

## Лекція № 7

### ТЕМА: КЛАС КОМАХИ (INSECTA)

#### План лекції:

1. Загальна характеристика класу Комахи (*Insecta*).
2. Зовнішня будова комах
3. Внутрішня будова комах
4. Розмноження і розвиток комах.

#### Основні поняття:

Головна капсула, антени, лабрум, лабіум, мандибули, максилі, гіпофаринкс, типи ротових органів комах, крило, фурка, тазик, вертлюг, стегно, гомілка, лапка, надкрила, елітри, дзижальця, пігментне і структурне забарвлення, міксоцель, перітрофічна мембрана, інтима, трахеїна система, жирове тіло, гемоцит, гемолімфа, центральна і вегетативна нервова система комах, механорецептор, хордонатальний орган, тимпанальний орган, хеморецепторні сенсилі, геміметаболія, голометаболія, гіперморфоз, гіперметаморфоз, анаморфоз, протометаболія, епіморфоз, гістоліз, гістогенез, екдизон, провізорні органи, облігатне живонародження, партеногенез, арренотокія, теллітокія, амфітокія або дейтеротокія, генеративний і соматичний партеногенез, штучний партеногенез, популяційний партеногенез, вибірковий партеногенез, педогенез, неотенія, поліембріонія.

### ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАСУ КОМАХИ (INSECTA)

Більшість видів комах — мешканці суходолу. Комахи освоїли всі типи наземних біоценозів, а також ґрунти. Чимало їх живе у прісних водоймах. Проте цілком водними тваринами, що дихають розчиненим у воді киснем, стали тільки личинки комах, дорослі крилаті особини яких здатні залишати воду. Комахи в основному вільноживучі тварини, але серед них чимало і паразитів.

Кількість видів комах, що заселяють земну кулю, ще точно не встановлено: за різними підрахунками вже описано від одного до трьох мільйонів сучасних видів, і щорічно вчені відкривають кілька тисяч нових для науки видів. Видовий склад комах України вивчено ще недостатньо: вважають, що є не менше ніж 40 тис. видів.

Розміри комах коливаються у широких межах — від 0,25 мм до 26 см.

Тіло комах складається з трьох тагм: голови, грудей та черевця. Голова має ротові органи та одну пару вусиків. Груді складаються з трьох сегментів і несуть три пари ніг та, як правило, крила. Черевце складається з 11 сегментів і, як звичайно, не має ніг.

Голова вкрита суцільною капсулою, вона утворилася в результаті злиття кількох сегментів та акрона. На ній розташовані пара складних (фасеткових) очей, прості вічка, пара вусиків (антени) та ротові придатки. Антени — це багаточленикові придатки, що виконують функції органів дотику й нюху; у представників різних рядів їхня будова різна.

Ротові придатки, складаються із нечленистої непарної верхньої губи (лабрум), пари нечленистих верхніх щелеп (мандибул), пари нижніх щелеп (максил) та непарної нижньої губи (лабіум), яка утворилася в результаті злиття другої пари нижніх щелеп. Нижні щелепи та нижня губа двочленикові, несуть по парі органів дотику й смаку — щупиків. Залежно від характеру їжі розрізняють кілька типів ротових органів.

Гризучі (гризучожувальні) ротові органи — найменш спеціалізовані, пристосовані для подрібнення твердої їжі. Верхня губа коротенька; верхні щелепи, як правило, мають жуйний край з більш-менш розвиненими зубцями. Зубці лівої щелепи входять у заглибини правої, і тому їхня будова не зовсім симетрична. Максилі складаються з основного членика та стовпчика, на якому є пара нижньощелепних щупиків; він закінчується рухомо причленованими жуйними лопатями — зовнішньою та внутрішньою. Нижня губа має основний членик, або підборіддя, та дистальний членик, на якому є дві пари жуйних лопатей. До ротового апарата належить також м'ясистий виріст ротової порожнини — *гіпофаринкс*. Такі ротові органи характерні для тарганових, прямокрилих, термітів, бабок, твердокрилих тощо.

При переході до живлення рідкою їжею ротові органи значно змінюються залежно від того, як їжа розташована: чи відкрито (лижучий або сисний тип), чи схована під покривами (колючо- або ріжучосисні органи). У комах, які живляться відкрито розташованими рідинами, утворюється сисний хоботок. Так, у бджолиних хоботок утворений нижніми щелепами й нижньою губою; верхні щелепи втратили жувальну функцію й беруть участь лише в побудові сот (*гризучолижучий тип*). У метеликів частково або зовсім редуковані всі ротові частини, крім нижніх щелеп, зовнішні лопаті яких витягнулись у довгий хоботок. Це сисний ротовий апарат. У частини коротковусих двокрилих, наприклад кімнатної мухи, м'який хоботок утворений нижньою губою, на кінці якої розвинений оригінальний фільтруючий апарат, що складається з великої кількості хітинових трубочок — псевдотрахеї (*лижучий тип*).

Комахи, які смокчуть рідини живих організмів через їх покриви останніх, мають здебільшого колючосисний ротовий апарат, в якому видовжена нижня губа утворює хоботок для всисання рідини, а верхні та нижні щелепи перетворені на довгі колючі стилети для проколювання покривів. Такий ротовий апарат мають клопи, рівнокрилі, воші, блохи, довговусі двокрилі. У гедзів щелепи й верхня губа мають вигляд ножів і розрізають шкіру тварин: такий ротовий апарат називається *ріжучосисним*. У мух-жигалок і це-це колючо-сисний апарат розвинувся з м'якого хоботка некровосисних предків, подібного до апарата кімнатної мухи. Він став твердим, а псевдотрахеї перетворилися на голку для проколювання шкіри.

У личинок комах із повним перетворенням типи ротового апарата часто відмінні від таких у імаго: наприклад, у гусені гризучі ротові органи, а в дорослих метеликів — лижучі.

Імаго багатьох комах (одноденки, оводи, частина метеликів, у тому числі шовковичний шовкопряд) не живляться, і їхні ротові органи редуковані.

**Груди комах складаються з трьох сегментів: передньо-, середньо- та задньогрудей.** Кутикула кожного сегмента — це кільце, що поділяється на чотири склерити: спинний — *тергіт*, грудний — *стерніт* та два бічні — *плейрити*. Тергіти зовні помітні краще, ніж стерніти, значна частина яких міститься всередині, утворюючи *фурку* — опору для м'язів, що беруть участь у польоті. Чим краще розвинеш крила, тим більше занурені стерніти.

Кожний грудний сегмент має пару ніг. Нога складається з п'яти члеників. Кожен з них має свою назву: тазик, вертлюг, стегно, гомілка та лапка. *Лапка* в різних комах складається з одного-п'яти члеників і закінчується одним або двома кігтиками. У частини двокрилих на кінцевому членику, крім кігтиків, є присоски. З їх допомогою мухи повзають по вертикальних гладеньких поверхнях.

Залежно від способу життя в комах розвинулися різні типи ніг: ходильні, бігальні, копальні, хапальні, стрибальні, плавальні тощо.

Більшість комах має органи польоту — крила. *Крила* — це бічні складки тіла, розташовані на середньо- та задньогрудах. Як звичайно, їх дві пари: передні та задні. Крило складається з двох стінок — верхньої та нижньої. Кожна стінка утворена шаром гіподерми, зовні вкритої більш-менш розвинутою кутикулою. Між стінками є вузька щілина (частина міксоцеля), заповнена гемолімфою. Крило має систему хітинових трубочок-жілок. Кількість та взаємне розташування жілок відіграє велику роль у систематиці комах. Жилки виконують опорну функцію; в них також міститься гемолімфа, проходять трахеї та нерви до клітин крила.

