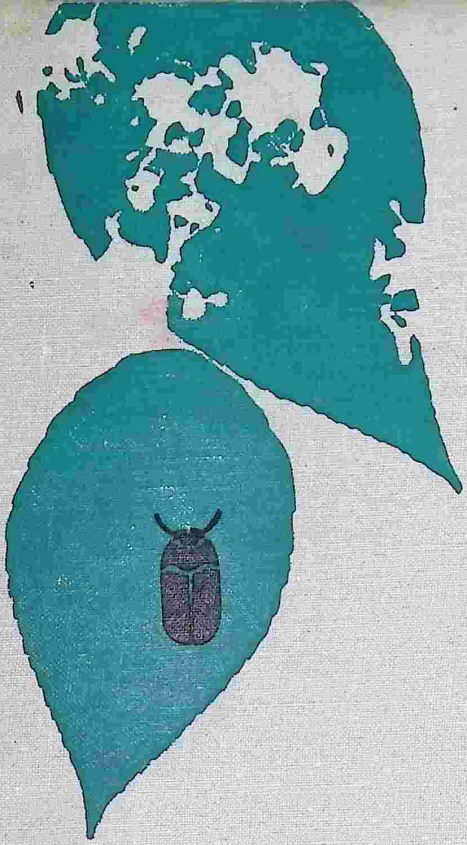
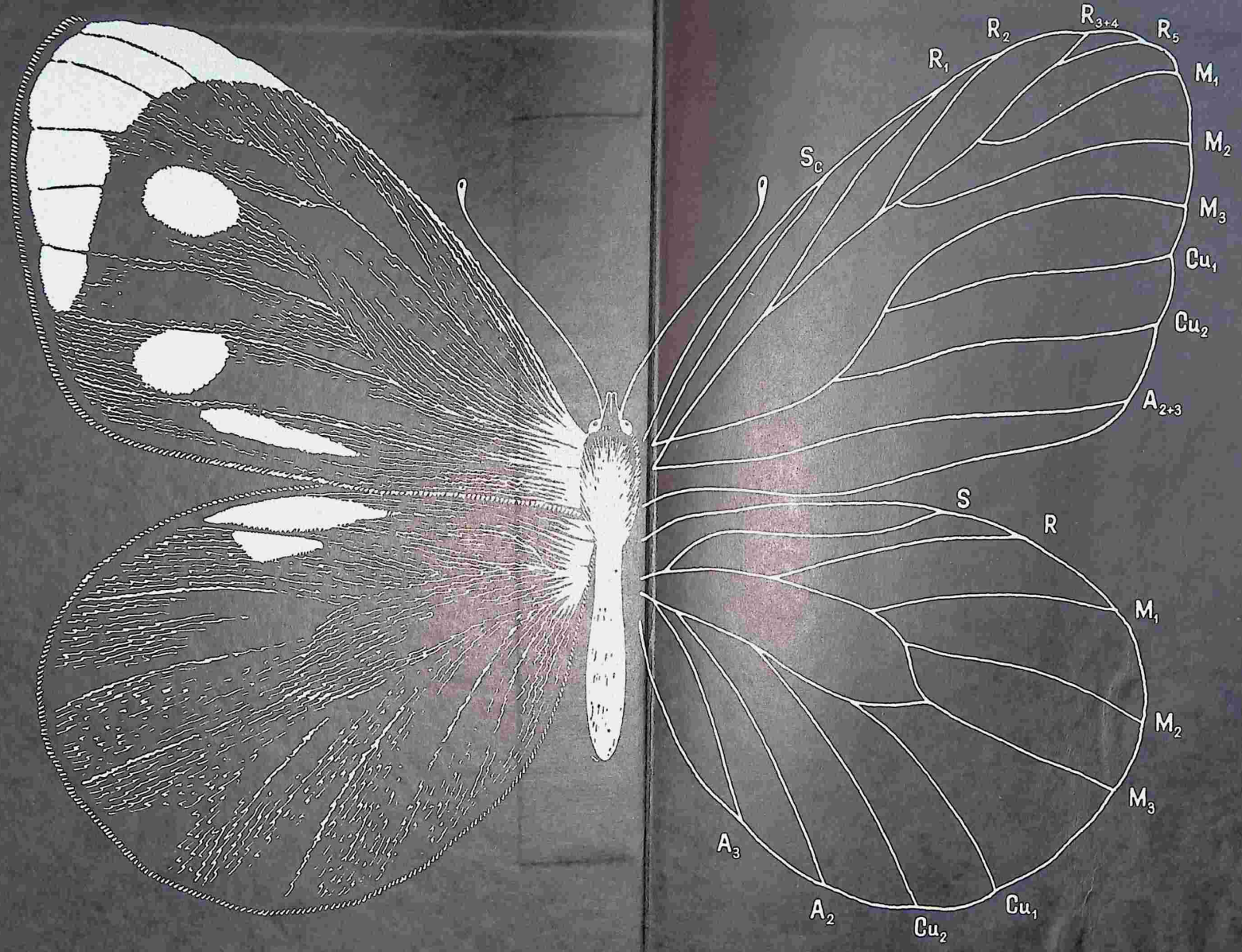
632
Б-41



206718

ОБЩАЯ ЭНТОМОЛОГИЯ


R3+4
R2
R5
R1
M1
M2
Sc
M3
Cu1
Cu2
A2+3
S
R
M1
M2
M3
A3
A2
Cu2
Cu1

632
Б-41

Г. Я. БЕЙ-БИЕНКО

ОБЩАЯ ЭНТОМОЛОГИЯ

Издание второе,
переработанное

206718

Допущено Министерством
высшего и среднего
специального образования СССР
в качестве учебника
для студентов
университетов
и сельскохозяйственных вузов,
обучающихся
по специальности
«Защита растений»

Издательство «Высшая школа»
Москва 1971

БИБЛИОТЕКА
Сам. СХИ
г. Самара

Б—59
592

Общая энтомология как наука о насекомых — обширная отрасль биологических знаний, многообразно смыкается с общими проблемами биологии, с сельским и лесным хозяйством, здравоохранением, охраной природы. Сами же насекомые как одно из грандиозных явлений природы играют выдающуюся роль в биосфере.

Учебник составлен членом-корреспондентом Академии наук СССР проф. Г. Я. Бей-Биенко, состоит из пяти основных разделов. Наружная морфология рассматривает внешнее строение. Анатомия и физиология — внутреннее строение и процессы, протекающие в организме. В обоих этих разделах показаны сложность и высокое совершенство ряда морфо-физиологических свойств насекомых. Размножение и жизненный цикл изложены в разделе Биология. Особенности классификации, подразделения на отряды и другие таксоны, их краткая характеристика даны в разделе Систематика и классификация. Последний раздел — Экология — рассматривает взаимоотношения насекомых со средой, факторы среды и их влияние на динамику численности и жизненные процессы.

Приведен обширный список литературы. В конце дается указатель русских и латинских названий, имен и терминов. Учебник хорошо иллюстрирован.

Книга может служить не только учебником, но и пособием для ознакомления с миром насекомых широких кругов биологов, специалистов сельского и лесного хозяйства, преподавателей вузов и средних школ.

Таблиц 10, иллюстраций 195, библиографий 500.

2—10—6
60—71

ПРЕДИСЛОВИЕ

Общая энтомология представляет собой 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 своих свойств и играет выдающуюся роль в круговороте веществ в природе, в деятельности человека. Максимальное использование всех разнообразных полезных свойств насекомых и рациональная борьба с вредными видами составляют одну из существенных задач современности. Это потребует прежде всего глубоких теоретических знаний о насекомых, в первую очередь в области общей энтомологии.

В основе этой книги лежит курс лекций, читавшихся с 1939 г. на факультете защиты растений Ленинградского сельскохозяйственного института.

Фактический материал, кроме вводной главы, разделен на пять отделов: наружная морфология, анатомия и физиология, биология, систематика и классификация, экология. Такое подразделение и такая последовательность представляются наиболее целесообразными с учебной точки зрения и позволяют объединить большой и разнообразный учебный материал в немногих частях. Классификация насекомых изложена на основе учета важнейших современных идей и представлений о подразделении на отряды и другие высшие таксоны и вместе с тем отражает и личные представления

автора о принципах классификации громадного класса насекомых и о рациональной номенклатуре важнейших их объединений.

В конце книги приведен список главнейшей литературы, который позволит интересующемуся найти источники для расширения и углубления знаний по основным разделам дисциплины. Помимо того, даны также алфавитные указатели русских и латинских названий, имен и терминов.

Во втором издании частичной переработке подверглись все разделы учебника, но наибольшие изменения внесены в раздел экологии.

Автор благодарен своим коллегам по специальности и ближайшим сотрудникам, к помощи которых он нередко прибегал во время работы над учебником. Особенно он признателен М. С. Гилярову, Е. С. Смирнову, И. Д. Стрельникову, Б. В. Добровольскому и Э. Э. Савздаргу. Стремление написать этот учебник всемерно поддерживалось и моим безвременно ушедшим из жизни другом — В. Н. Макаловской, которая была и первым его читателем и критиком.

Автор

ВВЕДЕНИЕ

Познание есть вечное, бесконечное приближение мышления к объекту.

В. И. Ленин[1]

Испытание натуры трудно, ...однако приятно, полезно, свято. Чем больше таинства ее разум постигает, тем вящее увеселение чувствует сердце.

М. В. Ломоносов

Мы познаем науку как вечную в ее истоках, безграничную во времени и пространстве, неизмеримую в объеме, бесконечную в задачах и недостижимую в пределах.

К. М. Бэр

---

[1] В. И. Ленин. Философские тетради. Госполитиздат, М., 1965, стр. 77.

ПРЕДМЕТ И ЗАДАЧИ ОБЩЕЙ ЭНТОМОЛОГИИ

Энтомология (от греческих слов entomon — насекомое, logos — наука) изучает мир насекомых. Современная энтомология представляет собой бурно развивающуюся отрасль биологии, вносит существенный вклад в науку и тесно связана с практикой. Ее характерная особенность — широкий фронт исследовательской и практической работы; в связи с этим в наше время энтомология оказалась подразделенной на ряд самостоятельных научных дисциплин — общую энтомологию, сельскохозяйственную энтомологию, а также лесную, медицинскую и ветеринарную энтомологию. Общая энтомология является теоретической научной дисциплиной, но она также служит научным фундаментом для названных выше прикладных энтомологических дисциплин; последние имеют своей задачей научную разработку методов борьбы с насекомыми — вредителями растений, человека и домашних животных. Близко к энтомологии примыкают такие прикладные дисциплины, как пчеловодство и шелководство.

Общая энтомология изучает основные особенности насекомых — строение их тела, деятельность органов, образ жизни, разнообразие форм и взаимоотношение со средой. В соответствии с этим общая энтомология может быть подразделена на морфологию (с разделением ее на наружную морфологию, или эйдономию, и внутреннюю, или анатомию), физиологию, биологию в узком смысле слова, систематику и классификацию, экологию.

Насекомые составляют особый класс (латинское название *Insecta*; прежде применялось также название *Hexapoda*, т. е. шестиногие) в типе членистоногих животных (*Arthropoda*). Филогенетически насекомые ближе всего примыкают к классу многоножек (*Myriapoda*) и совместно с ним образует естественную группу, выделяемую в отдельный подтип трахейнодышащих (*Tracheata*). Действительно, насекомых и многоножек объединяют такие признаки, как присутствие одной пары усиков, наземный образ жизни и, как приспособление к нему, трахейная дыха-

тельная система. Впрочем, нередко насекомых и многоножек объединяют с классом ракообразных *(Crustacea)* в подтип челюстных, или мандибулярных *(Mandibulata)*, для которых характерно не только наличие усиков, но и превращение трех следующих за усиками пар конечностей в ротовые органы, из которых особенно сильно развиты верхние челюсти, или мандибулы.

Поразительной особенностью насекомых является необычайное разнообразие их форм. В настоящее время установлено около 1 млн. видов насекомых, но в действительности их существует, вероятно, не менее 1,5 млн.; ежегодно открывают до 7—8 тыс. новых видов, особенно в мало обследованных областях и тропиках. В СССР водится, вероятно, до 100 тыс. видов, но фактическое число известных представителей значительно меньше названной цифры. В целом число видов насекомых превышает число видов всех остальных животных и всех растений, взятых вместе.

Каждый вид обладает неповторимым сочетанием свойств и признаков, т. е. имеет только ему присущую специфику. И насекомые достигли поистине бесконечного разнообразия морфологических и биологических черт, приспособительных особенностей, связей с другими организмами. В целом органическая природа воплотила в мир насекомых самое большое число форм жизни и самое большое число форм участия в круговороте веществ.

В связи со сказанным разработка разнообразных проблем общей энтомологии имеет большое значение для познания законов природы и вместе с тем составляет научный фундамент прикладных энтомологических дисциплин. В последнее время все более выясняется также высокое совершенство морфо-физиологических свойств тела насекомых с точки зрения современной техники; это создает перспективы использования открываемых принципов в технике и инженерном искусстве на основе бионики — науки об использовании в названных отраслях принципов работы разнообразных органов животных и растений.

КРАТКИЙ ОЧЕРК ИСТОРИИ ЭНТОМОЛОГИИ

Интерес к насекомым зародился в глубокой древности. Насекомые привлекали внимание человека как повседневное явление в природе, как поставщики пищи, как его докучливые враги, как враги домашних животных и растений. В отдаленные времена возникли практические отрасли — пчеловодство и шелководство.

Но началом научного изучения насекомых следует считать лишь XVII в. В этом веке были выполнены исследования итальянского ученого М. Мальпиги (1628—1694) по анатомии шелковичного червя и

голландца Я. Сваммердама (1637—1680) по анатомии и метаморфозу насекомых. XVIII в. ознаменовался трудами выдающегося шведского естествоиспытателя К. Линнея (1707—1778), который создал свою знаменитую «Систему природы» (Systema naturae), где видное место заняли и насекомые. Другой крупный естествоиспытатель этого века Р. А. Реомюр (1683—1757) изучал биологию и морфологию насекомых и оставил 6 томов «Мемуаров по истории насекомых» (Mémoirs pour servire à l'histoire des insectes, 1734—1742); широкую известность прежде имел изобретенный им термометр.

В России во второй половине XVIII в. много сделал для изучения фауны насекомых видный натуралист и путешественник академик П. С. Паллас (1741—1811).

Однако лишь в XIX в. в связи с общим развитием науки и культуры создались необходимые условия для оформления энтомологии как особой отрасли знаний, как науки. Тогда в ряде стран стали возникать научные энтомологические общества, среди которых старейшими являются Энтомологическое общество Франции (основано в 1832 г.) и Лондонское энтомологическое общество в Англии (основано в 1833 г.). В нашей стране в 1859 г. было основано Русское энтомологическое общество, продолжающее свою деятельность в настоящее время как Всесоюзное энтомологическое общество и сыгравшее выдающуюся роль в развитии отечественной энтомологии. Его первым президентом был знаменитый ученый, академик К. М. Бэр.

XIX в. ознаменовался бурным развитием энтомологических исследований, опубликованием большого числа работ по изучению морфологии, биологии, систематики насекомых, а также работ по прикладной энтомологии, особенно сельскохозяйственной. В России видный московский ученый, профессор натуральной истории Г. И. Фишер-Вальдгейм (1771—1853) внес для своего времени большой вклад в изучение фауны насекомых нашей страны, опубликовав серию томов «Энтомографии Российской Империи» (Entomographia Imperii Rossici). Позднее профессор Военно-медицинской академии Э. К. Брандт (1839—1891) провел исследования по строению нервной системы насекомых, доставившие ему мировую известность. Другой крупный ученый Ф. П. Кеппен (1833—1908) опубликовал капитальный сводный трехтомный труд «Вредные насекомые» (1881—1883). Интерес к изучению насекомых проявляли выдающиеся естествоиспытатели А. О. Ковалевский (1840—1901) и И. И. Мечников (1845—1916).

Тогда же всеобщее внимание привлекли исследования биологии и поведения насекомых, проводившиеся французским натуралистом Ж. А. Фабром (1823—1915); в свох знаменитых «Энтомологических воспоминаниях» (Souvenirs Entomologiques, 1879—1903) (переведены на русский язык под названием «Инстинкт и нравы насекомых»,

1906—1914; также «Жизнь насекомых», 1963) Фабр выступил как блестящий исследователь и писатель.

На рубеже XIX и XX вв. зарождаются прикладные энтомологические дисциплины, в первую очередь сельскохозяйственная и лесная энтомология. В нашей стране в 1894 г. учреждается Бюро по энтомологии, возглавлявшееся виднейшим ученым-энтомологом И. А. Порчинским (1848—1916) и ставившее себе задачу изучения вредных насекомых и разработку мер борьбы с ними. Сам Порчинский оставил также большой след в энтомологии изучением биологии, систематики, а также покровительственной окраски насекомых. Выдающийся вклад в развитие энтомологии, в том числе и прикладной, внес профессор Н. А. Холодковский (1858—1921) — преемник Э. К. Брандта по Военно-медицинской академии. Он создал свою школу научной энтомологии, им опубликован капитальный труд «Курс энтомологии, теоретической и прикладной» (III издание вышло в 1912 г., IV издание — в 1927—1931 гг.). В это же время работал видный сподвижник проф. Холодковского — И. Я. Шевырев (1859—1920), который много способствовал разработке проблем лесной энтомологии и талантливо изучал также явление паразитизма среди насекомых. Оставленные им труды «Загадка короедов» (1910) и «Паразиты и сверхпаразиты из мира насекомых» (1912) являются классическими исследованиями того времени.

XX в. характеризуется все возрастающим объемом энтомологических исследований, бурным развитием всех отраслей энтомологии и окончательной их дифференциацией на ряд самостоятельных научных дисциплин. Закладываются основы современной классификации, интенсивно начинают разрабатываться вопросы физиологии насекомых, широко входят в энтомологию принципы экологического изучения, успешно разрабатываются химические методы борьбы с вредителями, большое внимание уделяется разработке биологической борьбы, давшей ряд успешных результатов.

