryllus desertus 203*
 — pallipalpis 203*
 Melanoplus differentialis 268
 — femur-rubrum 197*
 Meloe 113
 Meloidae 113
 Melolontha melolontha 184
 Metrioptera 204

 Musca autumnalis 78, 120
 — domestica 57*, 184
 Muscidae 131*
 Mycophila nikoleii 258
 Mylabris 113
 Myrmeleon 59*
 Myxophaga 36

 Nasutitermes 113
 Nauphoeta cinerea 160*, 161*
 Nebria brevicollis 104*
 Necrophorus sp. 214
 Nemeritis canescens 115*, 116
 Neuronia sp. 261*
 Neuroptera 265*
 Noctuidae 209
 Nymphula hymphaeta 103
 Nymphalidae 21

 Ocneria dispar 214, 271, 272
 Odonata 265*
 Oecanthus pellucens 203*
 Oedipoda 18
 — coerulescens 25
 Oncopeltus fasciatus 94, 179*, 249
 Omocestus 204
 Orchesella 253
 Orgyia antiqua 237, 238*, 250
 Orthoptera 103*, 204
 Orthopteroidea 265*

 Papilio machaon 103, 184
 — polyxenus asterius 24
 Pectinophora gossypiella 272
 Perillus 18
 Periplaneta americana 30, 48*, 67, 72, 98, 99,
 103*, 104, 121, 125, 126*, 128*, 135*, 140,
 143*, 144*, 145—147*, 149, 151*, 153*,
 154*, 155, 160*, 162, 164*, 178, 179,
 182*—184, 198, 210, 219*, 246
 Philosamia cynthia 56
 Philoscia 28*
 Phlebotomidae 216
 Pholidoptera 204

Phormia regina 20*, 74, 105, 175*,
211*
Photuris versicolor 190*
Phragmatobia fuliginosa 236*
Pieridae 19
Pieris 116*
— brassicae 8, 83, 120, 184, 249, 251
Platycleis 204
Platypleura 204
Plecoptera 265*
Podura aquatica 253, 254*
Polyphaga 264
Porcellio 28*
Porophorus 187
Potosia metallica 231*
Prodenia eridania 106, 112, 114
Protura 88
Psocoidea 265*
Psychidae 257
Pteronemobius neidens 203*
Pteronidia ribesii 103
Pterygota 88, 253
Pyrophorus 187
Pyrrhocoridae 245
Pyrrhocoris apterus 50*, 51, 106, 120, 252

Rhodnius prolixus 11*, 64, 87, 91,
92*—94, 96, 132, 139, 236—238,
243, 248, 253, 268*
Rhynchophorus palmarum 104*
Romalea microptera 184, 186

Sarcophaga bullata 108, 111, 126*
Saturnia pyri 157, 158*
Saturniidae 89, 109, 124, 142, 214,
216, 242, 248, 262
Scarabaeidae 226
Schistocerca gregaria 23*, 41, 42, 44,
45*, 70, 79, 80*, 101, 102, 115*, 132,
155, 166, 180*, 184, 186* 199, 208*
242, 269*, 270
Scolytidae 83
Sialis 96
Simuliidae 36
Simulium 34*

Sminthuridae 33, 253
Sminthurides aquaticus 254*
Sphingidae 109
Sphinx ligustri 136*, 179, 180*
Spilosoma menthastri 251*
Spodoptera litura 84
Staphylinidae 255
Stegobium paniceum 87
Stenobothrus 204
Stirellus 23
Stratiomyidae 131*
Syrphidae 131*

Tabanidae 131*, 216
Tabanus bromius 214
Tartarogryllus 204
— burdigalensis 203*
— tartarus chscurior 203*
Telea polyphemus 179
Teleogryllus 204
Tenebrio 28*
— molitor 40, 180
Tenebrionidae 29
Tetodontophora bielaniensis 33
Tettigonia 204
— cantans 205*
Tettigoniidae 204
Thysanura 88
Tibicena 204
Tineola bisselliella 74
Tipula 33
Tipulidae 8
Tomocerus 253
Tribolium castaneum 66*, 67
— confusum 259
Trichoplusia ni 271, 272
Trichoptera 265*
Trogoderma granarium 79
Turanoagryllus 204
— tateralis 203*