Крила бувають різних типів. У частини комах (прямокрилі, твердокрилі, жорсткокрилі) передні крила перетворені на потовщені *надкрила*, що не беруть участі в польоті. Вони призначені для захисту нижніх задніх крил, складених під ними, при повзанні по землі, копанні в ґрунті тощо. У двокрилих задні крила перетворені на булавоподібні органи рівноваги — *дзижчальця*. У багатьох ґрунтових комах (робочі мурашки, терміти), а також у паразитів (воші, блохи) крила зникають, а в первиннобезкрилих (*Apterygota*) їх ніколи не було.

Черевце у найпримітивніших комах складається з 11 сегментів та тельсона, однак найчастіше їх буває вісім-дев'ять; у вищих груп (перетинчастокрилі, двокрилі) кількість їх може зменшуватися до чотирьох-п'яти. На VIII та IX сегментах розміщені зовнішні статеві придатки — *геніталії*; це копулятивний орган самців та яйцеклад у самиць.

Покриви комах, як і решти членистоногих, мають три основні елементи: кутикулу, гіподерму і базальну мембрану.

У комах розрізняють структурне й пігментне забарвлення. Структурне забарвлення пов'язане з деякими специфічними особливостями поверхневої структури кутикули — мікроскопічними реберцями, пластинками, лусочками тощо, які створюють ефекти інтерференції, дифракції та розсіювання світла. Це металеве блискучі та переливчасті забарвлення деяких жуків і метеликів, особливо тропічних. Пігментне забарвлення зумовлене пігментами, які найчастіше містяться в екзокутикулі, рідше — в клітинах гіподерми чи жирового тіла. В багатьох комах спостерігається поєднання структурного та пігментного забарвлення.

Найбільш поширеними пігментами комах є *меланіни*, що відкладаються в екзокутикулі й дають темно-коричневе, коричнево-червоне або чорне забарвлення. Часто в кутикулі комах трапляються *каротиноїди*, які створюють жовте, жовтогаряче, червоне забарвлення; *флавоноїди* жовтого кольору; білі, жовті та червоні - *птерини*; жовті, коричневі або червоні - *омохроми*. *Антрахінони* нагромаджуються в жировому тілі та гемолімфі комах ряду рівнокрилих (*Homoptera*), створюючи карміново-червоне забарвлення, що просвічує крізь покриви. До того як були синтезовані дешеві штучні барвники, червоний пігмент *кармін* добували з жирового тіла кошенілі *Dactylopius coccus*.

Покриви комах мають різноманітні придатки. Скульптурні придатки (шипички, виступи, боріздки, ямки тощо) утворюються кутикулою без участі гіподерми. Структурні придатки (волоски, щетинки, лусочки крил метеликів тощо) виникають одночасно як із кутикули, так і з гіподерми. Це або чутливі придатки, пов'язані з нервовими клітинами, або термоізоляційні утвори, що створюють густий покрив, подібний до волосяного (джмелі, деякі метелики та тощо).

Порожнина тіла — міксоцель комах — поділена двома поздовжніми горизонтальними перетинками — діафрагмами на три відділи (синуси). Верхня діафрагма відділяє верхній, або *перикардіальний синус*, в якому розташована спинна кровоносна судина. Нижня діафрагма відділяє нижній, або *перинейральний синус*, де міститься черевний нервовий ланцюжок. Середній синус лежить між діафрагмами; він називається *вісцеральним*; у ньому містяться травна, видільна й статева системи, а також більша частина жирового тіла. Порожнина тіла заповнена гемолімфою.

Як скелетні м'язи, так і м'язи стінок внутрішніх органів (вісцеральні) комах виключно поперечносмугасті.

Більшість м'язів комах звуться *синхронними*: на один нервовий імпульс м'яз відповідає одним скороченням. Максимальна кількість скорочень таких м'язів не перевищує 30—40 за 1 сек. У двокрилих і перетинчастокрилих політ забезпечується *асинхронними* («швидкими») м'язами. На кожний імпульс такий м'яз відповідає кількома (від 5 до 20) скороченнями, і число скорочень досягає 100 і більше, а в деяких дрібних двокрилих та перетинчастокрилих — навіть тисячі за сек.

Типи живлення комах надзвичайно різноманітні: серед них фітофаги та зоофаги, в тому числі хижаків, паразити й кровососи, сапрофаги, некрофаги (живляться трупами), копрофаги (живляться гноєм); є види, що живляться роговими утворами шкіри хребетних (шерсть, пір'я тощо), мертвою деревиною, воском тощо. Є також поліфаги — види, що вживають як рослинну, так і тваринну їжу. Способи живлення комах також дуже різні: одні поїдають тверді речовини, інші поглинають рідини, треті є фільтраторами. Цим зумовлюється різноманітність ротових органів. Сам кишковий тракт комах, хоч і модифікується залежно від способу живлення та складу їжі, але значно менше, ніж ротові органи.

## ВНУТРІШНЯ БУДОВА КОМАХ

Як і в решти членистоногих, **травна система комах** складається з трьох відділів: передньої, середньої та задньої кишок. Стінки всіх відділів кишечника утворені одношаровим епітелієм, зовні вкритим поздовжніми та кільцевими м'язовими волокнами, скорочення яких забезпечує рух їжі в кишечнику. Епітеліальні клітини передньої та задньої кишок на вільній поверхні вкриті кутикулярним шаром — інтимою.

Передня кишка складається з ротової порожнини, глотки, стравоходу, вола та м'язового шлунка. У ротову порожнину відкриваються слинні залози, пов'язані з ротовими кінцівками. У комах бувають мандибулярні, максиллярні та лабіальні (нижньогубні) залози.

У багатьох комах їжа, що надходить до середньої кишки, огортається тоненькою прозорою оболонкою — *перитрофічною* мембраною, що секретується клітинами епітелію середньої кишки. Перитрофічна мембрана відіграє важливу роль у травленні: вона пропускає воду, мінеральні солі та продукти травлення, але затримує крупніші молекули білків, полісахаридів, ліпідів. Перитрофічна мембрана відсутня в хижих жуків, для яких характерне позакишкове травлення, в комах, що живляться нектаром квітів та солодкими виділеннями попелиць, а також у комах, які на імагінальній фазі не приймають їжі (афагів).

Для багатьох комах їжа становить єдине джерело вологи, при цьому важливим є затримання її в організмі. У задній кишці відсмоктується вода з кишечника в гемолімфу (реабсорбція). У стінках прямої кишки є вирости — ректальні сосочки, які активно поглинають воду з порожнини кишечника й переводять її в гемолімфу. Крім води, ректальні сосочки вилучають із вмісту задньої кишки мінеральні іони ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Cl}^-$ ), що забезпечує функцію осморегуляції. Задня кишка разом із мальпігієвими судинами функціонує як орган виділення.

**Виділення** в комах здійснюється кількома органами, які не створюють єдиної системи. Це мальпігієві судини, задня кишка, уратні клітини жирового тіла, перикардальні клітини та деякі спеціфічні утвори окремих груп комах. Основними видільними органами є мальпігієві судини й задня кишка, що функціонують як єдине ціле. У типовому випадку це довгі тоненькі трубочки, які впадають у кишечник на межі середньої та задньої кишок. Протилежні сліпозамкнені кінці їх вільно плавають у гемолімфі, їхня кількість коливається в різних комах від 2 до 200, у попелиць вони зникли внаслідок редукції.