Еще в начале нашего века, именно в 1904 г., В. П. Поспелов (1872—1949) организует в Киеве первую в стране Энтомологическую станцию, поставившую перед собой задачу изучения и разработки мер борьбы с вредными насекомыми, особенно с вредителями сахарной свеклы. В последующие годы такого рода станции стали возникать и во многих других центрах страны. Особо следует отметить организованную В. И. Плотниковым (1877—1959) в 1911 г. в Ташкенте Туркестанскую энтомологическую станцию, сыгравшую значительную роль в развитии защиты растений в Средней Азии и в южном Казахстане и в советское время давшую начало другим учреждениям по защите растений, в том числе и Узбекскому институту защиты растений.

В 1910 г. выдающийся русский энтомолог Н. В. Курдюмов (1885—1917) организует при Полтавской сельскохозяйственной опытной стан-

ции первый в стране Отдел энтомологии; сам же Курдюмов заложил теоретические основы сельскохозяйственной энтомологии и развивал ту точку зрения, что объектами ее изучения должны являться не только насекомые, но также повреждаемые растения, условия жизненной среды тех и других и взаимоотношения между ними.

Большой вклад в изучение фауны нашей страны и сопредельных территорий внесли энтомологи-систематики. Среди них в первую очередь следует назвать профессора А. П. Семенова-Тян-Шанского (1866—1942), который, помимо того, оставил большой след в науке своими классическими работами — по теории вида (Таксономические границы вида и его подразделений, 1910) и по зоогеографии (Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области, 1936). Другой выдающийся исследователь профессор Г. Г. Якобсон (1871—1926) известен своими капитальными трудами «Прямокрылые и ложносетчатокрылые Российской империи и сопредельных стран» (1905, совместно с В. Л. Бианки) и «Жуки России и Западной Европы» (1905—1915); он также много способствовал подготовке кадров и в последние годы состоял профессором Ленинградского сельскохозяйственного института.

Примерно в те же годы работали А. К. Мордвилко (1867—1938) и Н. Я. Кузнецов (1873—1948). Первый приобрел мировую известность исследованиями по систематике и биологии тлей; второй был крупнейшим знатоком чешуекрылых насекомых и оставил два тома «Основ физиологии насекомых» (1948—1953).

Основы современной классификации высших групп насекомых были заложены австрийским ученым А. Гандлиршем (A. Handlirsch, 1865—1935), А. В. Мартыновым (1878—1938), Б. Н. Шванвичем (1889—1957) и другими учеными. Гандлирш показал гетерогенность прежних отрядов насекомых, ввел более дробное понимание отряда и довел число их в классе насекомых до 30 с лишним; он и А. В. Мартынов являются основоположниками современной палеонтологии насекомых. Помимо того, Мартынов известен своим принципом подразделения крылатых насекомых на два комплекса — древнекрылых и новокрылых, получившим широкую известность. Б. Н. Шванвич на основе преобладания у насекомых в полете передней или задней пары крыльев и их мышечного аппарата создал свою систему класса насекомых; большая часть его подразделений не была принята, но сама идея использования в классификации крылового мышечного мотора оказалась новой и позволяет обосновать объединение родственных отрядов в более крупные подразделения — надотряды. Б. Н. Шванвич также оставил капитальный «Курс общей энтомологии» (1949) и известен своими исследованиями рисунка крыла чешуекрылых.

Особенно стала развиваться энтомология в нашей стране после

Великой Октябрьской социалистической революции 1917 г. Были созданы самостоятельные кафедры энтомологии в Ленинградском сельскохозяйственном институте, в Московской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева и в других вузах. Основателями первых кафедр энтомологии в университетах были профессор, впоследствии академик, Н. М. Кулагин (1860—1940), работавший в Московском университете и в Сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева, а также профессор М. Н. Римский-Корсаков (1873—1951), создавший кафедру энтомологии при Ленинградском университете. Впоследствии кафедры энтомологии были организованы и при некоторых других университетах.

Большое развитие получили энтомологические исследования в ряде научных учреждений СССР. В области изучения фауны страны и разработки проблем систематики насекомых выдающуюся роль играет Зоологический институт Академии наук СССР в Ленинграде; его капитальные издания «Фауна СССР», «Определители по фауне СССР» и «Животный мир СССР» получили широкую известность. Сходные по научному профилю институты были организованы затем при академиях наук союзных республик, что существенно способствовало прогрессу энтомологии на периферии. Бурный рост охватил также прикладную энтомологию. В 1930 г. был организован в Ленинграде Всесоюзный институт защиты растений, ряд сходных институтов возник в союзных республиках, значительное развитие приобрела медицинская энтомология. Выдвигается ряд новых ученых — крупных исследователей, организаторов науки, общественных деятелей. Среди них, помимо уже упоминавшихся выше В. П. Поспелова и Н. М. Кулагина, много способствовавших развитию защиты растений в СССР, следует отметить имена профессора Н. Н. Богданова-Катькова (1894—1955), профессора В. Ф. Болдырева (1883—1957), академика Всесоюзной академии медицинских наук В. Н. Беклемишева (1890—1962), академика Е. Н. Павловского (1884—1965), профессора А. А. Захваткина (1906—1950), Э. Г. Беккера (1874—1962), В. Н. Щеголева (1890—1966), А. С. Данилевского (1911—1969) и других.

Н. Н. Богданов-Катьков был первым организатором в СССР специального образования по защите растений, хотя идея подготовки кадров такого профиля зародилась еще в дореволюционной России. В настоящее время подготовка таких специалистов производится в ряде сельскохозяйственных высших учебных заведений СССР на факультетах защиты растений. В. Ф. Болдырев известен своими исследованиями биологии прямокрылых насекомых (саранчовых, кузнечиковых, сверчков), многие годы возглавлял кафедру энтомологии в Московской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева и является одним из инициаторов применения авиации в борьбе с вредителями.

В. Н. Беклемишев в течение 30 лет (1932—1962) руководил в Институте медицинской паразитологии и тропической медицины в Москве исследованиями по медицинской энтомологии, особенно по переносчикам болезней человека, и среди них в первую очередь малярийного комара. Исследования эти, проводившиеся на высоком научном уровне, с широким изучением экологии вредителя, совместно с другими исследованиями в этом направлении обеспечили возможность ликвидации малярии в нашей стране. Крупный вклад внес В. Н. Беклемишев в разработку вопросов теории экологии, особенно сообществ организмов, или биоценозов.

Академик Е. Н. Павловский — преемник Н. А. Холодковского по Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова в Ленинграде — является выдающимся биологом и общественным деятелем, внесшим большой вклад в развитие паразитологии в нашей стране, создателем учения о природной очаговости трансмиссивных (т. е. переносимых насекомыми и другими организмами) болезней человека и домашних животных. В течение многих лет он руководил Зоологическим институтом АН СССР и деятельностью Всесоюзного энтомологического общества как президент последнего. В. Н. Беклемишев и Е. Н. Павловский за свои выдающиеся труды неоднократно отмечались высшими научными премиями и другими высшими наградами.

В области энтомологии известно немало крупных ученых с мировым именем, обогативших науку и практику выдающимися достижениями и открытиями. Из зарубежных ученых в области морфологии насекомых крупный вклад внесли немецкий ученый профессор Г. Вебер (H. Weber, 1899—1956) и североамериканский исследователь доктор Р. Э. Снодграсс (R. E. Snodgrass, 1875—1962). Первый из них — автор капитальных руководств по общей энтомологии, составленных преимущественно на морфологической основе; второй — автор многих трудов по морфологии, обобщенных в известной книге «Основы морфологии насекомых» (Principles of insect morphology, 1935).

В области разработки проблем физиологии насекомых много делается известным английским ученым профессором В. Б. Уигглсуорсом (пишется также Вигглсворт, V. B. Wigglesworth) и французским исследователем профессором Р. Шовеном (R. Chauvin); ими опубликованы капитальные руководства по физиологии насекомых, частью переведенные на русский язык.

Видный английский исследователь доктор А. Д. Иммс (A. D. Imms, 1880—1949) — автор одного из лучших руководств по общей энтомологии (A general textbook of entomology, 1925—1957), выдержавшего 9 изданий и получившего международную известность. Другой крупный ученый, длительно работавший в Англии, доктор Б. П. Уваров (B. P. Uva-

rov, 1888—1970), много сделал по изучению саранчовых насекомых, организовал в Лондоне Противосаранчовый исследовательский центр (Anti-Locust Research Centre) и мобилизовал большие научные силы на разработку мер борьбы с этими вредителями.

Видный израильский исследователь профессор Ф. Боденхеймер (F. S. Bodenheimer, 1897—1959) отличался необычайной разносторонностью, сделал много для познания фауны, биологии и вредных насекомых Ближнего Востока, а также опубликовал ряд содержательных работ по экологии насекомых и истории науки. Наконец, крупный итальянский исследователь профессор Ф. Сильвестри (F. Silvestri, 1873—1949) также был весьма разносторонним ученым, особенно много сделал в области проблем сельскохозяйственной энтомологии и биологической борьбы с вредителями, также открыл два новых отряда насекомых — бессяжковых *(Protura)* из первичнобескрылых *(Apterygota)* и зораптер *(Zoraptera)* из ортоптероидных *(Orthopteroidea)*.

Таким образом, энтомология как комплексная наука имеет свою большую, содержательную и богатую событиями и различными научными открытиями историю и вносит свой существенный вклад в практику. Поэтому она все более и более привлекает к себе умы людей, и интерес к изучению гигантского и разнообразного мира насекомых возрастает во всем мире.

В настоящее время энтомология во всем мире составляет важный раздел научной и практической деятельности многих учреждений. Число энтомологов в мире исчисляется многими тысячами; чем выше развитие страны, тем больше в ней работает энтомологов, тем больший вносят они вклад в изучение насекомых, в повышение продуктивности сельского и лесного хозяйства, в обеспечение здоровья человека. Достаточно сказать, что только в области систематики насекомых работает свыше 3,5 тыс. энтомологов мира.

Как бурно развивающаяся ветвь современной биологии энтомология во всех ее теоретических и прикладных разветвлениях накопила большой запас знаний, изложенных в громадной литературе, насчитывающей до 600 тыс. различных работ. Ежегодно издается до 8 тыс. энтомологических статей, книг и других изданий. В целом современная энтомология как комплексная наука, охватывающая все теоретические и прикладные стороны изучения использования полезных или подавления вредных видов насекомых, в сущности представляет собой энциклопедию биологических знаний. И через глубокое изучение энтомологии создается возможность не только овладения всеми важнейшими разделами современной биологии, но и изыскания путей разумного использования природы на нужды человечества.

Последнее обстоятельство в наш век все возрастающего воздействия на природу приобретает огромное значение. И общая прогрессивная задача современной науки в целом и энтомологии как энциклопедической отрасли знаний в частности состоит в том, чтобы при всех наших воздействиях на природу избегать дурных последствий — загрязнения среды и гибели полезных организмов. Тогда энтомология сможет внести и свой еще более существенный вклад в служении человеческому обществу и в подъеме благосостояния человека — конечной цели всех наших научных, практических и общественных усилий.

НАРУЖНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Морфология должна содержать учение о форме, об образовании и преобразовании органических тел.

И. В. Гёте

Строение животного представляет собою комплекс того, что оно получило от своих отдаленных предков, и того, что ему нужно ныне для собственных целей.

Р. Э. Снодграсс

ВВОДНЫЕ ПОНЯТИЯ

Морфология в целом изучает строение тела как наружное, так и внутреннее. И если в данном разделе рассматривается лишь наружная морфология, или эйдономия, то это продиктовано логикой изложения и соображениями удобства. Внутренняя морфология, или анатомия, совместно с физиологией составляет содержание следующего раздела.

Тело насекомого (рис. 1 и 2) покрыто снаружи более или менее плотной *кутикулой*, которая играет роль наружного скелета и обычно образует твердый панцирь; этим насекомые резко отличаются от позвоночных, у которых скелет внутренний (рис. 3). Подвижность тела достигается подразделением его на серию члеников, или *сегментов*. Однако сегменты тела у насекомых, как у высших членистых животных, уже утратили свою первичную повторяемость, или метамерность, и объединены в три отдела — *голову, грудь* и *брюшко*; голова происходит хотя бы из 4—5 сегментов, грудь состоит из 3 сегментов, а брюшко имеет в своем первоначальном состоянии 11 сегментов. Следовательно, общее число сегментов тела у насекомых — не менее 18—19; но в процессе

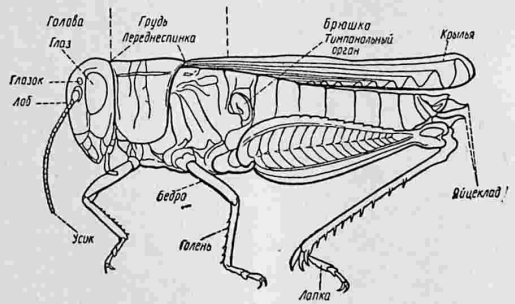


Рис. 1. Тело итальянской саранчи сбоку (левая пара крыльев удалена) (по Бей-Биенко)

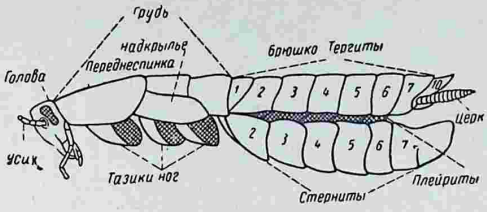


Рис. 2. Тело самки черного таракана сбоку (цифрами обозначено последовательное расположение верхних и нижних полуколец брюшка) (по Майоллу и Дени)

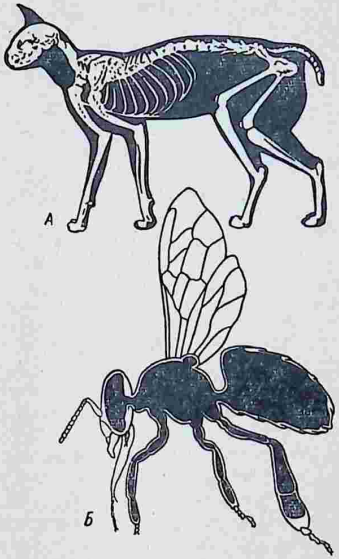


Рис. 3. Сравнение внутреннего скелета позвоночного (*А*) и наружного скелета насекомого (*Б*) (по Сноддграссу)

2067718

БИБЛИОТЕКА
Сам. СХИ
гор. Самарканд

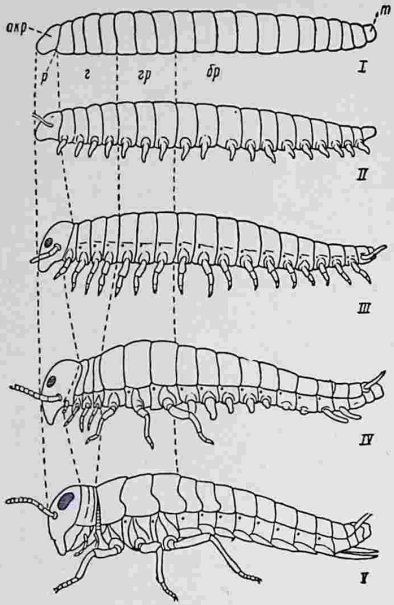


Рис. 4. Схема олигомеризации тела и возникновения его отделов у насекомых в процессе эволюции от гипотетического червеобразного членистого предка (из Шванвича по Снодграссу):

акр — акрон, или предротовой сегмент, *р* — рот, *т* — тельсон, или хвостовой компонент; *г* — головной, *гр* — грудной и *бр* — брюшной отделы; вертикальные прерывистые линии подразделяют тело на три отдела, из которых произошли голова, грудь и брюшко

эволюции произошла олигомеризация тела, т. е. уменьшение числа сходных между собой сегментов путем их редукции и полного исчезновения, либо путем смены функций или полного слияния некоторой части сегментов (рис. 4). Поэтому видимое число сегментов у насекомых не превышает даже у самых примитивных представителей 14, а у большинства и того меньше. В целом степень олигомеризации тела характеризует морфологическое совершенство и уровень эволюционного прогресса, достигнутого теми или иными представителями класса насекомых.

Твердый наружный скелет создает существенные преимущества по сравнению с позвоночными: он защищает тело с поверхности и увеличивает сопротивление на деформацию. Для сравнения мы можем уподобить тело или конечность позвоночного — мягкому образованию с твердым внутренним стержнем. Расчеты показывают, что при равных диаметрах модуль, или сила сопротивления на изгиб, в первом случае почти в 3 раза больше, чем во втором. Следовательно, прочность тела насекомого почти втрое превышает прочность тела позвоночного. Кутикула также играет роль барьера, препятствующего испарению воды из тела, и служит местом прикрепления изнутри скелетных мышц.

У членистоногих каждому сегменту тела в принципе соответствует одна пара конечностей. Однако у насекомых эта исходная метамерность утрачена; ходильные конечности сохранились лишь на груди, на голове

они видоизменились в ротовые органы и в пару усиков, а на брюшке исчезли. Помимо того, на груди у громадного большинства насекомых выработались новые органы движения — крылья.

Таким образом, насекомые обладают следующими признаками. Тело их расчленено на сегменты и подразделяется на три отдела — голову, грудь и брюшко. Голова несет ротовые органы и одну пару усиков, грудь трехчлениста и несет три пары ног и обычно также крылья, брюшко содержит до 11 сегментов и, как правило, лишено ног.

СТРОЕНИЕ ГОЛОВЫ

Голова (рис. 5) состоит из сильно уплотненной черепной коробки, или головной капсулы, и несет придатки — *усики* и *ротовые органы.* Черепная коробка образует наружный скелет головы, несет пару сложных, или фасеточных, глаз и простые глаза, или глазки. Поверхность головы подразделена на отдельные участки, иногда обособленные между собой швами. У таракана и других низко организованных насекомых на голове спереди между глазами хорошо виден V-образный шов, называемый эпикраниальным швом.

На голове различают переднюю ее поверхность — *лоб* (frons), который кверху переходит в *темя* (vertex) и далее назад — в *затылок (occiput)*; книзу или кпереди от лба располагаются *наличник,* или клипеус (clypeus), а далее вниз — *верхняя губа* (labrum) в виде подвижной пластинки, прикрывающей сверху ротовые органы; на боках головы — под и за глазами — находятся *щеки* (genae), а позади них — *защеки* (postgenae).