Vespa sp. 182*, 184
Viteus vitifolii 64

Xenopsylla cheopis 29

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
Предисловие	3
Введение	4
Глава первая. Покровные ткани	7
Строение покровов	7
Кутикулярные слои	8
Эпидермис и формирование кутикулы	10
Химический состав кутикулы	12
Склеротизация кутикулы	14
Окраска и пигменты покровов	17
Морфологические и физиологические изменения окраски	22
Проницаемость кутикулы	26
Испарение воды через покровы	28
Активный транспорт воды через покровы	29
Проницаемость кутикулы и действие инсектицидов	32
Глава вторая. Дыхание	33
Кожное дыхание	33
Жаберное дыхание	34
Строение открытой трахейной системы	37
Диффузия газов и вентиляция открытой трахейной системы	40
Регуляция дыхания	42
Трахеоларный контроль снабжения тканей кислородом	46
Общий и основной газообмен	47
Изменения газообмена при развитии и диапаузе насекомых	49
Промежуточный дыхательный обмен и освобождение энергии	51
Изменения промежуточного дыхательного обмена при развитии в диапаузе насекомых	57
Глава третья. Питание и пищеварение	58
Строение и основные отделы пищеварительного тракта	58
Слюнные железы и их функции	63
Механическая обработка и продвижение пищи по кишечнику	65
Переваривание и всасывание пищи	67
Пищеварительные ферменты	70
Функции задней кишки	76
Основные компоненты пищи	78
Потребность насекомых в витаминах	81
Пищевые аттрактанты и репелленты	82
Искусственные питательные среды	85
Роль симбиотических микроорганизмов в питании и пищеварении насекомых	86
Глава четвертая. Выделение	87
Основные пути выделения и функции выделительных органов	87
Формирование экскретов в выделительных органах	91
Регуляция выделения	94
Химический состав азотистых экскретов	94

Глава пятая. Гемолимфа, жировое тело и органы кровообращения	97
Гемолимфа и ее функции	97
Осмотическое давление гемолимфы и его регуляция	98
Неорганические вещества гемолимфы	102
Органические вещества гемолимфы	105
Гемоциты	110
Свертывание гемолимфы	112
Защитные функции и иммунные реакции гемолимфы	113
Строение и функции жирового тела	116
Резервные и транспортные продукты жирового тела	119
Кровеносная система и органы кровообращения	122
Деятельность сердца	124
Иннервация сердца и регуляция кровообращения	127
Глава шестая. Нервная система	129
Центральная нервная система	129
Вегетативная нервная система	132
Функциональная организация нервных центров	134
Нервные клетки и рефлекторные дуги	137
Электрические явления в нервных клетках	142
Проведение возбуждения по аксонам	146
Передача возбуждения в центральных синапсах	150
Центральное торможение	154
Проведение возбуждения через ганглии	155
Вызванная и спонтанная электрическая активность центральной нервной системы	159
Влияние инсектицидов на нервную систему	162
Функции брюшных ганглиев	163
Функции грудных ганглиев	164
Функции головных ганглиев	168
Условно-рефлекторная деятельность насекомых	170
Глава седьмая. Нервно-мышечный аппарат и органы свечения	173
Функциональная организация мышечных волокон	173
Иннервация мышечных волокон	176
Потенциалы мышечных клеток	178
Синхронные и асинхронные мышцы	182
Нервно-мышечные синапсы	184
Органы свечения	186
Глава восьмая. Органы чувств	191
Общие принципы организации рецепторов и органов чувств	191
Трихоидные механорецепторные сенсиллы	196
Проприоцепторы и рецепторы равновесия	197
Генерация звуков, виброрецепторы и органы слуха	202
Терморецепторы и гигрорецепторы	209
Контактные хеморецепторы и вкусовой анализатор	211
Дистантные хеморецепторы и обонятельный анализатор	213
Фоторецепторы и зрительный анализатор	220
Зрение и зрительная ориентация насекомых	227
Глава девятая. Эндокринные органы и гормоны	233
Основные эндокринные органы насекомых	233
Нейрогормоны	235
Экдизоны	239
Ювенильные гормоны и ювеноиды	242
Гормональная регуляция развития	245
Гормональная регуляция диапаузы	249

	Стр.
Глава десятая. Размножение	253
Обоеполое размножение	253
Другие способы размножения	255
Строение и функции мужских половых органов	259
Строение и функции женских половых органов	262
Оогенез, вителлогенез и формирование яиц	266
Роль гормонов в регуляции размножения	268
Половые феромоны	270
Литература	273
Предметный указатель	275
Указатель русских названий насекомых	293
Указатель латинских названий насекомых	297

Виктор Петрович Тыщенко

ФИЗИОЛОГИЯ НАСЕКОМЫХ

Зав. редакцией А. Г. Гаврилов.
Редактор Т. А. Рыкова.
Младший редактор И. М. Павлова.
Художественный редактор Т. А. Коленкова.
Художник В. Н. Хомяков.
Технический редактор З. В. Нуждина.
Корректор С. К. Завьялова.

ИБ № 5718

Изд. № Е—448. Сдано в набор 15.07.85. Подп. в печать 20.01.86.
Формат 60×90 ¹/₁₆. Бум. кн.-журн. № 2. Гарнитура литературная.
Печать высокая. Объем 19 усл. печ. л. 19,38 усл. кр.-отг. 21,68 уч.-изд. л.
Тираж 12 000 экз. Зак. № 1652. Цена 90 коп.
Издательство «Высшая школа», 101430. Москва, ГСП-4, Неглинная ул., д. 29/14.

Московская типография № 8 Союзполиграфпрома
при Государственном комитете СССР
по делам издательств, полиграфии и книжной торговли,
101898, Москва, Центр, Хохловский пер., 7.

Отсканировано 20-21.09.2000, переведено в текст 22.09.2000 - 21.01.2002
в университете Турку, Финляндия.

21.01.2002
www.bio.pu.ru/koi/entomol/
www.utu.fi