Мальпігієві судини всмоктують гемолімфу з продуктами обміну. Це водний розчин вуглеводів, амінокислот і солей сечової кислоти. Він функціонально відповідає первинній сечі хребетних. У задній кишці ректальні сосочки вилучають із цієї рідини й повертають до гемолімфи більшу частину води, поживні речовини та іони неорганічних сполук. Зневоднені кристали сечової кислоти разом із фекаліями виводяться назовні через анальний отвір.

Видалення з організму продуктів азотистого обміну в вигляді нерозчинної у воді сечової кислоти — важливе пристосування комах до життя в умовах дефіциту вологи. Комахи або їх личинки, які перейшли до життя у воді або іншому рідкому середовищі (личинки падалих мук), виділяють аміак.

У жировому тілі, крім клітин-трофоцитів, які запасують поживні речовини, трапляються також уратні клітини, що нагромаджують сечову кислоту. Нагромаджувальна функція цих клітин має важливе значення в ті періоди розвитку комах, коли виведення екскретів назовні неможливе.

Перикардальні клітини, що оточують спинну кровоносну судину, здатні поглинати великі білкові молекули та різні колоїдні частинки, які потрапляють у гемолімфу.

У деяких комах видільну функцію виконують ще лабіальні залози: у щетинкохвістрк (підклас *Apterygota*) вони виділяють барвники, у метеликів родини *Saturniidae* — розчин бікарбонату калію.

Кисень із повітря, яке заповнює **трахейну систему**, транспортується до окремих клітин тіла шляхом дифузії. В клітинах він одразу ж споживається, тому в трахейній системі виникають дифузійні струми кисню, спрямовані всередину тіла. Крім того, в багатьох комах є додаткова вентиляція трахей. У більшості комах одні дихальця при вдиху відчиняються, інші — зачиняються, а при видиху — навпаки. У проміжках між вдихом та видихом усі дихальця зачинені. Кількість дихальних рухів за хвилину коливається залежно від температури навколишнього середовища, фізіологічного стану комахи та її виду від 5—6 до 150 і більше. Закривання стигм між дихальними рухами сприяє зменшенню випаровування води.

У водних комах, які дихають атмосферним повітрям, є спеціальні пристрої для запасання кисню. Жуки-плавунці набирають атмосферне повітря в порожнину між черевцем і надкрилами. З-під надкрил вони випускають пухирець повітря, через який кисень з води дифундує в повітряну камеру, а вуглекислий газ — у воду. У багатьох ендопаразитичних личинок трахейна система частково чи зовсім редукована, й дихання здійснюється через покриви. Деякі з них під'єднують свою трахейну систему з трахейною комахи-хазяїна, інші проривають його покриви, виставляючи дихальця назовні.

У багатьох водних або ендопаразитичних видів трахеї назовні не відкриваються (замкнена трахейна система); вони дихають киснем, розчиненим у воді чи в рідинах тіла хазяїна. У цих комах дихання відбувається або через усю поверхню тіла, або за допомогою спеціальних органів. У водних личинок або німф дихальця не відкриваються назовні, а продовжуються в трахеї, розгалужені в тонкостінних плівчастих або гілчастих виростах — трахейних зябрах. Трахеї наповнені повітрям, і газообмін здійснюється з водою через зяброву поверхню

*Безпосередній транспорт газів через трахеї до тканин і клітин енергетично значно вигідніший, ніж багатоетапна система дихання хребетних (органи дихання — кров — міжклітинна рідина —тканини), проте ефективна при малих розмірах тіла, а в разі збільшення біомаси м'язи не здатні накачати достатню кількість повітря в клітини.*

**Кровоносна система** комах редукована через майже повну втрату гемолімфою функції транспорту газів. Від неї залишається спинна судина, розташована в перикардальному синусі й підвішена за допомогою сполучнотканинних тяжів до спинної стінки тіла. Задня її частина — серце, передня — аорта. Серце складається з ряду послідовних камер і розташоване в черевній тагмі. Кожна камера серця має пару бічних отворів — остій з клапанами. Через них гемолімфа потрапляє з перикардія всередину серця. Клапани перешкоджають її зворотному

руху. Камери сполучені між собою отворами, у частини комах — із клапанами, що не дають змоги крові рухатись назад. Задній кінець серця замкнений, передній — подовжений у трубчасту аорту, яка відкривається в міксоцель поблизу голови. До верхньої діафрагми та нижньої сторони кожної камери прикріплюється пара крилоподібних м'язів.

Гемолімфа комах складається з рідкої міжклітинної речовини — плазми та клітин — гемоцитів, які або плавають у плазмі, або нерухомо осідають на поверхні внутрішніх органів. Плазма гемолімфи — це водний розчин неорганічних та органічних речовин. У ній є неорганічні іони та амінокислоти, які беруть участь у підтримці водно-солевого балансу й осморегуляції. Плазма гемолімфи містить також вуглеводи, органічні кислоти, гліцерин, ліпіди, пептиди, білки та пігменти.

Гемоцити — це клітини мезодермального походження. Усі вони безбарвні й мають ядра. Гемолімфа утворює рідке внутрішнє середовище організму. Вона виконує деякі важливі функції.

- *Перша — це транспорт поживних речовин, гормонів та інших біологічно активних речовин, а також продуктів обміну до відповідних органів, тканин і клітин.*
- *Друга важлива функція — захист організму від інфекційних та інвазійних захворювань.*
- *Третя — підтримка сталості хіміко-фізичних властивостей внутрішнього середовища організму.*
- *Важлива й механічна функція: внаслідок гідростатичного тиску гемолімфи змінюється форма органів з м'якою кутикулою — розправляються крила в імаго після виходу з лялечки, розкручується хоботок метеликів тощо.*

Тісно пов'язане з гемолімфою **жирове тіло**, яке разом з нею утворює внутрішнє середовище організму. Ця пухка тканина мезодермального походження складається з численних лопатей між внутрішніми органами. Основною функцією жирового тіла є нагромадження резервів поживних речовин.

**Центральна нервова система комах**, як і інших членистоногих, складається з парного надглоткового ганглія, або головного мозку, навкологлоткових коннектив та черевного нервового ланцюжка. Перший ганглії ланцюжка — підглотковий — лежить разом із надглотковим у голові, решта — в тулубі.

Надглотковий ганглії складається з трьох злитих разом гангліїв: протоцеребрума, дейтоцеребрума та тритоцеребрума.

*Протоцеребрум, або передній мозок, розвинений краще, ніж інші, й має найскладнішу будову. У ньому розрізняють кілька гангліозних центрів, серед яких найкраще розвинена пара стебельчастих, або грибоподібних тіл — вищого асоціативного та координуючого центру нервової системи. Вони досягають найвищого розвитку в комах зі складними формами поведінки, особливо в перетинчастокрилих. Крім того, в протоцеребрумі міститься пара великих зорових часток, які іннервують складні очі.*

*Дейтоцеребрум — середній мозок — містить парні нюхові центри, він іннервує антени.*

*Тритоцеребрум — задній мозок — іннервує верхню губу. З ним пов'язана вегетативна (симпатична) нервова система.*

Крім центральної, у комах добре розвинена вегетативна нервова система. Вона складається з трьох відділів: стомато-гастричного (рото-шлункового), вентрального, або черевного, та каудального (хвостового).

Органи чуття комах — найскладніші й найрізноманітніші, що пов'язано із загальним високим рівнем організації та складною поведінкою комах, яка вимагає точної інформації про навколишній світ.