Лоб нередко несет глазок, от-

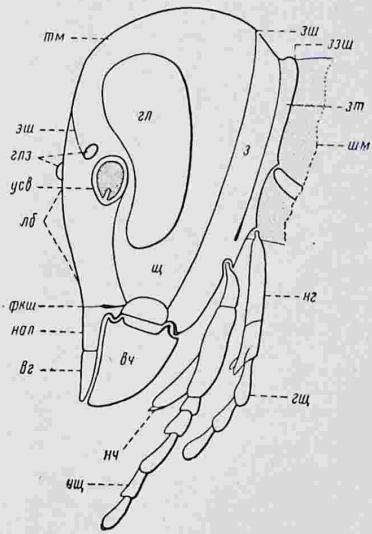


Рис. 5. Голова прямокрылого насекомого сбоку (по Иммсу):

тм — темя, *эш* — видимая часть эпикраниального шва, *глз* — глазки, *гл* — глаз, *усв* — усиковая впадина, *лб* — лоб, *фкш* — фронто-клипеальный шов, *нал* — наличник, *вг* — верхняя губа, *щ* — щеки, *з* — затылок, *зш* — затылочный шов, *зэш* — зазатылочный шов, *зт* — зазатылок, *шм* — шейная мембрана, *вч* — верхняя челюсть, *нч* — нижняя челюсть, *чщ* — челюстной щупик, *нг* — нижняя губа, *гщ* — губной щупик

делен от темени боковыми ветвями эпикраниального шва, а от наличника — фронто-клипеальным швом; однако эти швы часто исчезают. Темя спереди нередко несет пару глазков. Затылок и защеки у низших групп отделены от темени и щек затылочным швом, а позади него иногда развит и зазатылочный шов. Наличник иногда подразделяется на переднюю часть, или *антеклипеус* (anteclypeus), и заднюю часть, или *постклипеус* (postclypeus); он является местом прикрепления мышц, расширяющих глотку, и может быть сильно развит.

ПРИДАТКИ ГОЛОВЫ

Усики. Усики, или *антенны* (antennae), или сяжки (рис. 6), представлены одной парой удлиненных членистых образований и очень характерны для насекомых; лишь в отряде бессяжковых *(Protura)* они отсутствуют, но это есть следствие утраты. По своей функции усики служат органом чувств, именно — осязания и обоняния. Сидят они по

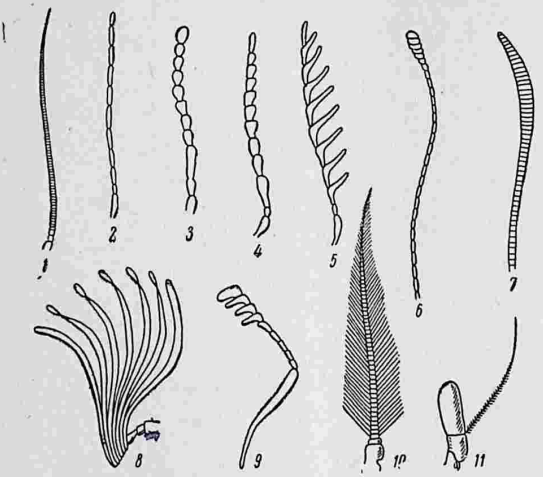


Рис. 6. Типы усиков насекомых (по Богданову-Катькову)
1 — щетинковидный усик. *2* — нитевидный. *3* — четковидный, *4* — пилювидный, *5* — гребенчатый, *6* — булавовидный, *7* — веретеновидный, *8* — пластинчатый, *9* — коленчатый, *10* — перистый, *11* — щетинконосный

бокам лба между глазами или впереди них, обычно в хорошо выраженной усиковой впадине, или ямке. Усики членисты и состоят из утолщенного основного членика, называемого также рукояткой или *скапусом* (scapus), за ним следует ножка, или *педицелл* (pedicellus), а с третьего членика располагается остальная часть — *жгутик* (flagellum). Приводятся в движение усики мышцами, прикрепленными к основному членику и идущими от внутреннего скелета головы; ножка приводится в движение мышцами, идущими от основного членика.

Строение усиков весьма разнообразно и часто служит хорошим признаком для распознавания различных насекомых. Наиболее простой и обычный тип — нитевидные усики; они по всей длине тонкие, одинаковой толщины. Щетинковидные усики — тонкие, но утончающиеся к концу; четковидные — с хорошо обособленными, округло выпуклыми члениками; пильчатые — с короткими угловатыми выступами на члениках с одной стороны; гребенчатые — с более сильными выростами на члениках; булавовидные — утолщенные на вершинном конце; веретеновидные — утолщенные в срединной части и суженные к основанию и вершине; пластинчатые — состоящие из складывающихся пластинок; коленчатые — с сильно удлиненным основным члеником, или стебельком, к которому жгутик присоединен под углом; перистые — с очень тонкими длинными выростами на члениках с обеих сторон; щетинконосные — короткие трехчленистые, с тонкой щетинкой на концевом членике и пр. Нередко в строении усиков наблюдается половой диморфизм; при этом самец обычно имеет более развитые усики, нежели самка.

Ротовые органы. В своей основе они состоят из верхней губы, трех пар ротовых конечностей и подглоточника. В соответствии с приспособлением к различным способам питания и приема пищи ротовые органы претерпевают значительные изменения. Исходным типом являются *грызущие ротовые органы* (рис. 7); они содержат наиболее полный набор ротовых частей, свойственны тараканам, саранчовым, кузнечикам и другим представителям надот-

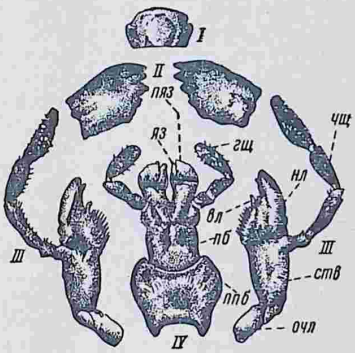


Рис. 7. Ротовые органы грызущего типа (черного таракана).

I — верхняя губа; *II* — верхние челюсти; *III* — нижние челюсти; *IV* — нижняя губа (из Богданова-Катькова); *очл*—основной членик, *ств*—стволик, *нл*—наружная, *вл*—внутренняя жевательная лопасть, *чщ*—челюстной щупик, *гщ*—губной щупик, *ппб*—подподбородок, *пб*—ложный подбородок, *яз* —язычок, *пяз*—придаточный язычок

ряда прямокрылых *(Orthopteroidea)*, поэтому нередко называются ортоптероидными.

Грызущие ротовые органы приспособлены для приема твердой пищи — различных органических остатков, частей живых растений и при хищном питании — животной пищи. Три пары их конечностей представлены: парой нерасчлененных *верхних челюстей*, парой *нижних*, уже расчлененных челюстей и внешне непарной, членистой *нижней губой*, которая, однако, имеет парную природу.

Верхние челюсти, называемые также жвалами или мандибулами (mandibulae), имеют вид твердых, нерасчлененных образований, у хищников вооружены изнутри сильными, острыми зубцами и более или менее вытянуты; у растительноядных они обычно более широкие, их зубцы тупые. Нижние челюсти, или максиллы (maxillae), у всех грызущих насекомых устроены сложно и состоят из *основного членика*, или кардо (cardo), *стволика*, или стипеса (stipes), пары *жевательных лопастей — наружной*, или галеи (galea), и *внутренней*, или лациния (lacinia); помимо того, стволик несет члениетый *челюстной щупик* (palpus maxillaris), состоящий не более чем из 7 члеников. Нижняя губа, или лабиум (labium), представляет собой вторую пару нижних челюстей, но слившихся по срединной линии своими двумя основными члениками и частью стипесами; вследствие этого нижняя губа превратилась в функционально непарный орган. Она подразделяется на лежащий у основания первичный *подбородок*, или *постментум* (postmentum) и дистальную часть — *прементум* (prementum), которые резко отделены друг от друга поперечным лабиальным, или губным, швом; подбородок соответствует слившимся основным членикам, а прементум — не полностью слившимся стипесам. Но у прямокрылых и их родичей постментум обычно в свою очередь оказывается подразделенным на *ложный подбородок* (mentum) и *подподбородок* (submentum); это подразделение является уже вторичным. Прементум несет две пары жевательных лопастей и пару *губных щупиков* (palpi labiales), обычно трехчлениетых; внутренняя пара жевательных лопастей соответствует лациниям нижних челюстей, но называется *язычками*, или глоссами (glossae); наружная пара образует *придаточные язычки*, или параглоссы (paraglossae), соответствующие галеям нижних челюстей.

Сверху ротовые органы прикрыты подвижной пластинкой — *верхней губой*; функционально она составляет часть ротового аппарата, но является складкой кожи, имеет непарную природу и не принадлежит к ротовым конечностям. Верхняя губа, обе пары челюстей и нижняя губа расположены вокруг рта и замыкают *предротовую*, или преоральную, *полость* (рис. 8). В эту полость вдается языкообразный мясистый орган — *подглоточник*, или гипофаринкс (hypopharynx); он расположен под глоткой и подразделяет предротовую полость на два отдела — пе-

редний и задний. В передний отдел, или *цибарий*, открывается ротовое отверстие, т. е. начало пищеварительного канала; в задний отдел, или *саливарий*, впадает проток слюнных желез.

Грызущий гип ротовых органов является первичным, т. е. исходным для других модификаций, связанных уже с приемом жидкой пищи. При таком преобразовании возникает *сосущий ротовой аппарат* и развивается хоботок (рис. 9 и 10). Однако переход к сосательной функции осуществляется в разных группах насекомых по-разному. Поэтому возникает большое разнообразие ротовых органов сосущего типа, но все они могут быть объединены в две группы: сосущие и колюще-сосущие; в первом случае жидкая пища принимается как таковая, без прокола субстрата, во втором — производится прокол пищевого субстрата.

Так, ротовой аппарат пчелиных приспособлен для высасывания из цветков нектара; иногда он называется лижущим (рис. 9). Он сильно

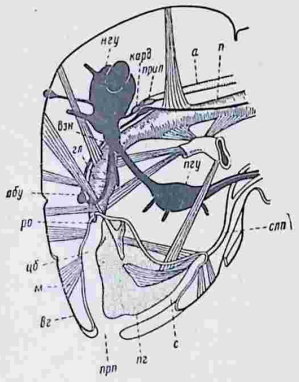


Рис. 8. Продольный разрез через голову таракана (мышцы продольно заштрихованы) (из Шванвича):

прп — предротовая полость, *вг* — верхняя губа, *м* — ее мышца, *пг* — подглоточник, *цб* — цибарий, *с* — саливарий, *ро* — ротовое отверстие, *гл* — глотка, *п* — пищевод, *слп* — проток слюнной железы, *нгу* — надглоточный узел (головной мозг), *пгу* — подглоточный узел, *абу* — лобный узел, *взн* — возвратный нерв, *кард* — кардинальные и *прил* — прилежащие тела, *а* — аорта

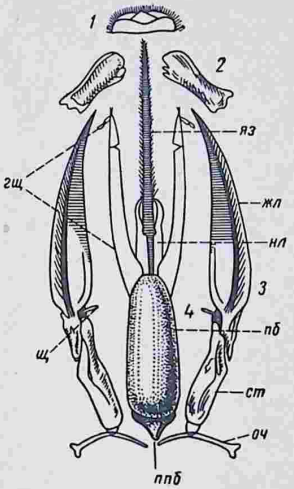


Рис. 9. Ротовые органы шмеля (по Холодковскому):

1 — верхняя губа, *2* — верхние челюсти, *3* — нижние челюсти (*оч* — основной членик, *ст* — стволик, *жл* — жевательные лопасти, *щ* — рудимент щупика); *4* — нижняя губа (*ппб* — ложный подбородок, *пб* — прементум, *яз* — язычок, *нл* — рудимент наружных жевательных лопастей, *гщ* — губной щупик)

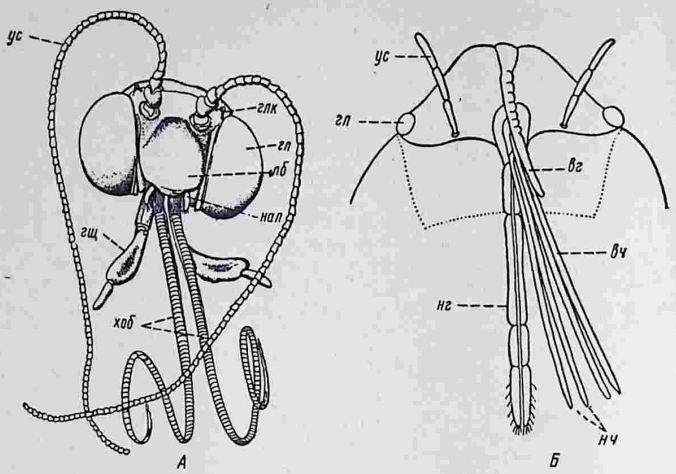


Рис. 10. Голова снизу с сосущим ротовым аппаратом бабочки (*А*) и колюще-сосущим — клопа (*Б*) (по Кузнецову и Бей-Биенко и Скориковой):

хоб — хоботок, *гщ* — губной щупик, *вг* — верхняя губа, *вч* — верхняя пара колющих щетинок, *нч* — нижняя их пара, *нг* — нижняя губа, *ус* — усик, *гл* — глаза, *глк* — глазки, *лб* — лоб

вытянут, нижние челюсти совместно с нижней губой превращены в хоботок, который и служит для слизывания или всасывания нектара; в связи с этой новой функцией челюстные щупальца почти исчезли, а губные сильно удлинились, наружные жевательные лопасти нижней губы атрофировались, а внутренние слились и образовали непарный язычок. Что касается верхних челюстей, то их грызущая функция оказалась сильно ослабленной и заменена новой, связанной с постройкой сотов, уходом за ними и пр.; поэтому верхние челюсти утратили зубчатость и приобрели несколько лопаточкообразный вид.

У чешуекрылых, или бабочек (рис. 10), верхние челюсти, за немногими исключениями, полностью утрачены, нижние челюсти утратили внутреннюю лопасть, т. е. стали однолопастными, но зато их наружные лопасти сильно удлинились, превратились в длинные полутрубки; эти полутрубки совместно и образуют хоботок, в покое спирально закручивающийся. Челюстные щупальца в большинстве сильно редуцированы или полностью исчезли, и их функция перешла к сильно развитым губ-

ным щупикам; сама же нижняя губа сильно редуцирована и представлена всего лишь маленькой пластинкой с нижней стороны рта. Следовательно, от сложного набора ортоптероидных частей здесь, в сущности, сохранились только сильно измененные нижние челюсти, превратившиеся в орган сосания — хоботок, и губные щупики — орган чувств. Бабочки, как и пчелиные, питаются нектаром цветков, но эта функция выполняется у них с помощью совсем иначе устроенных ротовых органов; последние претерпели у бабочек более значительные изменения и более длинный путь эволюции, но в конце концов достигли того, что свойственно и пчелиным — превратились в орган для всасывания цветочного нектара. Ротовой аппарат этих двух групп сосущих насекомых — яркий пример конвергенции, т. е. независимой выработки общих свойств.

Среди двукрылых, или мух *(Diptera)*, к которым относится и комнатная муха, многие также питаются жидкой пищей, включая и цветочный нектар. Их ротовые органы также имеют вид хоботка, но он устроен совсем по-иному и является весьма совершенным органом, который может использовать различные источники пищи. Ротовые органы таких мух лишены верхних челюстей. Сам хоботок мягкий, состоит в основном из сильно преобразованной нижней губы и способен высасывать жидкость, либо отфильтровывать ее из смеси с твердыми частями, либо скрести твердый питательный субстрат. Подробно этот ротовой аппарат описан при характеристике отряда двукрылых (стр. 307—309) и называется мускоидным.

Колюще-сосущий ротовой аппарат характерен для насекомых, которые питаются клеточным соком растений или кровью животных. Он также представлен разнообразными модификациями и свойствен клопам, или полужесткокрылым *(Hemiptera)*, их родичам — цикадовым, тлям и прочим равнокрылым *(Homoptera)*, а также трипсам *(Thysanoptera)*, вшам *(Anoplura)*, блохам *(Aphaniptera)* и кровососущим двукрылым *(Diptera)*. Рассмотрим лишь два примера: ротовой аппарат клопов и кровососущих комаров.

У клопов (рис. 10), как и у равнокрылых, верхние и нижние челюсти преобразованы в четыре колющие щетинки, а нижняя губа членистая и имеет сверху желобок. Челюстных и губных щупиков не сохранилось. Прокол субстрата производится только колющими щетинками, нижняя губа играет роль ножен, в которых помещаются колющие щетинки; в проколе она не участвует, но упирается в субстрат и сгибается коленообразно назад при погружении колющих щетинок.

У кровососущих комаров ротовые органы сходного типа и также снабжены четырьмя колющими щетинками, но нижняя губа не членистая. Помимо того, сильно вытянуты верхняя губа и подглоточник; сохранились хорошо развитые челюстные щупики.

СЕГМЕНТАРНЫЙ СОСТАВ ГОЛОВЫ

Выше уже говорилось, что голова по своему происхождению членистa, но вследствие тесного слияния сегментов эта членистость утрачена. Следы ее сохранились далеко не полностью и самым выразительным из них является присутствие трех пар ротовых конечностей. Парная природа нижней губы доказывается не только сравнительно-морфологически, но и эмбриологически; помимо того, ее парное состояние сохранилось у примитивнейших первичнобескрылых насекомых — бессяжковых *(Protura)*. Присутствие у ряда прямокрылых, жуков *(Coleoptera)* и перепончатокрылых *(Hymenoptera)* зазатылочного шва (см. рис. 5) также показатель остатка этой членистости; зазатылочный шов отделяет задний, т. е. нижне-губной, или лобиальный, сегмент от предшествующей части головы.

Трем парам ротовых конечностей соответствуют три сегмента головы, которые совместно составляют челюстной отдел головы, или *гнатоцефалон* (gnathocephalon). Последний представляет собой переднюю часть туловища предков насекомых (см. рис. 4): конечности этой части ходильную функцию сменили на новую, связанную первоначально с захватыванием, а затем с измельчением пищи. Так, на основе смены функций ходильные ноги преобразовались в ротовые органы.

Помимо трех сегментов гнатоцефалона, многие авторы насчитывают в голове еще один или несколько сегментов. Так, у зародыша некоторых примитивных насекомых обнаруживаются не только зачатки четырех пар придатков — усиков и ротовых конечностей, но и пара дополнительных бугорков; в последующем развитии они исчезают. Есть основания считать эти дополнительные бугорки зачатками второй пары усиков; у насекомых они исчезли, но есть у ракообразных. Следовательно, обе пары усиков могут рассматриваться как видоизмененные конечности двух сегментов. В таком случае общее число сегментов головы достигнет пяти. Однако некоторые авторы считают усики лишь придатком первичной головной, или предротовой, лопасти предков насекомых, называемой *акроном* (см. рис. 4); тогда в голове насекомых можно насчитать лишь четыре сегмента. Другие авторы находят у зародыша еще предусиковый сегмент; тогда число сегментов в голове повышается до шести. Наконец, принимая во внимание и строение головного мозга, некоторые исследователи доводят число головных сегментов до восьми. Таким образом, членистая природа головы не вызывает сомнения, спорный лишь вопрос о числе вошедших в нее сегментов.

Следовательно, голова представляет у насекомых преобразованную переднюю часть первичного туловища; в результате специализации и смены функций конечностей сегменты утратили метамерность, олигомеризировались и преобразовались в головной отдел.

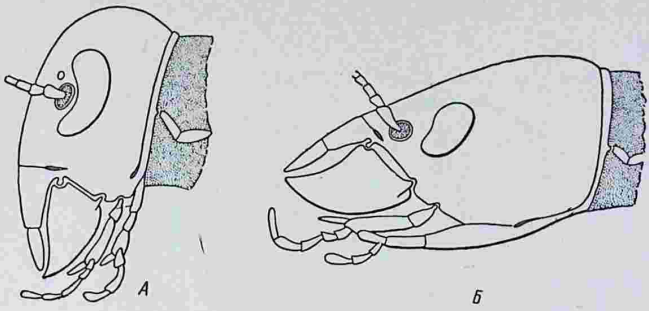


Рис. 11. Два типа постановки головы (по Иммсу). *А* — гипогнатическая голова; *Б* — прогнатическая голова

Постановка головы. У насекомых наблюдаются два основных типа постановки головы — ротовыми частями вниз и ротовыми частями вперед; в первом случае голова называется *гипогнатической*, во втором — *прогнатической* (рис. 11). Очевидно, гипогнатический тип является первичным, поскольку и ноги обращены концами вниз. Гипогнатическая голова обычно свойственна потребителям растительных и животных остатков (тараканы, сеноеды и др.) и растительноядным насекомым (саранчовые, многие клопы и жуки и др.); направленные вниз ротовые органы в этом случае функционально наиболее соответствуют названным способам питания. Хищники, наоборот, имеют прогнатический тип головы; направленные вперед ротовые органы хорошо приспособлены у хищников к нападению и схватыванию добычи (например, у жуков-жужелиц). Однако такое соответствие наблюдается не всегда; одной из существенных причин такого расхождения между функцией и формой (в данном случае — строением головы) является то обстоятельство, что в процессе эволюции функция изменяется легче и быстрее, нежели морфология.

Помимо названных двух типов, различают иногда и *опистогнатическую* голову — с ротовыми частями, обращенными назад и сильно приближенными к передним ногам. В этом случае к опистогнатическим насекомым необходимо относить равнокрылых (цикадовые, медяницы, тли, кокциды), трипсов, а также и тараканових; равнокрылые и трипсы — колюще-сосущие насекомые, тогда как тараканы имеют грызущие ротовые части.

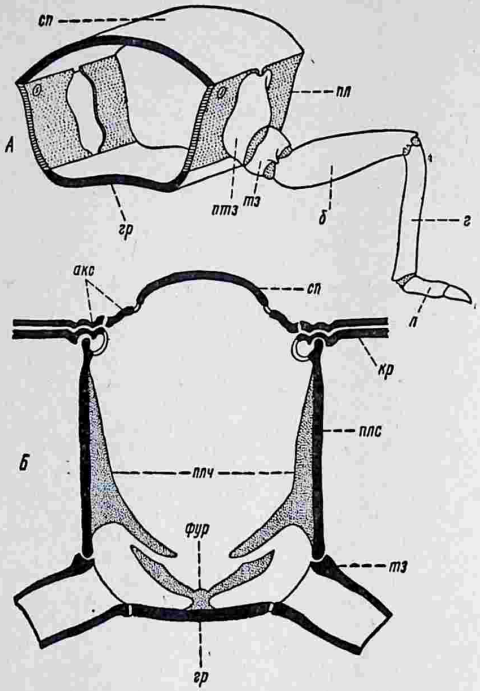


Рис. 12. Схема строения грудного сегмента насекомого. *А* — общий вид; *Б*—поперечный разрез (по Обенбергеру и Снодграссу):

сп — спинка, *пл* — плейрит, *гр* — грудка, *птэ* — предтазик (субкокса), *тз* — тазик, *б* — бедро, *г* — голень, *л* — лапка, *акс* — аксиллярные склериты, *кр* — крыло, *плс* — плейральный столбик; внутренний скелет: *плч* — плейральный гребень, *фур* — фурка

СТРОЕНИЕ ГРУДИ

Грудь у насекомых представляет собой резко обособленный от брюшка отдел тела, но у предков насекомых оба эти отдела не были дифференцированы и входили в состав гомономного туловища (см. рис. 4). Это туловище состояло из сходных по строению и функции сегментов с ходильными конечностями на каждом из них, что наиболее ярко выражено у многоножек. Такие метамерные животные имели мало централизованное тело; отсутствие специализации сегментов снижало их функциональную эффективность. Поэтому такое тело могло совершать лишь медлительные движения типа пресмыкания; быстрое и координированное движение тела как целого было невозможно.

Крупным шагом вперед в эволюции таких метамерных животных явилось сосредоточение функции передвижения, или локомоторной функции, в трех передних сегментах туловища; эти сегменты преобразовались в грудь, а последующие сегменты утратили ходильные конечности и обособились в виде брюшка. Так возникли примитивные первичнобескрылые насекомые (*Apterygota*). Возникновение на груди крыльев как важнейшего органа движения еще более усилило локомоторную специализацию груди, еще более усложнило ее строение и одновременно способствовало дальнейшему упрощению строения брюшного отдела и входящих в него сегментов. Так, вследствие смены функций и специализации, произошла утрата первичной метамерии, осуществился процесс олигомеризации и из первичного туловища возникли два отдела тела — грудь и брюшко.

Естественно, что грудные сегменты насекомых как части высокоспециализированного отдела тела должны иметь усложненное строение. Целесообразно поэтому ознакомиться первоначально с более простой схемой строения сегмента тела вообще и уж затем перейти к рассмотрению строения грудных сегментов и груди в целом.

Скелетной основой сегмента тела является кутикулярное кольцо; серия таких колец и образует скелет груди и брюшка. Каждое такое кольцо, образующее сегмент тела, подразделяется на четыре отдельных склерита: спинное, или верхнее, или дорсальное, полукольцо — *тергит*; брюшное, или нижнее, или вентральное, полукольцо — *стернит*; и пара первоначально мягких боковых стенок — бочков, или *плейритов* (рис. 12).

Вследствие того что у насекомых грудь почти всецело берет на себя локомоторную функцию, мускулатуры грудных сегментов усиливается и усложняется, увеличиваются размеры сегментов, особенно их диаметр, усложняется наружный скелет. В целом скелетно-мышечный аппарат груди оказывается сильно измененным и осложненным, пер-

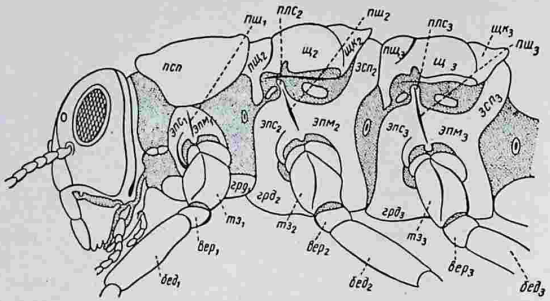


Рис. 13. Схема строения и подразделения на склериты груди насекомого (по Шванвичу):

псп — переднеспинка, *эпс* — эпистерн передне-, средне- или заднегруди, *эпм* — их эпимеры, *грд* — их грудка, *пш* — их плейральный шов, *пщ* — предщит средне- и заднеспинки, *щ* — их щит, *щк* — их щитик, *зсп* — их заспинка, *плс* — плейральный столбик, *тз* — тазик передних, средних и задних ног, *вер* — их вертлуг, *бед* — их бедро; индексы 1—3 обозначают принадлежность к передне-, средне- или заднегруди

вичные склериты — тергиты, стерниты и плейриты — оказались подразделенными на серии вторичных склеритов (рис. 13).

Уже указывалось, что грудь насекомых состоит из трех сегментов. Спинное полукольцо каждого сегмента, т. е. их тергиты, здесь имеют название *спинка*, или нотум (notum), соответственно нижнее, или вентральное полукольцо, т. е. стернит, обозначается термином *грудка*, или стернум (sternum). Для обозначения принадлежности всех этих частей к какому-либо из сегментов груди используются приставки: передне-, средне- и задне- (pro, meso-, meta-). Соответственно этому различаются переднегрудь, среднегрудь и заднегрудь (prothorax, mesothorax, metathorax), когда речь идет о том или ином кольце груди в целом; для обозначения полуколец прибегают к терминам: переднеспинка (pronotum), переднегрудка (prosternum) и т. д.

Каждый сегмент груди несет по одной паре ног, а у крылатых насекомых средне- и заднегрудь несут также по паре *крыльев*; в связи с этой особенностью оба сегмента вместе обозначаются термином *птероракс* (pterothorax). Естественно, что переднегрудь устроена проще, чем каждый из сегментов птероракса. У некоторых насекомых переднегрудь может быть в целом сильно развитой, особенно если передняя пара ног приспособилась к выполнению специальной функции; например, у богомолов (Manteoptera) переднегрудь сильно удлинена, подвижна и несет большие хватательные ноги (рис. 14, *5*). У насекомых с несовершенным полетом и в более примитивных группах сильное

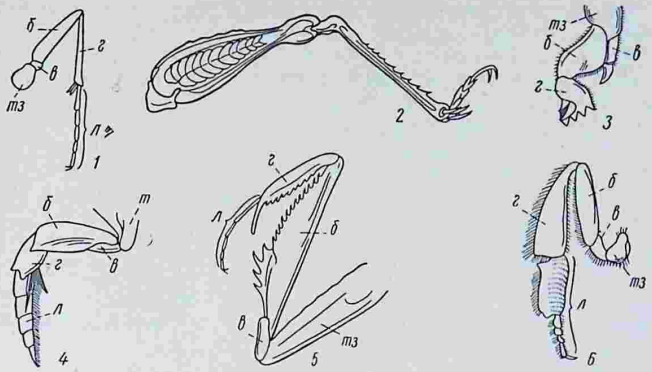


Рис. 14. Строение и типы ног (по Бей-Биенко, Богданову-Катькову и Иммсу):

1 — бегательная жужелицы, *тз* — тазик, *в* — вертлуг, *б* — бедро, *г* — голень, *л* — лапка, *2* — прыгательная (саранчи), *3* — копательная (медведки), *4* — плавательная (плавунца), *5* — хватательная (богомола), *6* — собирательная (медоносной пчелы)

развитие получает переднеспинка (тараканы, прямокрылые, жуки и др.). В высших же группах с совершенным полетом переднегрудь сильно уменьшается в размерах, например у чешуекрылых, перепончатокрылых и двукрылых. Своеобразно строение груди у высших перепончатокрылых — наездников, пчел, ос, муравьев и др. Их грудь отделена от брюшка явственным сужением, или перехватом, в виде стебелька, почему они и называются стебельчатобрюхими или просто стебельчатыми. Оказывается в состав их груди вошел I сегмент брюшка, а стебелек образовался за счет II или даже II и III сегментов брюшка. Поэтому, строго говоря, стебелек разделяет не грудь и брюшко, а I и II—III сегменты брюшка. Вошедший в состав груди I сегмент брюшка обозначается как промежуточный сегмент, или *проподеум* (propodeum).

Плейриты груди устроены сложно, сильно склеротизованы, т. е. уплотнены, и над основанием каждой ноги имеют явственный плейральный шов; этот шов является наружной частью *плейрального гребня* — глубокой внутренней складки кутикулы, которая сильно укрепляет стенку плейритов и составляет часть внутреннего скелета (эндоскелета) груди (см. рис. 12). Плейральный шов делит плейрит на два склерита: передний — *эпистерн* и задний — *эпимер*. Особенности их строения используются в диагностике насекомых. На верхнем крае каждого плей-

рита птероторакса, у окончания плейральных швов, находится небольшой вырост — *столбик* (columella); на нем лежит основание крыла.

Согласно субкоксальной теории Р. Снодграсса, плейрит представляет собой производное части примитивной ноги; основание такой ноги в виде предтазика, или *субкоксы* (subcoxa), отчленилось от последующего сегмента — тазика, или коксы (coxa), вошло в состав боковой стенки плейрит (см. рис. 12). Появление плейритов способствовало сильному укреплению боковых стенок тела и самих сегментов, создало условия для совершенствования работы ног, а в последующем и работы крыльев.

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

Возникновение крыльев потребовало выработки мощной мускулатуры и прикрепительных поверхностей на внутренней стороне скелета средне- и заднегрудки, или птероторакса. Такими прикрепительными поверхностями становятся *фрагмы* — сильно склеротизованные складки кутикулы спинок груди, вдающиеся в полость тела и образующие часть эндоскелета груди. Они образуются на границе между сегментами груди, а задняя фрагма — между заднегрудью и I сегментом брюшка. Фрагмы стали местом прикрепления сильной продольной мускулатуры. Это в свою очередь повело за собой сильное усложнение скелета птероторакса, именно спинок средне- и заднегруди; на них возникла система швов, т. е. складок, которые дифференцировали спинку на ряд вторичных участков (см. рис. 13, 16). Основной из них составляет *щит*, или скутум (scutum), впереди него располагается *предщит*, или прескутум (prescutum), а сзади расположен *щиток*, или скутеллум (scutellum). Помимо того, задняя часть спинки перед фрагмами утончается, превращается в мембранозный поясок; лежащая позади него узкая краевая полоска спинки обособляется в особый склерит — **заспинку**, или *постнотум* (postnotum). Благодаря всем этим особенностям спинные отделы груди приобретают необходимую при движении крыльев подвижность и гибкость.

СТРОЕНИЕ И ТИПЫ НОГ

Ноги насекомых (рис. 14) подразделяются на следующие части: *тазик, вертлуг, бедро, голень* и *лапка*. Тазик, или кокса (coxa), является коротким и сильным основным члеником, с помощью которого нога подвижно прикрепляется к плейриту груди; в месте сочленения тазика

с грудью находится тазиковая впадина. Вертлуг (trochanter) — маленький членик, подвижно соединенный с тазиком и малоподвижно — с бедром; у многих перепончатокрылых *(Hymenoptera)* он двучленистый, но в действительности его второй членик является отшнуровавшейся частью бедра. Тазик и вертлуг обеспечивают бо́льшую подвижность ноге. Бедро (femur) — самая мощная и обычно самая крупная часть ноги; сочленение с голенью называется коленным, а прилегающая к нему часть бедра — коленом. Голень (tibia) сходна по длине с бедром, но тоньше его, нередко вооружена шипами, а на вершине также шпорами. Лапка, или тарсус (tarsus), составляет концевую часть ноги и в отличие от всех предшествующих частей нередко члениста, содержит до пяти члеников; однако у ряда низших насекомых, у кокцид и у некоторых личинок она одночленистая.

Вершина лапки образует ряд структур и обозначается как предлапка, или *претарсус* (pretarsus). В простейшем случае предлапка представлена лишь единственным коготком, например у ряда первичнобескрылых *(Apterygota)* и личинок. Но у большинства насекомых развиты два *коготка*, между которыми нередко есть округлая *подушечка*, или аролий (arolium); у некоторых двукрылых *(Diptera)* под коготками расположена пара лопастевидных подушечек, или *пульвилл* (pulvilli), а между ними иногда развит непарный *эмподий* (empodium). Эти образования предлапки обеспечивают удержание тела насекомого на субстрате при движении и в покое: коготки обеспечивают цепляние за неровности субстрата, а присоска и подушечка — даже прикрепление к гладкой поверхности.

Соответственно образу жизни и уровню специализации возник ряд *типов ног*. Наиболее обычны и менее специализованы ходильные и бегательные ноги. Первые отличаются более короткими частями и расширенными члениками лапок, которые имеют более длинные стройные части; при этом все три пары ног более или менее сходны между собой. Приспособление к новым условиям жизни или к новым способам передвижения нарушает однородность ног и способствует специализации либо первой, либо задней пары ног. Так возникают копательные передние ноги у медведки, некоторых жуков и пр.; у богомолов *(Manteoptera)* передние ноги сильно удлинились, покрылись сильными шипами и стали хватательными. Приспособление к прыганию преобразовало задние ноги в прыгательные — с сильными, утолщенными бедрами, как у саранчовых, кузнечиков и других прямокрылых *(Orthoptera)*; у водных насекомых, например у жука-плавунца, задние ноги стали гребными, или плавательными, расширились, покрылись по краям волосками, что увеличило их гребную поверхность. Что касается средней пары ног, то она не подвергается специализации и изменению; объясняется это тем, что она всегда участвует в хождении или беге — как при выключе-

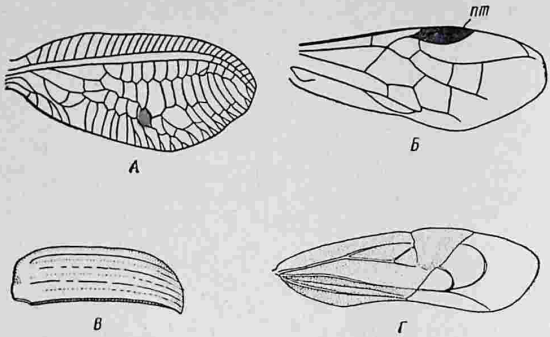


Рис. 15. Типы крыльев (по Веберу и Гуссаковскому). *А* — сетчатое (переднее крыло золотоглазки); *Б* — перепончатое (переднее крыло пилильщика, *пт* — птеростигма); *В* — надкрылье жука; *Г* — полунадкрылье клопа

нии передней, так и задней пар и тем самым лишается возможности изменить свою исходную функцию.