Морфологічну й функціональну основу чутливості комах становлять нервово-чутливі одиниці — сенсили. Вони або розкидані по різних частинах тіла, або зібрані у скупчення — органи чуття (очі, органи слуху тощо). Як і в інших членистоногих, сенсила комах складається з кутикулярної частини, однієї або кількох чутливих клітин та обслуговуючих клітин. Залежно від форми і розташування кутикулярних частин розрізняють трихоїдні, базиконічні, целоконічні, дзвоноподібні, плакоїдні та інші сенсили.

До механорецепторів належать дотикові рецептори, а також структури, що сприймають коливання субстрату, вітру або власного тіла комахи, його положення тощо. Найпростішими механорецепторами є трихоїдні сенсили. Вони розкидані по всьому тілу, але найбільше їх на тих частинах тіла й придатків, які найчастіше контактують із оточуючими предметами (антенах, ногах, яйцекладі тощо). Особливий різновид становлять трихоїдні сенсили, розташовані найчастіше на голові та крилах — вітрочутливі рецептори. Вони сигналізують нервовим центрам про початок, інтенсивність, тривалість і напрямок повітряних струмів, які обдувають тіло комах під час польоту. У тарганів та цвіркунів такі сенсили містяться на церках і сигналізують про швидке наближення до них будь-якого предмета, що спричиняє реакцію втечі.

Механорецептори, які реагують на зміщення сегментів тіла та рух його придатків, належать до пропріоцепторів. Вони представлені волосковими пластинками, дзвоноподібними сенсилами, хордотональними органами та рецепторами розтягнення.

Хордотональні органи — це сукупність особливих механорецепторних сенсил (сколопідіїв), натягнутих між двома ділянками кутикули. За своєю будовою сколопідії відрізняються від інших сенсил, їхню основу складає нервова клітина, чутливий відросток якої (довгий нерухомий джгутик) оточений по всій довжині кутикулярним чохлам — штифтом, або сколопсом, що є продуктом виділення облямовуючої клітини. Дистальний кінець джгутика входить у канал шапочки, оточеної шапочковою клітиною. Остання прикріплюється до кутикули.

Слух розвинений не в усіх комах. Найчастіше слухові органи мають ті з них, які самі здатні створювати звуки. Спеціалізовані органи слуху -тимпанальні органи. Вони подібні до хордотональних, але відрізняються від останніх тим, що сколопідії в них прикріплюються до витонченої у вигляді барабанної перетинки ділянки кутикули й сприймають її коливання під дією звукових хвиль. У саранових вони лежать по боках першого сегмента черевця, у коників та цвіркунів — на голітках передніх ніг, у співочих цикад — в основі черевця, у денних метеликів — на здутій основі передніх крил, у совок — між грудьми та черевцем.

Хеморецепторні сенсили комах можна поділити на дві групи: нюхові, або дистантні, які сприймають молекули летючих речовин у дуже малих концентраціях, та смакові, або контактні, що сприймають хімічний стимул у контакті з речовиною.

Органи зору комах представлені трьома типами очей: складними, або фасетковими, очима, латеральними та дорзальними вічками. Фасеткове око складається з великої кількості фоторецепторів — омаїдів, а кожне латеральне та дорзальне вічко відповідає окремому фоторецептору.

*Комахи мають кольоровий зір. Найдосконаліший він у бджолиних і денних метеликів. Проте в комах, на відміну від людини, видима частина спектра захоплює також ультрафіолетову зону (короткі хвилі); навпаки, довгохвильова частина його коротша й закінчується на оранжево-червоному, не доходячи до червоного.*

*Комахи мають унікальну здатність до сприйняття поляризації світла. Денне світло поляризоване, проте людина не здатна сприймати поляризацію. Комахи, завдяки такій здатності, дістають змогу орієнтуватися по небу навіть тоді, коли воно затягнуте хмарами (астронавігація).*

## РОЗМНОЖЕННЯ І РОЗВИТОК КОМАХ (INSECTA)

**Комахи розмножуються лише статевим шляхом.** Як правило, вони роздільностатеві й часто мають чіткий статевий диморфізм, який виявляється в розмірах тіла, забарвленні, розмірах вусиків тощо.

Упродовж свого індивідуального розвитку, або онтогенезу, комахи проходять два періоди – розвиток всередині яйця (або ембріональний) і розвиток після виходу з яйця (або постембріональний). У комах з яйця виходить молода тварина або личинка з повним числом сегментів. Виключенням з правил є примітивні прихованошелепні протури (безсяжкові *Protura*), у яких молодь відрізняється від імаго відсутністю трьох задніх сегментів черевця (вони формуються з зони росту після перших линянь). Тобто для комах є характерним розвиток без анаморфозу (у протур залишковий ароморфоз).

Вцілому розвиток у комах супроводжується проходженням трьох-чотирьох фаз: фази яйця, личинки, лялечки (не у всіх) і дорослої фази імаго. Тобто, після виходу з яйця, в постембріональному періоді, розвиток комах протікає з перетворенням одних фаз в інші, а не є постим ростом і збільшенням розмірів тіла. Такий тип онтогенезу отримав назву метаморфозу, або розвитку з перетворенням.

У найбільш примітивних форм (підклас *Entognata*) ріст і розвиток молодого організму не супроводжується суттєвими змінами будови. Молодь в усіх головних рисах схожа на материнський організм, тобто личинкова фаза та метаморфоз відсутні. По сутності, в цьому випадку, можна говорити про прямий розвиток. Крилатим комахам, що стоять вище в еволюційному відношенні, усім властивий метаморфоз. За характером метаморфозу вони поділяються на **геміметаболічні** (неповне перетворення) та **голометаболічні** (повне перетворення). Перші – менш організовані, другі – стоять на вищій еволюційній сходиці.

**Фаза яйця.** Яйця у комах крупні та містять багато жовтку, тому дроблення неповне і поверхневе. Яйце вкрито хоріоном – оболонкою, що виникла за рахунок виділень фолікулярного епітелію. Хоріон має ясно виражену мікро скульптуру, яка часто може служити надійною ознакою для поділу на роди та види комах за фазою яйця. Під хоріоном лежить справжня, або жовткова, оболонка яйця, а біля неї й інші утворення, що оточують яйце. На поверхні хоріону лежить мікропіле – отвір, що служить для проходження сперматозоїдів. Розміри і зовнішній вигляд яйця дуже різноманітні. Відкладаються яйця також різноманітно – по одному, групами, відкрито або занурено в субстрат, захищені різноманітними способами.

**Ембріональний розвиток.** Відбувається численний каріокінез і утворені ядра мігрують до периферії яйця, де формують бластомери. Після появи щільного шару бластодерми, вона диференціюється на зародкову і позазародкову зони; клітини останньої не беруть участі в утворенні зародку, тоді як клітини зародкової зони починають ділитися інтенсивніше і утворюють з черевного боку яйця зародкову смужку. У подальшому зародкова смужка вп'ячується в серединній частині й зникається над місцем вп'ячування зовнішнього шару. Так виникає диференціація цієї смуги на зародкові шари – ектодерму та мезодерму. Що стосується внутрішнього шару – ентодерми, то у крилатих комах він утворюється за рахунок ядер дробіння, що залишилися в яйці невикористаними.