В своем первоначальном виде нога предков насекомых состояла из толстого и короткого основного отдела — *коксоподита* — и подвижного, тонкого концевого отдела — *телоподита*. В этом примитивном состоянии сегменты тела еще лишены плейритов и коксоподит ноги прикрепляется своим основанием в промежутке между тергитом и стернитом по бокам туловища. Но затем возникающая необходимость усовершенствования такой ноги привела к расчленению ее обоих компонентов — коксоподита и телоподита. Коксоподит разделился на предтазик, или субкоксу, и на тазик, или коксу; субкокса вошла в состав боковой стенки сегмента, укрепила ее и образовала плейрит. Что касается телоподита, то важным его преобразованием было появление коленного сочленения, что привело к образованию бедра и голени; благодаря этому увеличилась подвижность ноги и ее конец оказался способным приближаться к самому телу.

СТРОЕНИЕ КРЫЛЬЕВ И ИХ ТИПЫ

Крылья насекомых в типичных случаях представлены двумя парами и являются придатками птероторакса, т. е. средне- и заднегруди. В своей основе крылья представляют собой боковую складку тела и поэтому по происхождению двуслойны, т. е. возникли из верхнего и

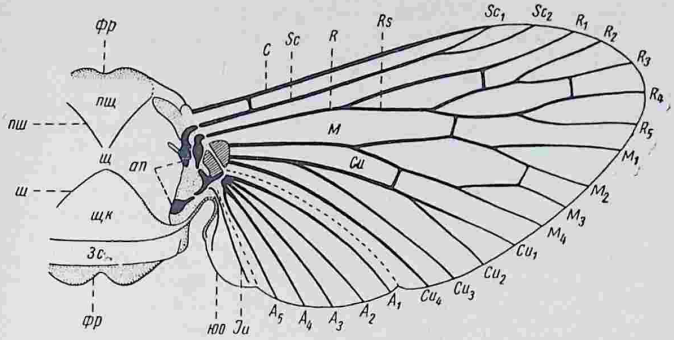


Рис. 16. Схема среднеспинки, прикрепления и жилкования крыла. Обозначение жилок в тексте (по Веберу):

фр — передняя и задняя фрагмы, *пщ* — предщит, *щ* — щит, *щк* — щитик, *зс* — заспинка, *пш* — парапсидальный шов, *ш* — У-образный шов, *ап* — аксиллярные пластинки (показаны черным), *ю* — югальная область

нижнего слоев. Между последними есть щель и сюда заходит из полости тела кровь, но в целом крыло имеет вид тонкой пластинки, по которой проходят жилки. Жилки представляют собой трубковидные утолщения пластинки крыла и образуют его опорный скелет; помимо крови, внутрь жилок заходят также трахеи и нервы.

По особенностям строения различается несколько *типов крыльев* (рис. 15). Для сетчатых крыльев характерно присутствие между продольными жилками большого числа поперечных жилок, что особенно свойственно стрекозам *(Odonatoptera)* и сетчатокрылым *(Neuroptera)*. При небольшом числе поперечных жилок и негустом жилковании крылья называются перепончатыми; они характерны для многих отрядов, например для перепончатокрылых *(Hymenoptera)*, бабочек *(Lepidoptera)*, двукрылых *(Diptera)* и др. Иногда передняя пара крыльев становится плотной и даже роговой и в покое прикрывает задние крылья; такие крылья, следовательно, приобрели покровную функцию и называются надкрыльями, или элитрами (elytrae). Они свойственны тараканам *(Blattoptera)*, прямокрылым *(Orthoptera)*, жукам *(Coleoptera)* и др. У представителей отряда полужесткокрылых, или клопов *(Hemiptera)*, передние крылья частью также несут покровную функцию, но участвуют и в полете; вершина крыльев нежная, перепончатая, а остальная часть более плотная, поэтому их называют полунадкрыльями,

или полуэлитрами. Из сказанного ясно, сколь большое значение имеет строение крыльев в распознавании и классификации насекомых.

Существенную особенность морфологии крыльев составляют особенности расположения на них жилок, или *жилкование* (рис. 16); оно складывается из продольных и поперечных жилок. У высших форм поперечные жилки сокращаются в числе или даже совсем исчезают; в таких случаях главную поддерживающую, т. е. механическую, роль играют продольные жилки. Этим и объясняется то, что продольные жилки, хотя и претерпели у высших групп значительную эволюцию все же сохранили свою основу. Продольные жилки являются поочередно выпуклыми и вогнутыми.

В исходном состоянии на крыльях развиты следующие продольные жилки (рис. 16): костальная, или коста (costa, сокращенно *C*); субкостальная, или субкоста (subcosta, *Sc*); радиальная, или радиус (radius, *R*); срединная, или медиальная, также медиа (media, *M*); кубитальная, или кубитус (cubitus, *Cu*); анальная, или аналис (analis, *A*).

Однако эти жилки составляют лишь исходную, или основную, схему. В процессе эволюции жилкование подвергается существенным изменениям — упрощению или усложнению. В частности, могут появляться дополнительные ветви на субкосте, радиусе и других жилках; в этих случаях их обозначают порядковой цифрой, например Sc_1, R_3 и т. д. Главная задняя ветвь радиуса, если она развита, часто называется радиальным сектором (*RS*). Кубитальных жилок может быть две — передний (*CuA*) и задний (*CuP*) кубитус, анальных — также несколько жилок (A_1, A_2 и др.). Помимо того, на задних крыльях позади анальных жилок могут быть также югальные жилки (*Ju*), входящие в состав складывающейся задней части крыльев — веера.

Промежутки между продольными жилками называются *полями*, которые обозначаются по имени проходящей спереди жилки, а именно: костальное, субкостальное, радиальное, срединное, кубитальное и анальное поля. Заключенные между поперечными жилками части обозначаются как ячейки и также имеют свою номенклатуру по прилегающим продольным жилкам. В некоторых случаях у костального края крыла близ его вершины развито плотное, темноокрашенное пятно — это крыловой глазок, или *птеростигма*.

Движение крыльев и полет. Насекомые являются первыми на земле животными, выработавшими активный полет; при этом в отличие от летающих позвоночных крылья не являются видоизменением конечностей. Следовательно, насекомые за приобретение крыльев не расплатились потерей передней пары ног. Полет — наиболее экономный способ движения, выработавшийся у насекомых в процессе их эволюции: затраты энергии в полете в два раза меньше, чем при покрытии того же расстояния с помощью ног, т. е. пешком.

Крыло прикреплено к мембране между спинкой и плейритом; при этом спинка может смещаться вверх и вниз по отношению к плейритам. Благодаря этому место прикрепления крыльев к мембране оказывается подвижным. Чуть отступя от своего места прикрепления, крыло лежит на выросте плейрита — *столбике.* Следовательно, столбик играет роль точки опоры для крыла; раз эта точка опоры располагается слегка отступя от основания крыла, крыло становится двуплечным рычагом с неодинаковой длиной плеч (см. рис. 12, *Б*).

Длинное плечо — это гребная часть крыла, лежащая кнаружи от столбика; короткое плечо — это очень небольшой участок крыла у его основания: от места прикрепления к мембране сегмента до столбика. При опускании спинки вниз ее край начинает тянуть вниз основание крыла, т. е. его короткое основное плечо. И хотя это смещение спинки очень мало, его достаточно для поднятия крыла; причина здесь в том, что плечевой рычаг имеет очень короткое основное плечо.

Здесь же у основания крыла располагается серия мелких склеритов — *сочленовных пластинок:* несколько аксиллярных и промежуточная (рис. 16). Эти пластинки играют существенную роль в работе крыльев, укрепляют основание крыла между спинкой груди и основанием жилок, обеспечивают гибкость этого сочленения и возможность складывания и расправления крыла. Из этих пластинок существенна роль двух аксиллярных: первая аксиллярная входит в состав короткого плеча крыла, а вторая аксиллярная — лежит на самом столбике. В целом создается совершенная система качания крыла на столбике с амплитудой до 180° между крайними положениями гребного рычага крыла.

Движение крыла при полете отличается большой сложностью, и роль крыльев сводится к двум задачам: удержанию тела в воздухе и движению вперед. В связи с этим крылья насекомых не могут быть уподоблены несущим плоскостям самолета; каждое крыло может рассматриваться как своеобразный пропеллер, создающий движение вперед. Следовательно, полет насекомых является пропеллирующим, что особенно характерно для высших групп — таких, как перепончатокрылые и двукрылые. Например, крыло неподвижно закрепленной пчелы или мухи описывает своим концом сложную траекторию, имеющую вид цифры 8, наклоненной верхним концом назад; при свободном движении вперед эта восьмерка растягивается и превращается в волнообразную кривую — синусоиду (рис. 17).

Достигнув высшей точки подъема, крыло опускается вниз в виде горизонтальной плоскости, поэтому создается подъемная сила, эффект работы крыла становится элеваторным. Но при опускании крыло одновременно отводится косо вперед и близ нижнего положения начинает поворачиваться вдоль своей продольной оси; в самой нижней точке оно ставится на ребро, т. е. его плоскость оказывается вертикальной. В та-

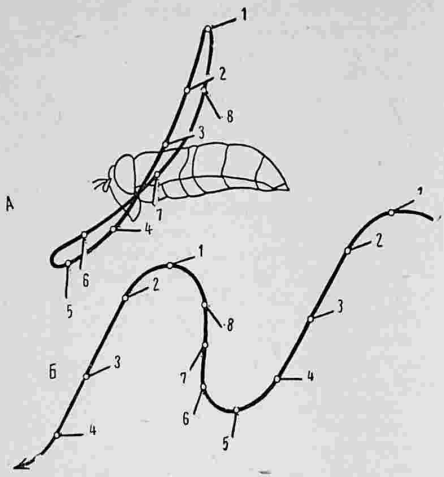


Рис. 17. Схема траектории крыла насекомого (по Залесскому с изменениями). *А* — при стоячем полете мухи-журчалки; *Б* — при полете ее вперед;
1—8 — восемь последовательных положений крыла (черная черта — его нижняя сторона, пунктир — верхняя сторона)

ком состоянии оно отводится вверх и назад, чем создается движение вперед; эффект работы крыла становится пропеллирующим. Большая частота взмахов обеспечивает слияние элеваторного и пропеллирующего эффекта в единый аэродинамический эффект, что и позволяет насекомому лететь вперед и держаться в воздухе.

Движение крыльев в полете обеспечивается координированной работой системы мышц, совместно образующих крыловой мотор. Основная энергия дается мощной мускулатурой *непрямого* действия, т. е. мышц, лишенных непосредственного соединения с крылом, а вызывающих лишь смещение спинки грудного сегмента, что и приводит в движение крыло, как указывалось выше (рис. 18, *А, Б*). Мускулатура непрямого действия состоит из двух систем — дорсовентральной и продольной. Мышцы первой идут от спинки вниз к стерниту груди и к основанию ног; при сокращении они притягивают спинку к грудке и тем самым вызывают подъем гребной части крыла вверх (рис. 18, *Б*) яв-

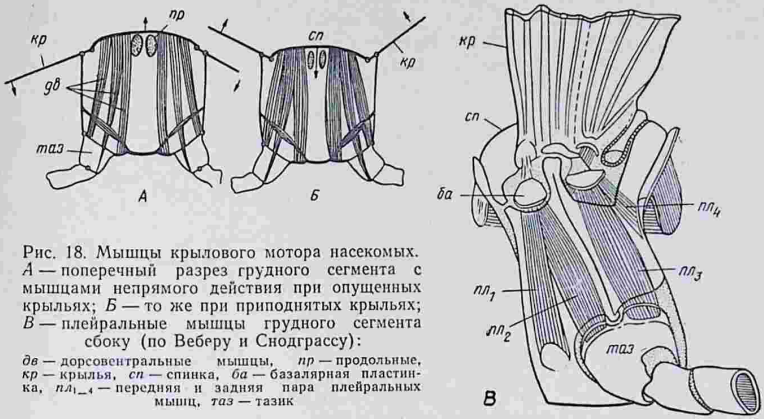


Рис. 18. Мышцы крылового мотора насекомых. *А* — поперечный разрез грудного сегмента с мышцами непрямого действия при опущенных крыльях; *Б* — то же при приподнятых крыльях; *В* — плейральные мышцы грудного сегмента сбоку (по Веберу и Снодграссу):

дв — дорсовентральные мышцы, *пр* — продольные, *кр* — крылья, *сп* — спинка, *ба* — базалярная пластинка, $пл_{1-4}$ — передняя и задняя пара плейральных мышц, *таз* — тазик

ляясь, следовательно, леваторами крыла (musculi levatores). Мышцы продольной системы частью натянуты между фрагмами, частью своим передним концом прикрепляются к спинке грудного кольца. Сокращение этих мышц приводит к некоторому сближению фрагм в сегменте за счет изгиба спинки вверх и увеличения ее кривизны; это вызывает подъем короткого плеча крыла, что и приводит к опусканию его гребной части вниз (рис. 18, *А*). Следовательно, мышцы продольной системы играют роль опускателей, или депрессоров крыла (musculi depressores).

Таким образом, мышцы непрямого действия обеспечивают движение крыльев вверх и вниз. Однако этого недостаточно для полета. Выше было сказано, что крыло во время полета поворачивается и вдоль своей продольной оси, становясь при этом на ребро, а также отводится вперед и назад. Это обеспечивается мускулатурой *прямого* действия, представленной плейральными мышцами (musculi pleurales) — передней и задней группой (рис. 18, *В*), идущей к основанию крыла. Передняя пара связана с так называемой базаларной пластинкой (расположена впереди столбика) и при сокращении тянет костальный край крыла вниз; задняя пара связана с сочленовными пластинками крыла позади столбика и при сокращении тянет задний край крыла вниз или участвует в складывании крыла. С помощью плейральных мышц при полете создается пропеллирующий эффект.

Одной из самых совершенных форм полета является так называемый стоячий полет, характерный для многих мух; насекомое «непод-

вижно» держится в воздухе в одной точке. Достигается это тем, что снимается пропеллирующий эффект — путем опускания крыльев отвесно вниз, т. е. без отведения их косо вперед.

Совершенный полет требует слияния элеваторного и пропеллирующего эффекта; это обеспечивается повышением частоты взмахов крыльями. Некоторые насекомые в этом отношении достигают поразительных показателей; например, крыло мухи совершает 300 колебаний в секунду, у настоящих комаров — 500—600 колебаний, а у мельчайших комаров-мокрецов — даже до 1000. Однако дневные бабочки совершают всего лишь 5—10 взмахов в секунду.

Скорость полета составляет у шмеля 18 *км* в час, у бабочки-бражника — 54 *км*, а у стрекозы — до 96 *км*; однако если отнести эту скорость к длине тела, то она будет более чем в 5—6 раз превышать относительную скорость современного самолета.

Особым приспособлением к нормальной работе крыльев при высоком ритме их работы или при большой их величине является образование на них птеростигмы; она есть у стрекоз, сетчатокрылых, перепончатокрылых и др. Оказалось, что птеростигма устраняет вредную вибрацию крыльев, которая в аэродинамике обозначается термином фляттер. Устранение фляттера у современных скоростных самолетов достигнуто аналогичным способом — установкой на переднем крае у конца крыла особого утяжеления. Совершенствование полета насекомых сопровождается также перемещением продольных жилок к переднему, или костальному, краю крыла; такая *костализация* жилкования способствует укреплению переднего края крыльев, улучшает их аэродинамические показатели и отличает высшие семейства и подотряды насекомых от низших.

Взлет насекомых происходит у разных представителей по-разному — в зависимости от величины тела, частоты взмахов крыльев, воздействия внешней среды. Многие используют для взлета прыжок; таковы саранчовые, кузнечики и другие прямокрылые, цикады и листоблошки из равнокрылых, земляные блошки из жуков. При большой площади крыла и низком ритме взмахов эффект взлета может быть достигнут от одного взмаха, например у дневных бабочек. Но при высоком ритме взмахов необходимо приспособление для подготовки к включению крыльев сразу на полную частоту, иначе подъемный эффект не будет достигнут. Таким включающим и стимулирующим аппаратом у двукрылых являются *жужжальца* — сильно измененные рудименты задних крыльев в виде тонкой, вздутой на конце палочки. Они способны колебаться с большой скоростью — свыше 300 качаний в секунду, что и обеспечивает соответствующую настройку нервной системы и включение в работу крыльев. Но, помимо того, жужжальца в полете играют и роль своеобразного жироскопа; их маятникообразные коле-

бания на высокой частоте стабилизируют равновесие насекомого в полете.

Стимуляционное действие может оказывать и такой внешний фактор, как ветер; установлено, что у саранчи на голове есть особые группы волосков, которые стимулируют полет, если на них направлен ток воздуха.

Эффективная работа крыльев в полете была бы невозможна без участия нервной системы и органов чувств; среди последних важную роль играют механорецепторы (см. стр. 93), расположенные на крыльях и усиках. Нижняя сторона крыльев снабжена колоколовидными сенсиллами, сигнализирующими о нагрузке на крылья, что важно при осуществлении маневров и стабилизации положения тела в полете. На усиках расположены два типа механорецепторов — чувствительные волоски на конце жгутика и Джонстонов орган на втором членике. В полете кончик жгутика колеблется с той или иной силой и амплитудой в зависимости от направления и скорости полета; этим путем измеряется и регулируется скорость, стабилизируется курс полета.

В целом полет представляет собой весьма сложную и совершенную функцию насекомых.

Эволюция полета и крыльев. Как показал А. В. Мартынов, крылатые насекомые подразделяются на две группы: одни держат крылья в покое распростертыми в стороны или отгибают назад и не способны их компактно укладывать вдоль тела, другие приобрели способность плотно складывать крылья вдоль тела, и благодаря этому такие насекомые в покое имеют компактное, обтекаемое тело. Первые обозначены как *древнекрылые* насекомые (Palaeoptera), из них в настоящее время сохранились лишь два отряда — поденки *(Ephemeroptera)* и стрекозы *(Odonatoptera)*, но в палеозойскую эпоху были и другие отряды, нацело вымершие; вторые названы *новокрылыми* (Neoptera), к ним относятся все остальные многочисленные отряды крылатых насекомых.

Способность складывать крылья вдоль тела возникла у новокрылых благодаря появлению в их крыльях новообразования — югальной области; это особая подгибающаяся складка, расположенная у основания обеих пар крыльев сзади, позади анальных жилок (рис. 16). Появление этой югальной области, а вместе с ней и способности складывать крылья вдоль тела, оказалось весьма крупным прогрессивным преобразованием крылатых насекомых, сделало их тело обтекаемым и способным использовать новые убежища для жизни — под растительными остатками, под камнями, в толще травостоя, в различных щелях и пр. Все это открыло перед насекомыми совершенно новые возможности для бурного расцвета и прогрессивной эволюции и поставило их на более высокую ступень развития; в целом возникновение новокрылых явилось таким коренным эволюционным преобразованием, которые

акад. А. Н. Северцов обозначал в теории эволюции понятием ароморфоз.

Существенной стороной в эволюции полета и в изменениях крыльев оказалось и то обстоятельство, какую роль в полете играют та и другая пары крыльев. Как показал Б. Н. Шванвич, по участию в полете крыльев и их крыловой мускулатуры, или крылового мотора, различаются три группы насекомых: *бимоторные*, т. е. использующие при полете в одинаковой степени обе пары крыльев; *переднемоторные* — использующие преимущественно или исключительно переднюю пару крыльев, и *заднемоторные* — использующие в полете задние крылья.

При характеристике строения и типов крыльев уже указывалось, что у некоторых насекомых передние крылья приобретают покровную функцию и превращаются в надкрылья. В связи с этим летательная функция целиком или в значительной мере переходит к задним крыльям, усиливается их мускулатура и такие насекомые становятся заднемоторными. К их числу относятся отряды прямокрылых, жуков и их родичи. У заднемоторных возникает функционально двукрылый полет.

Бимоторное состояние характерно для стрекоз и некоторых низших сетчатокрылых; в целом оно характеризует примитивные группы или примитивное состояние полета. Зато широко распространена переднемоторность. Она сопровождается объединением в работе передних и задних крыльев; между ними возникают различные сцепочные приспособления, которые приводят в конце концов также к функциональной двукрылости: обе пары действуют уже как одна пара. Благодаря этому основная нагрузка при полете переходит к передней паре крыльев, возникает переднемоторное состояние. Все это ведет постепенно к ослаблению задней пары крыльев и, наконец, к их исчезновению: функциональная двукрылость переходит в морфологическую, что свойственно отряду двукрылых *(Diptera)*.

Таким образом, развитие и совершенствование крыльев насекомых шло в направлении выработки двукрылого полета; в одних случаях это достигалось путем выключения из полета передних крыльев, в других — путем ослабления или атрофии задних крыльев. На это явление впервые обратили внимание Б. Н. Шванвич и Б. Б. Родендорф; последний обозначил его как диптеризацию. Отсюда этот процесс развития полета был назван как *принцип диптеризации* или принцип Родендорфа — Шванвича.

БРЮШКО

Брюшко, или абдомен (abdomen), является третьим отделом тела, состоит из серии более или менее сходных сегментов и у взрослых насекомых лишено ног (рис. 19). Сегменты брюшка, или *уромеры* (urome-

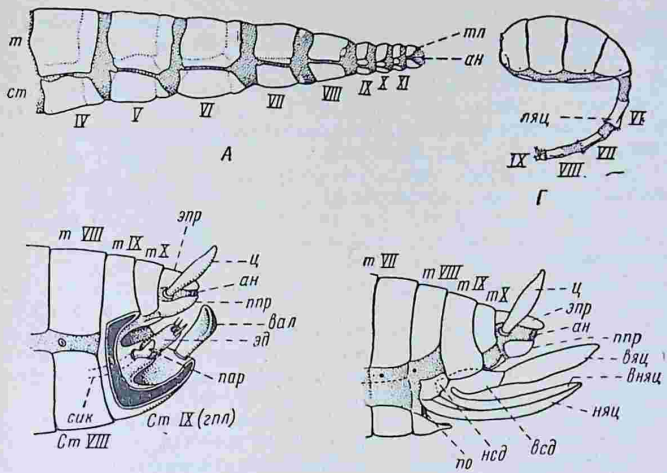


Рис. 19. Строение брюшка и его придатков (по Веберу и Снодграссу). *А* — часть брюшка бессяжкового *Eosentomon*; *Б* — вершина брюшка самца с гениталиями; *В* — то же у самки с яйцекладом; *Г* — брюшко комнатной мухи с ложным яйцекладом:

т — тергит, *ст* — стернит, *тл* — тельсон, *ан* — анальное отверстие, *ц* — церк, *эпр* — эпипрокт, *ппр* — паропрокт, *эд* — эдеагус, *пар* — парамера, *вал* — вальва, *гпл* — гениталии пластинка, *сик* — семяизвергательный канал, *ляц* — ложный яйцеклад, *вяц* — верхняя створка яйцеклада, *вняц* — внутренняя створка яйцеклада, *няц* — нижняя створка яйцеклада, *всд* — верхний створкодержатель, *нсд* — нижний створкодержатель, *по* — половое отверстие, *IV—XI* — соответствующие сегменты брюшка

res), устроены значительно проще грудных и состоят из верхнего полукольца — тергита и нижнего полукольца — стернита; верхнее и нижнее полукольца соединены по бокам тела мягкими плейрами. Обособленных твердых плейральных склеритов, как в груди, здесь нет.

Строение брюшка. В своем исходном состоянии брюшко состоит из 11 сегментов и хвостового компонента — *тельсона* (telson); но в таком виде брюшко сохранилось лишь в отряде бессяжковых *(Protura)* из первичнобескрылых насекомых (рис. 19, *А*) и у зародышей. У других насекомых происходит олигомеризация брюшка, число видимых сегментов в нем сокращается сначала до 9—10, а в высших группах даже до

4—6 (некоторые перепончатокрылые и двукрылые). Сокращение числа сегментов происходит за счет утраты или сильного изменения вследствие смены функции вершинных сегментов, но также и за счет редукции I сегмента; иногда X сегмент остается, но сильно сокращаются или исчезают некоторые предшествующие ему сегменты. Вследствие указанных обстоятельств истинный порядковый номер сегментов далеко не всегда совпадает с фактическим.

В разделе о строении груди уже указывалось, что I сегмент брюшка стебельчатых перепончатокрылых (пчелы, осы, муравьи и др.) вошел в состав груди, образуя промежуточный сегмент, или проподеум; следовательно, фактически первый сегмент брюшка у таких насекомых в действительности есть II сегмент.

Очень часто в брюшке утрачивается соответствие между числом тергитов и стернитов: первых на 1—3 может быть больше, чем вторых; например, у прямокрылых I стернит редуцирован, а X и также IX стернит утрачены, поэтому число видимых стернитов у них равно 7—8, а тергитов — 10. В целом олигомеризация брюшка слабее выражена у низших отрядов и усиливается в высших группах насекомых.

На VIII и IX сегментах брюшка находятся наружные половые придатки, или *гениталии*; к их числу относится у самца *копулятивный* орган и у самки ряда насекомых *яйцеклад* (рис. 19, *Б, В*). В соответствии с этим указанные сегменты называются половыми, или *генитальными*; предшествующие им I—VII сегменты получили название *прегенитальных*, а X и XI — *постгенитальных*.

Прегенитальные сегменты обычно не имеют каких-либо особенностей и не специализованы. Следует лишь отметить, что у стебельчатых перепончатокрылых брюшко отделено от груди тонким стебельком; если этот стебелек длинный (многие осы, муравьи, наездники), такое брюшко называют стебельчатым, если короткий (пчелы, некоторые осы) — висячим. Другие перепончатокрылые, у которых стебелька нет (пилильщики и рогохвосты), имеют сидячее брюшко, как и большинство остальных насекомых.

Постгенитальные сегменты представлены лишь в низших отрядах. Их XI сегмент сокращен в размерах, его тергит лежит над анальным отверстием и образует *анальную пластинку*, или эпипрокт, а остатки стернита образуют *парапрокты* — пару пластинок по бокам анального отверстия; X сегмент в этом случае представлен хорошо выраженным тергитом. У тараканових, однако, эпипрокт слит с X тергитом и это комплесное образование также называют анальной пластинкой. На генитальных сегментах особо сильное развитие приобретает VIII или IX стернит, которым нередко и заканчивается брюшко снизу; этот стернит обычно называется *генитальной пластинкой*. У самца генитальная пластинка образована IX стернитом и нередко обозначается как *гипан-*

дрий (hypandrium); у самки генитальная пластинка образована VIII стернитом или замещена VII стернитом. В высших отрядах все эти структуры не выражены или сильно преобразованы.

Придатки брюшка. В зародышевом состоянии брюшные сегменты имеют зачатки конечностей, но в последующем развитии насекомого эти зачатки либо исчезают, либо некоторые из них преобразуются в органы с новой функцией. Такими видоизмененными остатками брюшных конечностей являются *церки, грифельки, яйцеклад* прямокрылых, *жало* перепончатокрылых. Но у бессяжковых сохранились на I—III сегментах брюшка остатки брюшных ног.

Следует отметить, что у зародыша хвостовой компонент, или тельсон, лишен зачатков конечностей и, следовательно, не может считаться истинным сегментом; однако иногда тельсон рассматривают как XII сегмент.

Церки представляют собой придатки XI сегмента и при исчезновении последнего перемещаются на X сегмент. Они свойственны многим низшим группам насекомых — таким, как часть первичнобескрылых, древнекрылые и отряды таракановые, прямокрылые и их родичи. У тараканових *(Blattoptera)*, поденок *(Ephemeroptera)*, щетинохвосток *(Thysanura)* церки имеют вид пары мягких длинных членистых придатков. У прямокрылых *(Orthoptera)* они обычно одночленисты и играют роль органов, позволяющих самцу удерживать самку при спаривании. У уховерток *(Dermaptera)* церки превращены в сильные нечленистые клещи — орган защиты и нападения.

Грифельки представляют собой пару небольших удлиненных нечленистых придатков на IX стерните брюшка самца у тараканов, кузнечиков и некоторых других прямокрылообразных *(Orthopteroidea)*. Но в отрядах щетинохвосток *(Thysanura)* и двухвосток *(Diplura)* из первичнобескрылых грифельки часто развиты на многих сегментах: с I—II до VII или IX; грифельки здесь играют роль опорных выступов, которые поддерживают брюшко на некотором расстоянии от субстрата и, подобно полозьям салазок, облегчают скольжение тела по поверхности при движении насекомого. У щетинохвосток из семейства махилид *(Machilidae)* такие грифельки есть и на тазиках средних и задних ног. В целом присутствие грифельков на брюшных стернитах свидетельствует об одном из ранних этапов утраты брюшком ходильных ног; как оказалось, тазики, или коксы, брюшных конечностей вошли в состав стернитов брюшка, а телоподит полностью исчез. У тараканов и кузнечиков грифельки еще сохранились на IX стерните самца и личинок обоих полов, но у громадного большинства насекомых они полностью исчезли. Из сказанного ясно, что брюшные стерниты являются комплексным образованием, т. е. коксостернитами, и, следовательно, не вполне гомологичны стернитам груди.

Яйцеклад (рис. 19, *В*) составляет у прямокрылых *(Orthoptera)*, их родичей и некоторых других насекомых гениталии самки и служит для откладки яиц. Он имеет парную природу, хотя внешне часто выглядит непарным, как, например, у кузнечиков. У последних он состоит из пары нижних створок — выростов VIII стернита брюшка и пары разветвленных надвое выростов IX стернита; верхняя пара ветвей образует верхнюю пару створок яйцеклада, а нижняя пара ветвей — внутреннюю пару створок. Такой яйцеклад и его модификации получили название ортоптероидного — по имени отряда прямокрылых, или *Orthoptera*.

У паразитических перепончатокрылых *(Hymenoptera)*, как наездники, он сохранил ортоптероидную природу и также состоит из трех пар створок, но у жалящих перепончатокрылых, как пчелы, осы и муравьи, он превратился в орган защиты и нападения — жало, снабженное протоком ядовитой железы. У большинства остальных насекомых ортоптероидный яйцеклад утрачен, но потребность в органе со сходной функцией может появиться вновь; однако вследствие необратимости эволюционного процесса (принцип Л. Долло) возникает совсем иной — вторичный, или ложный, яйцеклад, как у некоторых жуков *(Coleoptera)* и двукрылых *(Diptera)*. Такой вторичный яйцеклад образуется из сильно уменьшенных в диаметре вершинных колец брюшка, вдвигающихся друг в друга, подобно частям телескопа (рис. 19, *Г*); поэтому он иногда называется телескопическим яйцекладом.

Гениталии самца (рис. 19, *Б*) представлены весьма разнообразными структурами, но вследствие недостаточной изученности и сложности строения происхождение их частей не всегда выяснено. В общем на конце брюшка самца располагается копулятивный аппарат, служащий для введения при спаривании в половые пути самки сперматозоидов, а также нередко и для удержания самки; входящие в этот аппарат части обычно сильно склеротизованы и нередко образуют сложные структуры. Почти всегда хорошо выражен копулятивный орган, или *фаллус* (phallus), называемый также *эдеагусом* (aedeagus); его срединная, обычно непарная склеротизованная часть называется также *пенисом* (penis), хотя этим термином иногда обозначается и эдеагус в целом. У поденок *(Ephemeroptera)* и у части уховерток *(Dermaptera)* пенис, однако, парный. На основании эдеагуса расположена пара боковых лопастевидных образований — *парамеры* (parameres).

Природа всех этих образований неясна и спорна; одни авторы считают их вторичными, не имеющими отношения к конечностям гениталь ных сегментов, другие рассматривают их как производное разветвленных парных выростов IX стернита, входящих у самки в состав яйцеклада (см. выше). Большое разнообразие структур копулятивного аппарата самца широко используется в современной систематике для

различения видов, родов, семейств и даже отрядов. Нередко внешне одинаковые особи оказываются по структуре гениталий самца или самки хорошо различающимися видами. Очевидно, морфологическая дивергенция признаков при видообразовании у насекомых часто начинается с полового аппарата.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, рассмотрение особенностей наружного строения тела насекомых показало, что они отличаются большим разнообразием морфологических структур, но сохранили общий план строения — подразделение тела на три отдела, присутствие трех пар грудных ног и многочленикового брюшка, лишенного ног, развитие у большинства крыльев. Большое морфологическое разнообразие насекомых было достигнуто путем изменений в строении ротовых органов, груди, ног, крыльев, брюшка и других структур. Одни из этих изменений эволюционно возникали вследствие специализации и расхождения признаков, т. е. по дарвиновскому *принципу дивергенции*; в других случаях сходные по функциям органы возникали разными эволюционными путями, т. е. по *принципу конвергенции*.

Те или иные преобразования органов часто достигались вследствие действия *принципа смены функции*, часто называемого также принципом А. Дорна — по имени известного немецкого ученого-эволюциониста; смена функций облегчает возникновение новых органов за счет преобразования уже имеющихся. Ряд существенных морфологических изменений и усовершенствований достигнут вследствие сокращения числа метамерных образований, т. е. в результате действия *принципа олигомеризации*, установленного В. А. Догелем — виднейшим советским ученым-зоологом. Весьма существенное значение в эволюционных судьбах насекомых сыграли такие коренные преобразования, как возникновение крыльев, с одной стороны, и способность складывать крылья — с другой; эти коренные усовершенствования морфологии отражают эволюционный *принцип ароморфоза* акад. А. Н. Северцова. Наконец, нельзя не отметить, что эволюция насекомых дает примеры и известного *принципа необратимости эволюционного процесса*, или принципа Л. Долло — по имени известного бельгийского ученого-эволюциониста.

Таким образом, огромное разнообразие морфологических особенностей насекомых было достигнуто ими различными эволюционными путями и на основе действия различных эволюционных закономерностей, или принципов. Это обеспечило насекомым возможность выработки новых функций и новых органов, успешно приспосабливаться к новым условиям жизни и достичь того необычайного разнообразия форм

жизни и видового состава, которое ныне составляет их характерное свойство.

Итак, морфология изучает особенности и закономерности строения тела, уясняет черты эволюции насекомых, филогенетическое родство их между собой и с другими беспозвоночными и служит важной базой для систематики и других разделов общей энтомологии. Знание морфологии необходимо также для успешной разработки и применения мер борьбы с вредными видами, для понимания особенностей наносимых ими повреждений и пр.

АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ

Морфологические и физиологические явления, форма и функция, обусловливают взаимно друг друга.

Ф. Энгельс[1]

Каждый животный организм представляет собою сложную обособленную систему, внутренние силы которой каждый момент... уравновешиваются с внешними силами окружающей среды.

И. П. Павлов

---

[1] Ф. Энгельс. Диалектика природы. Госполитиздат, М., 1969, стр. 268.

КОЖНЫЕ ПОКРОВЫ И ИХ ПРОИЗВОДНЫЕ

Кожа. Кожа насекомых (рис. 20) состоит из трех основных слоев: *кутикулы, гиподермы* и *базальной перепонки.*

Кутикула составляет наружную часть кожи, не имеет клеточного строения и представляет собой в основном продукт выделения гиподермы. Как уже указывалось раньше, кутикула образует наружный скелет насекомых, служит опорой для прикрепления мышц и, следовательно, выполняет механическую функцию; эта функция проявляется также и в том, что кутикула играет роль механической защиты тела от внешних воздействий. В своей основе кутикула эластична и гибка, но очень часто она подвергается уплотнению, или склеротизации.