Розвиток зародку супроводжується також бластокінезом, утворенням зародкових оболонок і сегментацією. Бластокінез являє собою пересування зародку до нових, ще не засвоєних ділянок жовтку в яйці. Протікає він практично одночасно з утворенням зародкових оболонок. Над зародком формуються дві зародкових оболонки: зовнішня – серозна і внутрішня – амніон. Приблизно одночасно з розростанням зародку і утворенням його оболонок починається його сегментація. Спочатку на головному відділі з'являються зачатки очей у вигляді пари виступів. В області майбутніх передньогрудей виникає центр сегментації; від нього уперед відчленяються головні сегменти, а назад – сегменти голови і черевця. З черевного боку цих сегментів потім з'являються вирости – зачатки парних кінцівок: на голові – антени, як придатки акрону і ротові частини, на грудях і, трохи пізніше, на черевці – зачатки кінцівок.

Основи внутрішньої будови починають закладатися з утворенням мезодерми і виникненням зародкових шарів. З ектодерми походять усі зовнішні покриви тіла, потім шляхом вп'ячування утворюються ротовий і анальний отвори з зачатками передньої та задньої кишки, зачатки майбутніх трахей, кінцеві частини статевої системи та повздожній тяж клітин – зачаток нервової системи. Ентодерма має напочатку вигляд вузького тяжа, що займає серединне положення, але поступово на його передньому та задньому кінці з'являються спрямовані одне до одного виступи, що потім розростаються, зливаються разом і утворюють замкнену трубку, що злилася з зачатками передньої та задньої кишки і містить захоплені при розростанні жовток. Так утворюється середня кишка, а точніше її епітелій. Ембріональний жовток, що в ній міститься, йде на побудову органів зародку, але не завжди повністю витрачається, і його залишки можуть зберігатися в кишечнику личинки, що вилупилась.

Мезодерма розростається в просторі між ектодермою та ентодермою та дає початок м'язовій системі, та включає м'язовий шар кишечника, жирове тіло, спинну судину, оболонку статевих органів.

Що стосується розвитку власне статевих залоз, тобто яєчників та сем'ників, то спочатку з'являються клітини статевого зачатку, які обособлюються ще на ранніх стадіях розвитку яйця – іноді до диференціювання на зародкові шари. В наступному ці зачатки статевих клітин мігрують в відповідні частини тіла зародку, покриваються клітинами мезодерми і перетворюються на статеві залози. Таке ренне обособлення статевого зачатку свідчить про особливі властивості статевих клітин як носіїв спадковості.

Майже сформований зародок заповнює все яйце, часто характеризується затемненням очей, а також, іноді, й кінців ротових частин, і є готовим до вилуплювання – це, по суті, вже личинка. Вона починає здійснювати інтенсивні рухи, набирає в трахеї повітря, заковтує амніотичну рідину і тим самим збільшує об'єм свого тіла. Нарешті личинка виходить з яйця назовні – відбувається вилуплювання. При цьому личинка вона прогризає оболонку яйця – хоріон, або розрізає чи пробуравлює його спеціальним органом – пиловидним утворенням на голові, шипом, яйцевим зубом тощо.

У більшості випадків розвиток комахи в фазі яйця продовжується недовго – від декількох днів (у багатьох двокрилих) до двох-трьох тижнів. Але часто тривалість фази яйця може бути більш значною, сягаючи 6-9 місяців; це відбувається в тих випадках, коли яйця відкладаються восени й відходять на зимовку (непарний шовкопряд, деякі совки тощо); або при виникненні ембріональної діпаузи – тимчасової зупинки розвитку зародка - фаза яйця може затягтися на роки (деякі куліциди).

**Метаморфоз.** Як ми вже знаємо, постембріональний розвиток у комах супроводжується перетворенням, або метаморфозом. Сутність метаморфозу полягає в тому, що особина, яка розвивається переживає упродовж життя суттєву перебудову своєї морфоанатомічної організації та особливостей біології. У зв'язку з цим виникає диференціація постембріонального розвитку по меншій мірі на дві фази – личинкову та дорослу, інакше її називають імагінальною. В фазі личинки відбувається рост і розвиток особини, в фазі імаго – розмноження і розселення. В інших випадках між цими двома фазами виникає проміжна лялечка.

При **геміметаболії** спостерігається три фази: яйце, личинка, імаго. В данному випадку личинки схожі на імаго: мають складні очі, подібні ротові органи, а старші – мають добре виражені зачатки крил. У багатьох личинки ведуть і подібний спосіб життя та часто зустрічаються разом із імаго. Личинки – імагоподібні.

При **голометаболії** весь цикл розвитку пов'язаний з супроводженням чотирьох фаз: яйце, личинка, лялечка та імаго. Личинки не схожі на імаго й мають неімагоподібний тип (іноді їх називають вторинними). Личинки завжди позбавлені фасеткових очей, видимих зачатків крил і часто мають інший тип ротових органів ніж імаго. Ці личинки живуть в інших умовах ніж дорослі особини. Більшість органів личинок цього типу має тимчасовий, провізорний характер. Від цих органів у імаго звичайно не залишається й сліду. Як приклад провізорних органів можна навести: черевні ніжки, інший тип ротового апарату, шовковидділювач або павутинні залози тощо. Кількість линянь у личинок є різним: від 3 (двокрили), або 4-5 (більшість прямокрилих, напівтвердокрилих, лусокрилих тощо), до 25 (у поденок). Після кожного линяння личинка вступає в наступну стадію, або вік, з цього виходить: линяння поділяє між собою вік личинок.

Суттєвим є питання про встановлення віку личинки; без точного визначення віку неможливо успішно організувати боротьбу зі шкідниками, передбачити терміни їх розвитку або вивчати біологію комах. Встановлення віку за розмірами тіла ненадійне, оскільки в залежності від стану личинки її сегменти можуть бути розтягнуті одне від одного або наближені; тому розміри личинок кожного віку можуть перекриватися. Для визначення віку личинки розроблені критерії, що є характерними для певного виду.

Неповне та повне перетворення є двома основними типами метаморфозу комах, але не вичерпують усього його різноманіття. По-перше, ці два типи можуть дати початок новим видозмінам, по-друге, існують і інші, первинні, типи перетворення.

Видозміною неповного перетворення треба вважати **гіпоморфоз**, **гіперморфоз**, видозміною повного перетворення – **гіперметаморфоз**.

**Гіпоморфоз** представляє собою спрощення неповного перетворення і є характерним для тих крилатих комах з неповним перетворенням, які в процесі еволюції втратили крила і є вторинно безкрилими. Це воші, пухоїди, безкрилі представники сарани, коників, цвіркунів, тарганів, палочників, сіноїдів, клопів тощо. Внаслідок відсутності крил імаго і личинки дуже схожі й іноді їх дуже важко відрізнити. Відмінності лише зводяться до менших розмірів личинок та мало помітним деталям їх морфології: менша кількість члеників в вусиках, забарвлення тіла, будова й сегментація статевих придатків – церків тощо. Екологія імаго й личинок схожі, тому існувала думка, що ці комахи розвиваються без перетворення.

**Гіперморфоз** є ускладненням неповного перетворення і є характерним для алейродид, трипсів і самців коцид. Його особливість складається в появі в кінці фази личинки, що покоїться, яка іноді називається псевдолялечкою або навіть лялечкою. Проте ця стадія спокою є по своїй суті стадією личинки, що покоїться, з зачатками крил; таких личинок дуже часто називають *німфами*. Імовірно, **гіперморфоз** можна розглядати як перехід до **голометаболії**.

**Гіперметаморфоз** також являє собою ускладнення, але вже при повному перетворенні (надмірне повне перетворення). Його характерна особливість – наявність декількох форм личинок, а іноді і лялечок. Так, наприклад, личинки, що вилупилися з яйця, першого віку рухливі, а в наступних стадіях стають мало рухливими, черв'якоподібними. Це зумовлено різними умовами життя. Молода личинка активно рухається – шукає здобич, розшукавши її линяє, та перетворюється на паразитичну личинку.