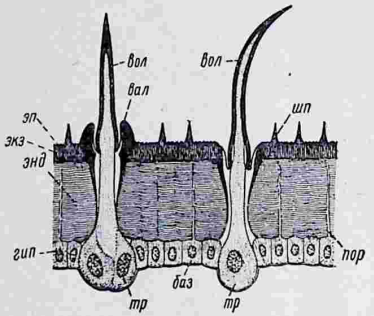


Рис. 20. Схематический разрез кожи насекомого (по Веберу):

вол — волосок, *вал* — кольцевой валик у основания волоска, *шп* — шипик, *эп* — эпикутикула, *экз* — экзокутикула, *энд* — эндокутикула, *пор* — поровой каналец, *гип* — гиподерма, *тр* — трихогенная (образующая волосок) клетка, *баз* — базальная перепонка

Кутикула имеет тонкое гистологическое строение, слоиста и подразделяется на два основных слоя — наружный и внутренний. Наружный слой, или *эпикутикула,* очень тонка, толщиной всего лишь в 1—4 *мк,* но сама также слоиста; в ней различают до 2—5 слоев. Она хорошо развита у наземных насекомых, непроницаема для воды и плохо смачивается водой, т. е. гигрофобна, что имеет большое значение в жизни насекомых; несмачиваемость позволяет избежать воздействия сил поверхностного натяжения при контакте с водой, что особенно важно для мелких насекомых, а непроницаемость препятствует высыханию тела в

воздушной среде. Гигрофобность эпикутикулы объясняется присутствием в ее составе воска и липоидов; нарушение целостности эпикутикулы (например, при механическом повреждении ее порошком мела и другими веществами) вызывает резкое возрастание потери воды организмом, а также облегчает проникновение ядовитых веществ. У почвенных и водных насекомых эпикутикула или не выражена, или лишена воскового слоя.

Внутренний слой, или *прокутикула*, во много раз толще эпикутикулы, достигает толщины в несколько сот микронов. Она может быть мягкой и прозрачной и тогда не дифференцирована на два слоя; но очень часто наружная ее часть сильно склеротизуется, т. е. становится твердой и темной, образуя янтарного цвета *экзокутикулу*, тогда как внутренний слой сохраняет свои свойства неизмененными и называется *эндокутикулой*. Биохимическую основу прокутикулы составляют хитин и белки. Хитин содержится в количестве 25—60%, является высокомолекулярным полимером из числа азотистых полисахаридов. Он очень стоек к химическим воздействиям, нерастворим в щелочах и в органических растворителях — таких, как спирты, эфиры и пр.; слабые кислоты на него не действуют, но сильные кислоты растворяют. Белок прокутикулы может образовывать соединения с дубильными веществами, например хиноном; такой задубленный белок отличается плотностью, темным цветом и лишен гибкости, благодаря чему кутикула становится склеротизованной. Склеротизация наружного слоя прокутикулы и способствует дифференцировке ее на два слоя — темную экзокутикулу и светлую эндокутикулу. Чем тверже кутикула, тем она темнее окрашена. Твердость ее разнообразна: у большинства жуков и у ряда других насекомых кутикула сильно склеротизована, образует на теле твердый панцирь, но у личинок и таких мелких насекомых, как тли, она очень гибкая. Такая же гибкость свойственна кутикуле в местах сочленения, что обеспечивает необходимую подвижность и сгибаемость тела.

Прокутикула пронизана тончайшими, менее 1 *мк* в диаметре, поровыми канальцами, которые тянутся от гиподермы до эпикутикулы и содержат отростки плазмы гиподермальных клеток. Число поровых канальцев громадно и на каждый квадратный миллиметр кожных покровов приходятся многие тысячи их. Они служат путями, по которым происходит продвижение веществ из гиподермы к эпикутикуле и к поверхности экзокутикулы.

Вопрос о проницаемости кутикулы имеет существенное значение для понимания взаимоотношения насекомых со средой и при химической борьбе с ними. Выполняя защитную механическую функцию, кутикула вместе с тем играет и роль физиологического барьера: она препятствует испарению воды из организма и проникновению в него ядов. Но те

органические яды, которые растворимы в жирах (например, ДДТ и ГХЦГ), легко проникают через кутикулу в организм при контакте насекомого с ядом; объясняется это присутствием в кутикуле липоидов, которые не являются для таких ядов барьером.

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

Базальная перепонка подстилает гиподерму, очень тонка и нередко различается с трудом; она не имеет клеточной структуры, но, видимо, происходит из кровяных клеток.

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

Придатки кожи разнообразны и подразделяются на два основных типа — скульптурные и структурные образования. К числу *скульптурных придатков* относятся чисто кутикулярные образования, без участия гиподермы. Это разнообразные шипики, или хетоиды, а также бугорки, покрывающие тело насекомого; к скульптурным образованиям относятся также бороздки и вдавленные точки на кутикуле. В целом скульптурные образования на кутикуле весьма характерны для насекомых; ее плотная поверхность благоприятствует развитию скульптур, и многие виды насекомых хорошо различаются между собой по особенностям скульптуры поверхности тела.

Структурные образования являются уже производными кожи в целом, т. е. ее кутикулы и гиподермы. Наиболее обычны волоски и щетинки, объединяемые под общим названием *хеты* (chaetae); первые более тонки и по всей длине одинаковой толщины, вторые к основанию несколько утолщены, но по строению те и другие одинаковы и обычно происходят из двух клеток гиподермы. Нередко волоски образуют на теле густой покров, например, у ночных бабочек, шмелей, у некоторых обитателей пустынь, что, несомненно, играет определенную роль в регуляции температуры тела; в других случаях волоски или щетинки разбросаны поодиночке, играют роль чувствительных придатков, к ним присоединяется нервная клетка. Нередко на теле, особенно на ногах, расположены шипы и шпоры — сильные выступы, выложенные изнутри гиподермой; это уже многоклеточные образования, причем одни из них фиксированы на теле неподвижно, другие же сочленены подвижно. Расположение волосков, щетинок и шипов на теле нередко является наследственно постоянным и в этих случаях используется в систематике насекомых. Отдельные волоски и щетинки становятся важным диагностическим признаком, например у гусениц бабочек, у многих мух и других

насекомых; в связи с этим возникло понятие о *хетотаксии*, т. е. о номенклатуре и расположении волосков, щетинок и шипов на теле.

Видоизменение хет составляют *чешуйки* бабочек, покрывающие их крылья (см. рис. 135) и отчасти тело. Это пластинчатые образования разнообразной, иногда причудливой формы; располагаются они черепицеобразно. Чешуйки встречаются также и у немногих других групп насекомых, например на теле у жуков-долгоносиков, некоторых первичнобескрылых (*Apterygota*) и др.

Эндоскелет представляет собой серию внутренних выростов кутикулы, служащих для прикрепления мышц и поддержки некоторых внутренних органов. В сущности, эти внутренние выросты аналогичны наружным придаткам кожи и образуют внутренний каркас тела; отдельные элементы такого каркаса называются *аподемами*. Особенно сильно эндоскелет развит в голове и в груди (рис. 12), обеспечивая прочность этих отделов тела и надежную фиксацию ротовых органов и крыльев. Эндоскелет головы обозначается общим понятием *тенторий*.

Кожные железы у насекомых разнообразны — восковые, пахучие, ядовитые, лаковые, отпугивающие и пр. Они могут быть одно-, двуили многоклеточными. Восковые железы свойственны, например, тлям, кокцидам, пчелам; у тлей и кокцид эти железы расположены по всему телу, а у пчел — на некоторых стернитах брюшка. Некоторые тропические червецы выделяют лак, используемый как ценное техническое сырье. Пахучие железы особенно характерны для клопов, располагаются у них на груди или брюшке. Ядовитые кожные железы свойственны, например, гусеницам некоторых бабочек и располагаются у основания волосков. Отпугивающие железы известны, например, у жуков-бомбандиров (см. стр. 82). Шелкоотделительные, или прядильные, железы у личинок чешуекрылых, ручейников и перепончатокрылых представляют собой видоизменение слюнных желез, но их выделения служат как бы дополнительным покровом. Но у некоторых насекомых есть специальные прядильные кожные железы, например на передних лапках у эмбий (*Embioptera*).

Окраска тела у насекомых разнообразна, нередко весьма характерна и подразделяется на два типа — пигментную, или химическую, и структурную, или физическую. Пигментная окраска зависит от наличия соответствующего пигмента, т. е. красящего вещества, которое может располагаться в кутикуле, в гиподерме или в крови и жировом теле. Кутикулярная окраска довольно стойка и обычно мало меняется после смерти насекомого, ввиду того что при этом кутикула сама по себе почти не изменяется; и, наоборот, гиподермальная окраска посмертно очень изменяется вследствие разложения гиподермы. Основной пигмент насекомых — меланины — сложные вещества белкового характера; меланины принадлежат к кутикулярным пигментам, отличаются многооб-

разием оттенков — от желтых и светло-бурых до черных, и представляют собой продукт обмена веществ. Они поглощают солнечные лучи и в связи с этим имеют значение в поддержании температуры тела и в изменении активности насекомых.

Широко распространены также каротиноиды, определяющие желтые и красные окраски тела преимущественно растительноядных насекомых. Их источником служит каротин растений и близкие пигменты, которые в мало измененном виде отлагаются в кожных покровах и могут находиться также в крови насекомых. Так, красные личинки колорадского жука имеют в своей крови каротин, т. е. заимствованный от растений пигмент; заимствованные пигменты наблюдаются и у других насекомых. Но травянисто-зеленая окраска многих насекомых обусловлена не хлорофиллом растений, а зеленым пигментом, известным под общим названием инсектовердин, который может находиться в соединении с каротиноидами. Особую группу образуют птерины, определяющие окраску от белой и желтой до оранжевой и красной. Птерины придают соответствующую окраску крыльям ряда бабочек, но встречаются и в кожных покровах других насекомых. Это гетероциклические соединения пуринового типа, близкие к мочевой кислоте. Возможны и другие пигменты.

Структурная окраска возникает вследствие особенностей строения кутикулы и расположения на ней чешуек. Она обусловлена явлениями дифракции или интерференции, т. е. связана с особенностями разложения и отражения света. Отсюда переливчатые и металлические окраски тела ряда жуков, крыльев бабочек и других насекомых. Так, с помощью электронного микроскопа было установлено, что металлически блестящая поверхность тела жуков несет тончайшую периодическую структуру, играющую роль дифракционной решетки. Нередко действительная окраска насекомого оказывается комбинированной, т. е. результатом соединения пигментной и структурной окраски.

МЫШЕЧНАЯ СИСТЕМА

Мышечная система насекомых состоит из *соматических,* или *скелетных, мышц* и из *внутренностных,* или *висцеральных, мышц.* Те и другие относятся к типу поперечно-полосатых мышц. Высокая организация насекомых, совершенство их двигательного и ротового аппаратов, а также сложное и совершенное строение внутренних органов породили сложную и сильно дифференцированную мышечную систему. Показателем этого служит то, что в теле насекомых насчитываются многие сотни мышц, и у гусениц бабочек число их достигает 2 тыс.; однако количество и распределение мышц весьма неодинаково у разных видов насекомых.

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

Наиболее проста брюшная группа; ее основу составляют продольные, боковые и поперечные мышцы. Продольные мышцы состоят из спинных и вентральных (как на рис. 21); сокращаясь совместно, они действуют как ретракторы, т. е. укорачивают брюшко путем сближения его сегментов, но при сокращении отдельно вентральные изгибают брюшко вниз, а спинные выпрямляют его или изгибают вверх. Боковые мышцы расположены дорсовентрально и при сокращении сплющивают брюшко, обеспечивают его дыхательные движения. Поперечные мышцы участвуют в образовании верхней и нижней диафрагм, играющих важную роль в работе кровеносной системы.

Грудная группа более сложна, представлена продольными, дорсовентральными, плейральными, ножными и другими мышцами (рис. 18 и 21). Продольные, как и в брюшке, состоят из спинных и вентральных, из них первые образуют часть крыловых мышц непрямого действия. В состав дорсовентральных мышц входят леваторы крыльев, т. е. другой компонент крыловых мышц непрямого действия, а также мышцы, связанные с основанием ног. Плейральные мышцы также связаны с крыльями и конечностями, причем в первом случае они играют роль крыловых мышц прямого действия. В целом крыловые мышцы непрямого и прямого действия являются специализированным компонентом грудной группы и подробнее рассмотрены выше (см. стр. 38). Что касается головной группы, то она сложна, представлена мышцами ротовых частей, усиков и шеи.

При сокращении мышц происходит превращение химической энергии в механическую работу. Биохимическая сторона этих сокращений по акад. В. А. Энгельгардту состоит в следующем. В состав мышц входит сложный белок актомизин, обладающий сократительными свойствами, с одной стороны, и способностью катализировать гидролиз аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ) — с другой. АТФ является аккумулятором энергии и ее универсальным источником в жизненных процессах, в том числе и при работе мышц: в ее молекулах содержится запас химической энергии. Дефосфилирование АТФ, т. е. отщепление от нее при гидролизе фосфорной кислоты, сопровождается выделением энер-

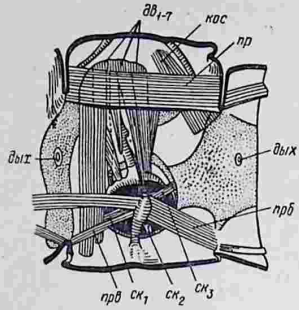


Рис. 21. Схема части мускулатуры заднегруди насекомого (по Шванвичу с изменениями):

$дв_{1-7}$ — семь дорсовентральных мышц, *дых* — дыхальце, *пр* — продольная спинная, *кос* — косая спинная, *прб* — продольная брюшная, *прв* — продольная вентральная, $ск_{1-3}$ — субкоксальные

гии, которая и используется мышцей для работы. Энергия АТФ затем немедленно восстанавливается за счет фосфорной кислоты, получаемой при разложении аргининфосфорной кислоты; последняя является фосфагеном, т. е. носителем фосфорной кислоты, и представляет собой небелковое азотистое вещество, входящее в мышечную ткань насекомых и других беспозвоночных. В синтезе АТФ участвует кислород, следовательно, дыхание является непременным процессом, обеспечивающим образование АТФ в мышцах.

Абсолютная сила скелетных мышц насекомых приближается к абсолютной силе мышц человека, но относительная сила очень велика. Известно, что насекомые могут передвигать груз, во много раз превышающий вес их собственного тела, например в 14—25 раз; с помощью прыжка прыгающие насекомые (саранчовые, цикады, блохи и др.) могут поднять и перенести свое тело на расстояние, в сотни и тысячи раз превышающее длину их тела.

Замечательным свойством мышечной системы высших групп насекомых — пчел и мух — является способность их крыловых мышц сокращаться с невероятной частотой — до 250—300, а у некоторых двукрылых даже до 1000 раз в секунду; такие мышцы получили название быстрых. Столь необычайная интенсивность функций быстрых мышц обеспечивается двумя основными обстоятельствами: большой скоростью химических процессов в мышце и умноженным ответом быстрых мышц на нервные стимулы.

Первое обстоятельство связано с особенностью дыхательной системы насекомых. Как это будет показано ниже (см. стр. 68), подача газообразного кислорода у насекомых происходит непосредственно к каждой клетке тела; вследствие этого в клетках и тканях возникают интенсивные окислительные и другие биохимические процессы. Накапливающаяся в мышцах при работе молочная кислота быстро убирается окислительным путем, а это обеспечивает интенсивное восстановление необходимого для работы фосфагена, именно аргининфосфорной кислоты. Сущность же умноженного ответа быстрых мышц на раздражение заключается в том, что эти мышцы отвечают несколькими сокращения-

ми на один нервный стимул; при этом у пчел показатель умножения равен 2—3, а мух даже 6—7. Но у насекомых с невысокой частотой крылового ритма, например 10—15 в секунду (стрекозы, саранчовые, бабочки и пр.), умноженного ответа нет.

ПОЛОСТЬ ТЕЛА, РАСПОЛОЖЕНИЕ ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ И ЖИРОВОЕ ТЕЛО

Полость тела и расположение внутренних органов. Полость тела насекомых заполнена внутренними органами и подразделена двумя тонкостенными горизонтальными перегородками — диафрагмами — на три расположенные друг под другом отдела, или синуса, что хорошо видно на поперечном разрезе (рис. 22). Верхняя диафрагма отделяет верхний, или *перикардиальный* (т. е. околосердечный), отдел; в нем располагается орган кровообращения — спинной сосуд. Нижняя диафрагма отделяет лежащий под ней нижний, или *перинейральный* (т. е. околонервный), отдел; в нем расположена часть центральной нервной системы — брюшная нервная цепочка. Между верхней и нижней диафрагмами расположен наиболее обширный средний, или *висцеральный* (т. е. внутренностный), отдел; в нем заключены органы обмена, именно пищеварительная и выделительная системы и жировое тело, а также органы размножения. Дыхательная система представлена большим числом воздухоносных трубок — трахей и трахеол, пронизывающих стенки всех внутренних органов, и не связана с каким-либо отделом полости тела. В целом внутреннее строение показано на рис. 23.

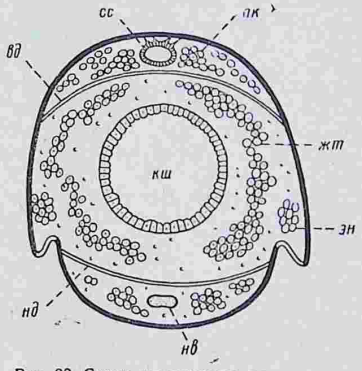


Рис. 22. Схема поперечного разреза тела насекомого (из Шванвича):

сс — спинной сосуд, *пк* — перикардиальные клетки, *вд* — верхняя диафрагма, *кш* — кишечник, *жт* — жировое тело, *эн* — эноциты, *нд* — нижняя диафрагма, *нв* — брюшная нервная цепочка

Все указанные системы органов, кроме половой, могут быть объединены как органы индивидуальной жизни: это жировое тело, пищеварительная, выделительная, кровеносная, дыхательная и нервная системы. Что касается органов размножения, то их деятельность направлена на существование не особи, а вида в целом; поэтому половая система долж-

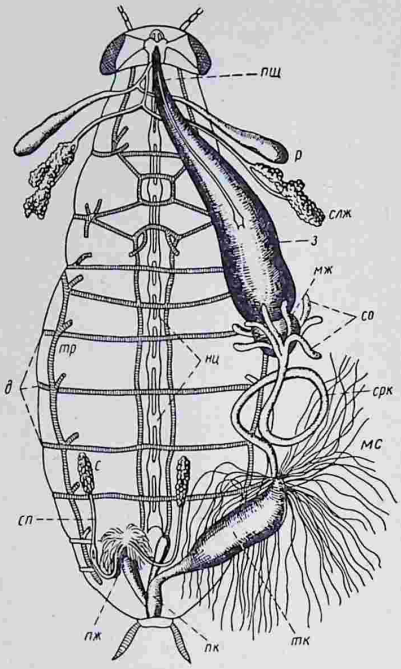


Рис. 23. Внутреннее строение самца черного таракана при вскрытии сверху (по Холодковскому):

пщ — пищевод, *р* — резервуар слюнной железы, *слж* — слюнная железа, *з* — зоб, *мж* — мышечный желудок, *со* — слепые отростки, *срк* — средняя кишка, *мс* — мальпигиевы сосуды, *тк* — толстая кишка, *пк* — прямая кишка, *нц* — брюшная нервная цепочка, *тр* — трахеи, *д* — дыхальца, *с* — семенник, *сп* — семяпроводы, *пж* — придаточные железы

на быть отнесена к органам видовой жизни.