Більш повне перетворення характерне для жуків з родини наривників, або майкових, а також спостерігається у паразитичних мух – жужжал і в деяких інших випадках. Зовсім інший зміст мають дві первинні форми метаморфозу – **анаморфоз** та **протометаболія**. **Анаморфоз** є характерним для протур, або безсяжкових. Їх

личинки зовні дуже схожі з імаго, але мають меншу кількість сегментів черевця; з розвитком личинки відбувається наростання додаткових сегментів на верхівці черевця, але повна їх кількість досягається лише в дорослій фазі. Цей тип перетворення, широко представлений у нижчих членистоногих, зберігся серед комах тільки у безсяжкових і є одним із показників їх примітивності.

**Протометаболія**, або первинне перетворення характеризується линнянням у дорослому віці, деякою подібністю личинки й імаго, але відсутністю поділу личинкового тіла на груди і черевце. Такий розвиток є характерним для щетинкохвісток, протур та двохвісток. Іноді ембріональний розвиток цих комах називають **епіморфозом**. У первинному стані **протометаболія** збереглася і у самих нижчих з крилатих комах – поденок.

Багато в чому протометаболія дуже схожа з **гіпоморфозом**; проте *останній є спрощеним неповним перетворенням, тоді як протометаболія повинна вважатися первинним, тобто вихідним типом перетворення.*

**Фаза лялечки.** Ця фаза властива тільки геміметаболическим формам. Закінчивши свій рост, личинка останнього віку припиняє живлення, стає нерухомою, линяє в останній раз і перетворюється на лялечку. Іноді передлялечковий стан спокою проходить як особлива стадія – передлялечка.

Характерна особливість лялечки складається в тому, що вона живе за рахунок запасів накопичених личинкою, і часто розвивляється як фаза спокою. Але це тільки зовнішнє враження: у фазі лялечки відбуваються інтенсивні внутрішні процеси перебудови личинкової організації на імагінальну. Зовні лялечка, хоча і несхожа на імаго, але вже має ряд ознак дорослої форми – зовнішні зачатки крил, ноги, вусики, фасеткові очі тощо.

Часто личинка перед лялькуванням оточує себе коконом. В інших випадках (як, наприклад, личинки жуків, метеликів) виготовляють собі земляні ячейки, або коліски. Іноді місцем лялькування можуть служити стебла рослин, згорнуте листя. Але частіше спостерігається відкрите лялькування (денні метелики). Частіше лялечки нерухомі, але є й рухомі форми.

Розвиток лялечки у різних комах має різну тривалість і може складати в одних випадках 6-10 діб (ряд двокрилих), а в інших випадках вимірюється багатьма місяцями. До закінчення свого розвитку лялечка звичайно помітно темнішає і стає готова до линняння у дорослу фазу. Тіло і ноги лялечки починають здійснювати конвульсивні рухи, завдяки чому її шкірка проривається на спинному боці тіла й в області кінцівок, а комаха виходить назовні.

**Фаза імаго.** В дорослій фазі комаха не здійснює линняння і не росте. Виключенням є поденки, а також нижчі комахи – щетинкохвістки, протури, двохвістки і , можливо, безсяжкові. У поденок існує дві дорослі форми – субімаго та імаго.

Спроможність до линняння у фазі імаго є показником примітивного стану, оскільки спостерігається і у ряда багатоніжок.

Біологічна функція імаго полягає в розселенні та розмноженні. Ця функція спрямована на підтримку існування виду. Завдяки крилам властивість дорослих комах до розселення сильно виростає, а розмноження дозволяє залишати нащадків на новому місці.

*Розселення імаго здійснюється як шляхом активного, так і пасивного перельоту. Активні перельоти властиві звичайно крупним комахам і спостерігаються у ряда видів бабок, саранових, метеликів, жуків тощо; ці перельоти часто мають масовий характер. Пасивні перельоти характерні для дрібних комах – повітряний дрейф в напрямку руху повітря, використовуючи вітрильність крил, дальність таких дрейфів може бути дуже великою.*

**Фізіологія метаморфозу.** Окрім зовнішніх змін при метаморфозі відбуваються і внутрішні зміни. Важлива роль при цьому належить гормонам.

При геміметаболії внутрішні зміни протікають поступово і при переході в імагінальну фазу не супроводжуються корінною перебудовою усєї личинкової організації. Багато які органи личинок без суттєвих змін зберігаються у імаго. Навіть зачатки яєчників виявляються вже у личинок I стадії розвитку, розвиваються більш або менш поступово і при переході у дорослу фазу у одних видів (усі поденки) перетворюються на достатньо зрілі статеві залози, у інших дорозвиваються у дорослому стані.

Зовсім інший характер внутрішніх змін мають голометаболическі комахи. Як вже відомо, їхні личинки різко відрізняються від імаго як за морфологічними, так і біологічними показниками. Тому, в даному випадку, перехід у стан імаго обов'язково вимагає корінної перебудови усєї морфо-фізіологічної та біологічної організації комах. Ця перебудова відбувається головним чином у фазі лялечки і складається з двох процесів: *гістолізу та гістогенезу.*

При *гістолізі* відбувається знищення личинкових органів. Розпад органів супроводжується проникненням у них тілець гемолімфи – гемоцитів. Гемоцити в цей період виконують три функції: ендокринну, гістологічну та трофічну. Ендокринна функція заключається в тому, що амебоподібні гемоцити активують проторакальні (передньогрудні) залози, які виділяють основний гормон линняння – екдизон. Механізм цієї активізації поки що не встановлений. Гістологічна функція гемоцитів проявляється в тому, що вони приймають участь у розчиненні провізорних органів. Тут вони поводяться як фагоцити, тобто пожирають клітини тканин, і окрім цього, ферменти, які вони виділяють, активують хімічні зміни в тканинах. Фагоцитоз продовжується упродовж перших днів лялечкового розвитку, а потім клітини гемолімфи переключаються на виконання трофічної функції. Приймаючи участь у гістолізі личинкових органів, клітини гемолімфи збагачуються поживними речовинами. Глікоген, мукополісахариди, фосфоліпіди, аскорбінова кислота, білки, багато ферментів та цілий ряд інших сполучень виявляються гістохімічними методами у гемоцитах лялечок. Окрім цього, гемоцити накопичують запасні поживні речовини і під час активного живлення личинок. Всі ці речовини використовуються при рості та дифереціації імагінальних дисків.

Передача поживних речовин від гемоцитів іншим клітинам здійснюється різними способами. Наприклад, у лялечок круглошовних двокрилих (*Cyclorhapha, Diptera*) гемоцити утворюють цитоплазматичні відростки, які вступають у зв'язок з епідермальними клітинами, трахеальним епітелієм або м'язовими волокнами. Тобто

передача поживних матеріалів від гемоцитів іншим клітинам здійснюється в даному випадку безпосередньо по цитоплазматичним відросткам. В основному гістоліз протікає у фазі лялечки, але починається у кінці життя личинки останньої стадії. Така личинка припиняє живлення і рух, часто скорочується в розмірах і по суті є особливою стадією, яку часто називають передлялечкою.

Гістоліз торкається м'язової системи, від чого передлялечка стає нерухомою. Також він здійснює сильний вплив на травну систему, але не впливає на нервову та статеву системи, а також спинну судину; їх розвиток і диференціація здійснюється безперервно, без руйнування, що безперечно пов'язано з їх важливими функціями в індивідуальному і видовому житті комах.

Гістоліз змінюється *гістогенезом*. Джерелом для утворення нових тканин і органів є продукти гістолізу, тобто не диференційований вихідний матеріал. З іншого боку, дуже важливу роль при гістогенезі грають імагінальні зачатки – групи гіподермальних клітин, з яких утворюються ті або інші тканини та органи. Ці зачатки імагінальних органів закладаються ще у ранньому личинковому стані, тобто задовго до лялькування і перебувають в малодіяльному стані. Але деякі з них явно збільшуються з ростом личинки. Наприклад зачатки крил мають вид глибоких підшкірних вирячувань – імагінальних дисків, які після кожного линяння стають крупнішими, але залишаються зовні непомітними.

Суттєву фізіологічну функцію при метаморфозі виконує ендокринна система. Ріст і розвиток комах регулюється серією ендокринних органів – нейросекторними клітинами головного мозку, кардіальними тілами, тілами, що прилягають, і проторокальними залозами.

Мозковий гормон через аксони мозку переноситься до кардіальних тіл, а вони передають його в гемолімфу (гемоцитам). Цей гормон стимулює у личинок обмін речовин, а також проторокальні залози, які починають виділяти гормон линяння – екдизон, необхідний личинці для нормального розвитку (формуванню гонад, диференціації тканин, линянню). Тіла, що прилягають, виділяють у личинок ювенільний гормон, який перешкоджає линянню у дорослу фазу і стимулює ріст і розвиток личинкових органів.

З ростом тіла личинки роль ювенільного гормону згасає, оскільки ріст тіла личинки випереджає ріст тіл, що прилягають. Послабленню ролі ювенільного гормону сприяє ослаблення і зупинка діяльності проторокальних залоз, які є у личинок і лялечок, а у імаго дегенерують. Завдяки такій дегенерації зупиняється постачання у гемолімфу личинкового гормону, линяння зупиняються комаха вступає у фазу імаго.

#### Розмноження.

Двостатеве розмноження. У комах, як і у інших багатоклітинних тварин, розмноження в основному здійснюється двостатевим шляхом у три етапи:

- 1) осіменіння;
- 2) запліднення – проникнення сперматозоїда в яйцеклітину;
- 3) відкладання яєць або відродження личинок.

Еволюційний перехід від примітивного зовнішнього осіменіння до більш прогресивного внутрішнього в різних групах членистоногих здійснюється незалежно. Як показали дослідження академіка М.С. Гілярова у нижчих представників усіх наземних членистоногих широко розповсюджене зовнішньо-внутрішнє осіменіння, що відбувається без спарювання. При зовнішньо-внутрішньому осіменінні самець виділяє сперму зовні у вигляді сперматофорів, що захоплюються самицею. Таке осіменіння часто зустрічається і у ґрунтових комах (*n/клас Прихованоцелєпні, Entognata*), тому що високий вміст вологи забезпечує можливість перебування сперми без швидкого висихання впродовж деякого часу зовні організму.

У крилатих комах (*n/к Pterigota*) типове зовнішньо-внутрішнє осіменіння не зустрічається, і переніс сперми у них завжди супроводжується спарюванням. Але в багатьох рядах крилатих комах спостерігається внутрішнє сперматофорне осіменіння, при якому сперматофори або підвішуються до статевих шляхів самиці, або прямо вводяться в її статеві шляхи. При цьому сперматофор захищає сім'яну рідину від висихання і забезпечує її поживними речовинами. Сперматозоїди поєднуються у загальний комплекс сперматофору і оточені товстою ліпопротеїновою оболонкою. В статевих шляхах самиці ці оболонки розчиняються, а сперматозоїди активуються і мігрують в сім'яприймник. У комах, що не користуються сперматофорами при спарюванні, сім'яна рідина вільно ін'єктується з копулятивних органів самця в жіночі статеві шляхи.

У всіх наземних членистоногих запліднення яйцеклітин відбувається в материнському організмі. Сперматозоїди, що зберігаються в сім'яприймниках, залишають їх після овуляції наступної дозрілої яйцеклітини.

Більшість комах відкладає яйця, але деякі види можуть відроджувати личинки. Факультативне відродження (яке часто називають яйцевивонародженням), виявлене у жуків-листоїдів (*p. Chrysomelidae*) та хижаків (*p. Staphilinidae*), не супроводжується будь-якими специфічними адаптаціями в будові жіночих статевих органів. Передумовою для його виникнення є запліднення яйцеклітин. Запліднене яйце, з будь-яких причин затримується в яйцевих трубах або яйцеводах і може почати розвиватися. Наприклад, самиці листоїда *Chrysomela sanyumoleta* є спроможними і до відкладення яєць, і до відродження личинок.

**Облігатне живонародження** супроводжується спеціальними модифікаціями в будові жіночих статевих органів. Особливо характерним є виникнення матки, у якій відбувається розвиток ембріонів. При факультативному живонародженні ембріони, що розвиваються, не отримують від самиці ніяких поживних речовин і вживають виключно воду, що проникає з гемолімфи через стінки матки. При справжньому (облігатному) живонародженні встановлюються більш інтимні взаємовідносини між материнським організмом і ембріоном, що розвивається. В такому випадку ембріони постачаються молочком, що містить поживні речовини, солі та воду. У живонароджуючого таргана *Diploptera punetata* в склад молочка входять білки (45 %), вуглеводи (25 %), ліпіди (16-22 %) та амінокислоти (5 %).

Спроможність до живонародження властива багатьом групам комах. Особливо треба згадати про живонародження тлі та галлиць, у яких ця властивість зіплена з циклічним партеногенезом. Перехід до



справжнього живонародження походить у тарганів роду *Diploptera* і у деяких вищих мух (*Cyclorrhapha*). Молочко у тарганів виробляється стінками матки, а у мух – жіночими придаточними залозами. У мух це-це (р. *Glossina*) та у кровососок (р. *Hippoboscidae*) продукти придаточних залоз у стані задовольнити всі харчові потреби личинок. Самицями цих мух відроджуються вже майже зрілі личинки, що, не починаючи жити самостійно, зариваються в ґрунт і там лялюються (іноді цей процес називають лялечко народженням).

**Інші способи розмноження.** У окремих представників майже усіх рядів комах (за виключенням бабок та клопів) проявляється спроможність до **партеногенезу**. Даний спосіб розмноження є характерним як для яйцекладучих, так і для живонароджуючих форм.

У біологічному відношенні партеногенез дуже різноманітний. Так з незапліднених яєць можуть розвиватися тільки самці (**аррентокія**), або самиці (**телітокія**), або обидві статі (**амфітокія, або дейтеротокія**). Окрім того, партеногенез може бути **факультативним, облігатним або циклічним**. Однак усе це різноманіття може бути зведене до двох основних типів партеногенезу – **генеративного** та **соматичного**. Перший характеризується гаплоїдним набором клітин хромосом в соматичних клітинах зародку, а другий – диплоїдним або навіть поліплоїдним.

Багато комах, що звичайно розмножуються двостатевим шляхом, проявляють властивість до спонтанного партеногенезу, при якому яйця в незначній кількості випадків розвиваються без запліднення. У тутового шовкопряда *Bombyx* такі партеногенетичний розвиток спостерігається дуже рідко: одна гусінь вилуплюється з 100000 або навіть 1 000 000 незапліднених яєць. Вони не дуже життєстійкі й тільки 12% доживають до імагінальної фази. Спонтанний партеногенез завжди дейтеротокічний. По співвідношенню самиць і самців в нащадках розмноження такого типу не відрізняється від типового двостатевого.

Відсоток розвитку незапліднених яєць у тутового шовкопряда може бути підвищений шляхом використання стимуляторів партеногенезу (розчини сильних кислот: соляної і сірчаної, тепловий шок). Найпотужнішим агентом виявилась висока температура (від 45°C до 55°C). Вперше А.А. Тихоміров ще у 1886 році домігся розвитку незапліднених яєць у тутового шовкопряда, а у наш час успішне застосування термоактивації за методом, розробленим академіком Б.Л. Астауровим (метод регуляції статі у даного виду дозволив отримати велику кількість самців гусені, кокони яких більш великі та цінні ніж у самиць). Але взагалі **штучний партеногенез** на відміну від спонтанного є телітокічним (тобто з'являються тільки самиці).

**Телітокічний штучний партеногенез** пояснює можливий шлях походження **популяційного партеногенезу**, що виникає в природі як пристосування до збереження виду при ізоляції самиць у період розмноження. Звичайно партеногенетичні види і раси комах живуть в найбільш суворих умовах, де понижена активність і недостатня чисельність статей ускладнює можливість їх зустрічі перед спарюванням. Так, європейський палочник *Bacillus rossius* розмножується двостатевим шляхом, але поблизу північної межі ареалу переходить до партеногенетичного розмноження.

**Популяційний партеногенез (факультативний)** зустрічається майже в усіх рядах комах, але частіше за все у сіноїдів. У них існують популяції двох типів: двостатеві з нормальним співвідношенням статей 1:1 і партеногенетичні, що зовсім не мають самців. Причому обособленість цих популяцій заходить так далеко, що самиці з партеногенетичної популяції гублять спроможність спарюватися з самцями свого виду. В цьому випадку ми можемо спостерігати різкий перехід до **постійного партеногенезу**.

Еволюційний шлях від випадкового телітокічного партеногенезу до факультативного (популяційного), а потім до постійного (облігатного) партеногенетичного розмноження намічається в багатьох групах комах. Галлиці зупинились на проміжних етапах цього шляху, коли чисельність самців в популяціях понижується настільки, що якась частина самиць залишається незаплідненою. Самиці відкладають яйця, що відрізняються низькою чисельністю, але можуть самостійно розвиватися. Значно далі продвинулись по шляху, що спрямований до постійного партеногенезу метелики з родини мішочниць (р. *Psychidae*). У деяких з них самці зустрічаються дуже рідко або взагалі не знайдені.

При популяційному партеногенезі двостатеві і одностатеві форми ізолювані в просторі, а при циклічному партеногенезі вони розділені в часі. Циклічний партеногенез проявляється в сезонному чергуванні партеногенетичних та статевих поколінь. Найбільш демонстративні приклади такого чергування дають тлі та галлиці, у яких партеногенез сполучається з живонародженням.

Упродовж усього літа партеногенетичні самиці тлі відроджують личинки, восени з'являються і самці, що запліднюють самиць, а вони у свою чергу відкладають зимуючі яйця. В колоніях партеногенетичних самиць бувають також безкрилі і крилаті особини, що служать для розселення. Окрім того впродовж сезону може спостерігатись зміна кормових рослин.

В регуляції такого поліморфізму тлі приймають участь генетичні фактори, внутрішні гормональні стимули і такі зовнішні екологічні дії як фотоперіод, стан кормової рослини і щільність колонії. У визначенні статі головна роль належить генетичним механізмам, дія яких проявляється ще на початку онтогенезу. Стать зародків залежить і від розташування в їх яйцевих трубках: яйцеклітини, що знаходяться ближче до виходу з яєчника, частіш за все дають самиць, а більш віддалені – самців. На ранніх етапах ембріонального розвитку жіночі зародки диференціюються на статевих і нестатевих самиць. Цей процес управляється фотоперіодичними і температурними умовами. Висока температура і довгий світловий день викликають появу живородячих нестатевих самиць, а низька температура і короткий день – яйцекладучих самиць двостатевого покоління. На останніх стадіях ембріогенезу визначається формування крил у партеногенетичних особин. Погіршення якості корму та перенаселеність колоній сприяє появі крилатих самиць.

Важливу роль в управлінні циклічним партеногенезом тлі грає часовий фактор, що не дозволяє статевим особинам з'являтися в перших весняних поколіннях, але полегшує їх появу пізно восени. Наприклад у тлі *Megoura viciae* формування статевих особин у короткому 12-годинному дні і при температурі 15°C можливо тільки

в шостому партеногенетичному поколінні – через 96 днів після відродження першої нестатевої самиці. Дослідники гадають, що в даному випадку діє якийсь фізіологічний процес, що називається іноді «вимірником інтервалів». Цей процес повністю завершується і проявляє свій ефект тільки після декількох поколінь.

З особливим способом розмноження – **вибірковим партеногенезом** - ми зустрічаємось у перетинчастокрилих. В даному випадку партеногенез є **аррентотокічним**: з запліднених яєць розвиваються самиці, а з не запліднених – самці.

У комах, хоч і рідко, зустрічається ще одна форма партеногенезу – **педогенез**. Педогенез, або дитяче розмноження (**неотенія**), представляє собою розмноження на фазі личинки (рідше лялечки). Вперше він був відкритий російським дослідником Н. Вагнером у 1862 році у личинок галлиць (р. *Cecidomidae* з роду *Miastor*), але потім був виявлений і у інших галлиць, а також у окремих видів жуків та клопів. В гонадах личинки відбувається партеногенетичний розвиток яйцеклітин, з яких виникають личинки, що поїдають тіло материнської личинки при виході з нього назовні; личинки нового покоління розмножуються також педогенетично і так відбувається розвиток декількох поколінь, які врешті змінюються серією двостатевих поколінь дорослих особин. Тобто тут ми зустрічаємо не тільки ще одну, досить незвичайну форму партеногенезу, а й **гетерогонію (зміну поколінь)**.

*Нестатеве розмноження* серед комах відоме тільки на ембріональній стадії у веснокрилих і у деяких ендопаразитичних перетинчастокрилих. Суть цього способу розмноження, яке отримало назву **поліембріонії**, або багатозародкового розмноження, заключається в тому, що з одного яйця розвивається не один зародок, а декілька. Вперше поліембріонія у комах була відкрита французьким дослідником П. Маршалем у 1898 році. Поліембріонія є вигідним пристосуванням паразитичних комах і забезпечує різке збільшення чисельності нащадків при малому розході живої речовини матері.

На постембріональних фазах нестатеве розмноження у комах не зустрічається.

#### **Питання для самоконтролю:**

1. Загальна характеристика класу Комахи (*Insecta*).
2. Зовнішня будова комах
3. Механізм польоту комах
4. Будова складних очей комах
5. Внутрішня будова комах
6. Розмноження і розвиток комах.
7. Фаза яйця у комах.
8. Ембріональний розвиток комах.
9. Типи метаморфозу комах.
10. Характеристика фази лялечки комах.
11. Фізіологія метаморфозу комах.
12. Двостатеве розмноження комах.
13. Облігатне живородження у комах.
14. Типи партеногенезу у комах.
15. Загальна характеристика ряду Перетинчастокрилі
16. Загальна характеристика ряду Лускокрилі
17. Загальна характеристика ряду Твердокрилі
18. Загальна характеристика ряду Напівтвердокрилі
19. Загальна характеристика ряду Прямокрилі
20. Суспільні комахи
21. Комахи, що занесені до Червоної книги України
22. Методи обмеження чисельності шкідливих і паразитичних комах.