Жировое тело. Жировое тело представляет собой рыхлую ткань, обильно пронизано трахеями и заполняет промежутки между внутренними органами преимущественно в висцеральном синусе полости тела (рис. 22); но, помимо этого, в центральной, или висцеральной, части нередко развит еще и периферический слой, лежащий под стенками тела, т. е. ближе к гиподерме. По цвету жировое тело может быть белым, желтым, оранжевым или зеленоватым. Клетки его богаты жировыми включениями (откуда оно и получило свое название) и очень близки к гемоцитам — клеткам крови насекомых. В течение индивидуальной жизни жировое тело претерпевает существенные изменения как в отношениии своего объема и содержания веществ, так и в отношении гистологического строения. У зимующих фаз насекомых оно достигает очень сильного развития.

Физиологическая роль жирового тела разнообразна, но может быть сведена к двум основным функциям: накоплению питательных материалов и поглощению продуктов обмена. В течение личиночной жизни, а иногда и во взрослой фазе клетки жирового тела обогащаются питательными резервами в виде жиров, белков и углевода—гликогена. Эти запасы затем расходуются, особенно во взрослом состоянии, но также частью в фазе куколки и ли-

чинки; большие затраты запасов происходят в период зимовки насекомого. Другая функция — поглощение продуктов обмена — является в сущности уже выделительной: клетки жирового тела накапливают соли мочевой кислоты и другие экскреты, дополняя тем самым работу мальпигиевых сосудов (см. стр. 81).

В жировом теле многих насекомых обнаруживаются также включения микроорганизмов — бактерий и грибов, которые, несомненно, являются симбионтами и участвуют в обмене веществ. Эти симбионты располагаются в определенных местах жирового тела — мицетомах. Весьма своеобразна функция жирового тела у некоторых светящихся насекомых: светящееся вещество — люциферин — находится в жировом теле или в органе свечения, обособленном из жирового тела.

Как и при работе мышц, источником энергии здесь также служит АТФ, обеспечивающая свечение люциферина.

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Пищеварительный аппарат. Пищеварительный аппарат начинается в голове ротовым отверстием и заканчивается на последнем сегменте брюшка анальным отверстием; между этими отверстиями проходит кишечный канал (рис. 23 и 24). Морфологически и по своему происхождению кишечный канал состоит из трех отделов: передней, средней, и задней кишки. Передняя и задняя кишка произошли из наружного зародышевого листа, или эктодермы, путем впячивания эктодермы при развитии зародыша; средняя кишка происходит из внутреннего зародышевого листа — энтодермы. В соответствии с этим передняя, как и задняя, кишка выложены интимой, которая является продолжением кутикулы тела; средняя кишка лишена такой кутикулярной выстилки. Длина кишечного канала различна у разных насекомых; как общее правило, она более длинна у сосущих насекомых, нежели у тех, которые питаются тканями растений или животных. У одних кишечный канал более или менее равен по длине телу, но у равнокрылых и у личинок высших мух он значительно длиннее тела.

Передняя кишка функционально и морфологически подразделяется на глотку, пищевод (см. рис. 8), зоб, мышечный желудок. Глотка и пищевод служат для проведения пищи. Зоб служит резервуаром, где происходит накопление пищи и часто представляет собой продолжение и расширение пищевода. Но у ряда насекомых, особенно сосущих, он имеет вид пузыревидного придатка, соединенного с пищеводом с помощью стеблевидного протока; эта особенность свойственна многим двукрылым и чешуекрылым. Мышечный желудок, или провентрикул (рис. 25), имеет толстые мускулистые стенки и несет изнутри силь-

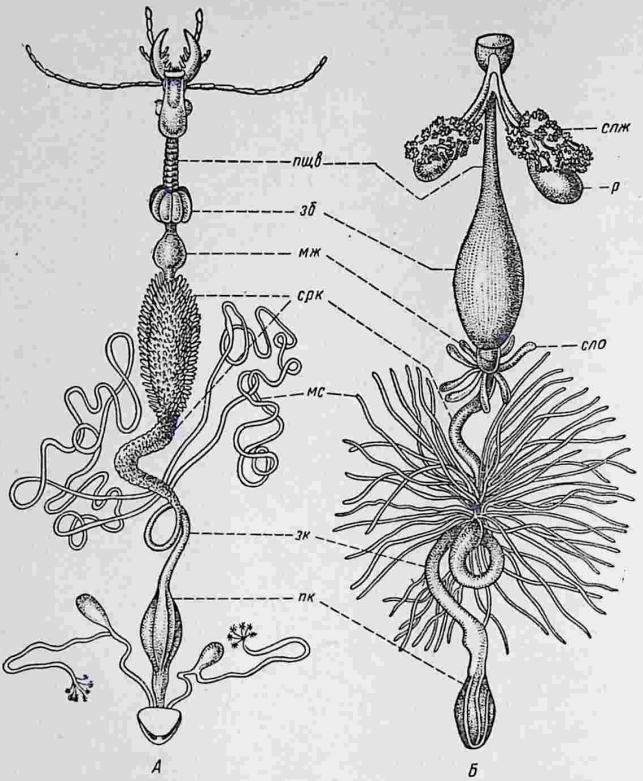


Рис. 24. Пищеварительная система. *А* — жука-жужелицы; *Б* — черного таракана (по Бейеру и Веберу):

пщв — пищевод, *слж* — слюнная железа, *р* — ее резервуар, *зб* — зоб, *мж* — мышечный желудок, *срк* — средняя кишка, *сло* — ее слепые отростки, *мс* — мальпигиевы сосуды, *зк* — задняя кишка, *пк* — прямая кишка

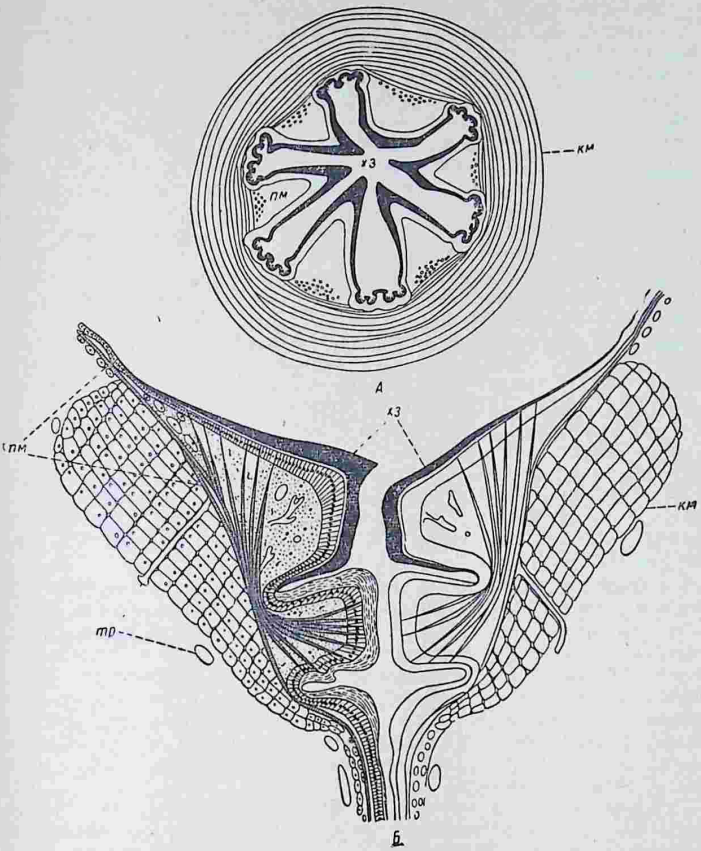


Рис. 25. Мышечный желудок черного таракана. *А* — на поперечном; *Б* — на продольном разрезе (по Эйдману):

км — кольцевые мышцы, *хз* — хитиновые зубцы, *пм* — продольные мышцы, *тр* — трахеи

ные хитиновые зубцы; его функция состоит в механической переработке пищи путем ее измельчения и в проталкивании пищи в среднюю кишку; в других случаях он отфильтровывает плотные частицы пищи от жидкой части. Он хорошо развит у прямокрылых, тараканов, жуков и других грызущих насекомых, но редуцирован у пчел и у большинства двукрылых. У многих насекомых на границе передней и задней кишки выражена кольцевая складка, свисающая в полость средней кишки; это кардиальный клапан, который, возможно, препятствует движению пищи назад из средней кишки в переднюю или регулирует его в тех случаях, когда оно происходит.

Средняя кишка не подразделяется на отделы, выложена изнутри железистым эпителием и нередко называется желудком. Форма ее довольно разнообразна: в виде недлинного прямого трубчатого или мешковидного образования, либо в виде длинной извитой трубки. Нередко она имеет, особенно в начале, несколько слепых отростков, или дивертикул, например у тараканов и саранчовых; слепые отростки, а также развитые иногда складки увеличивают поверхность эпителия средней кишки. Этот эпителий состоит из двух основных типов клеток — цилиндрических и регенеративных. Первые выделяют пищеварительные ферменты и всасывают продукты пищеварения, постоянно изнашиваются. Их возобновление происходит за счет регенеративных клеток, размножающихся постоянно и тем самым восполняющих убыль; они представлены обычно группами, нередко погруженными и тогда образующими как бы скрытые группы — *крипты*. Под эпителием располагаются мышечные стенки, состоящие из внутреннего кольцевого и наружного продольного слоя.

Функции средней кишки — выделение ферментов и всасывание продуктов пищеварения; у многих насекомых происходит также выделение перитрофической оболочки — мягкой хитиноподобной мембраны, которая отделяет пищевую массу от кишечного эпителия. Считается, что перитрофическая оболочка предохраняет стенки кишечника от повреждений грубыми частями пищи, но, кроме грызущих насекомых, перитрофическая оболочка найдена и у сосущих, например у двукрылых. Иногда средняя кишка выполняет специальные функции — служит местом запаса пищи (у клопа-черепашки и других клопов) или играет роль фильтра (у равнокрылых, см. рис. 102, *Б*).

Задняя кишка, как уже указывалось, выстлана интимой; подразделяется в большинстве на тонкую, толстую и прямую кишку. Начинается задняя кишка пилорическим клапаном, аналогичным кардиальному клапану передней кишки; сюда впадают трубчатые органы выделения — мальпигиевы сосуды (см. стр. 79), и место их впадения является показателем границы между средней и задней кишкой. В задней кишке ферменты не выделяются, но здесь возможно всасывание

пищи; важнейшая ее функция — отсасывание воды из остатков пищевой массы и вывод экскрементов наружу через анальное отверстие.

Питание, переработка пищи и пищеварение. При питании в организм насекомого поступают извне с пищей сложные высокомолекулярные вещества, обладающие большим запасом энергии. Эти вещества используются в организме для его роста и восстановления возникающих в процессе жизнедеятельности потерь. В результате использования высокомолекулярных веществ и их энергии возникают более простые низкомолекулярные вещества с незначительными запасом свободной энергии, и эти вещества удаляются из организма разными путями, в том числе и пищеварительной системой, а также выделительной и дыхательной. Так возникает *обмен веществ*, или метаболизм.

Но пищевые вещества не могут быть усвоены организмом в своем первоначальном виде; поэтому возникает необходимость в переработке пищи *механическим* и *химическим путем*. Механическая переработка состоит в размельчении ее грызущими ротовыми органами при приеме; помимо того, у ряда насекомых принимает участие и мышечный желудок.

Химическая переработка представляет собой сложный процесс, в основе которого лежат процессы гидролиза трех основных веществ пищи — белков, жиров и углеводов. Благодаря такому гидролизу высокомолекулярные вещества пищи разлагаются на более простые вещества, образующие истинные растворы и способные проникать через стенки кишечника, т. е. всасываться. Помимо того, поступающие пищевые вещества обычно не сходны по своим свойствам с соответствующими веществами тела насекомого; необходима, следовательно, и здесь химическая переработка компонентов пищи — превращение их путем гидролиза в более простые соединения и уже из них синтезирование веществ собственного тела.

Гидролиз осуществляется с помощью ферментов, или энзим, являющихся биологическими катализаторами. Основные пищеварительные ферменты делятся на три группы: протеолитические, или протеазы, расщепляющие белок пищи; липолитические, или липазы, служащие для расщепления жиров; и карболитические или карбогидразы, гидролизирующие углеводы. Каждая из этих групп содержит ряд ферментов, специализованных на гидролизе строго определенных белков, жиров и углеводов. При этом набор таких ферментов в железистой системе насекомого определяется его пищевым режимом. Так, у тараканов, которые питаются смешанной пищей, имеется набор всех трех групп ферментов, тогда как у насекомых-кровососов и хищников преобладают протеазы, а у растительноядных форм — карбогидразы. Среди карбогидраз распространены амилазы, гидролизирующие крахмал, и разнообразные глюкозидазы, расщепляющие три- и дисахара до глюкозы.

Пища при приеме смачивается выделениями слюнных желез, содержащих амилазы; под действием последних крахмал пищи расщепляется до моносахара — глюкозы $[(C_6H_{10}O_5)n+nH_2O=nC_6H_{12}O_6]$. Следовательно, пищеварение начинается уже в передней кишке. В средней кишке гидролизу подвергаются все три составные части пищи — белки, жиры и углеводы. Белки гидролизируются у насекомых серией ферментов, среди которых есть триптаза, действующая обычно в щелочной среде. Под воздействием протеолитических ферментов белки расщепляются до аминокислот. Как аминокислоты, так и моносахара уже не являются коллоидальными веществами, легко диффундируют через клеточную оболочку и всасываются стенками кишечника. Что касается жиров, то под воздействием липаз они расщепляются на глицерин и жирные кислоты, а последние со щелочами образуют соли, т. е. мыла; глицерин и мыла хорошо растворимы в воде и легко усваиваются стенками кишечника.

Помимо названных трех типов ферментов могут быть и специальные ферменты — в тех случаях, когда пища состоит из таких веществ, как древесина, воск, роговое вещество, или кератин, и пр. При этом переваривание пищи может происходить двумя способами: у одних насекомых собственными ферментами, у других — ферментами живущих в кишечнике симбионтов: бактерий и простейших. Такие микроорганизмы нередко играют большую роль и при переваривании обычной пищи. Гидролизируя пищу собственными ферментами для себя, кишечные симбионты тем самым создают возможность усвоения пищи и насекомыми-хозяевами. Проникновение симбиотических микроорганизмов в тело насекомого происходит двояко — либо извне вместе с принятой пищей, либо от матери через ее яичники, т. е. трансовариально. Кишечные симбионты найдены у личинок хрущей, у некоторых тараканов, очень характерны для термитов и пр. Термиты питаются древесиной, которая, как известно, содержит до 60% клетчатки; если простерилизовать термитов, они утрачивают способность усваивать стерильную клетчатку, но вновь приобретают эту способность при поступлении в кишечник симбионтов вместе с пищей.

Особой формой является *внекишечное,* или экстраинтестинальное, *пищеварение.* Сущность его заключается в том, что пищеварительные ферменты выводятся наружу для обработки источника пищи вне кишечника. Оно характерно для ряда хищных насекомых, но наблюдается и у некоторых растительноядных форм. Так, хищные личинки жуков божьих коровок и сетчатокрылых вводят в тело жертвы пищеварительные ферменты с помощью снабженных специальными каналами жвал; процесс переваривания содержимого жертвы происходит очень быстро и по тем же каналам происходит всасывание уже гидролизированной пищевой массы. В других случаях, например у жуков-жужелиц, пище-

варительные ферменты отрыгиваются прямо на удерживаемую челюстями жертву.

В последнее время внекишечное пищеварение открыто и у некоторых растительноядных насекомых, например у вредителей хлебных злаков — клопов-черепашек (род Eurygaster) и личинок шведской мухи. При этом в секрете слюнных желез названных насекомых, помимо карболитических ферментов, обнаружены и активные протеолитические ферменты. Так, клопы-черепашки вводят эти ферменты в зерна хлебных злаков с помощью хоботка путем прокола, тем самым производят биохимические изменения в содержимом зерна, которое затем и всасывается. В сущности близкое явление наблюдается у малярийного комара и некоторых других кровососов, которые вводят в ранку вещества, препятствующие свертыванию крови — антикоагулянты.

Всасывание средней и задней кишкой продуктов гидролиза является важнейшим процессом, подготовленным всей предшествующей деятельностью пищеварительной системы. Оно обеспечивается тем, что постоянный гидролиз создает в кишке повышенную концентрацию аминокислот, сахаров, омыленных жирных кислот и глицерина; это создает разность осмотического давления в просвете кишечника и в его стенках и способствует поглощению последними продуктов гидролиза.

Несмотря на многообразие ферментов и нередко значительную длину кишечника, экскременты насекомых, особенно растительноядных, содержат большое количество непереваренных веществ. Так, клетчатка, исключая насекомых, специально приспособленных к питанию ею, остается нетронутой; нередко при целости оболочек клеток остается непереваренными и содержимое клеток. В некоторых случаях остаются непереваренными даже зерна крахмала, очевидно, вследствие того, что они заключены в пектиновую оболочку. Известно также, что жидкие экскременты тлей, медяниц и червецов содержат избыток сахаров — медвяную росу. Очевидно, такое неполное усвоение пищи — одна из причин большой прожорливости многих насекомых. С другой стороны, их малые размеры тела способствуют повышению обмена веществ, что также создает высокую пищевую потребность. В результате они в течение суток могут съедать в 2—2,5 раза больше пищи, чем вес их тела.

КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА

Строение кровеносной системы. Кровеносная система насекомых своеобразна и существенно отличается от кровеносной системы позвоночных. Она незамкнута, кровь заполняет полость тела и промежутки между органами, омывает их и только частью заключена в особый орган кровообращения — *спинной сосуд*. Это лежащая в перикардиальном синусе мышечная трубка, подвешенная на коротких тяжах к спинной стенке тела. Спинной сосуд подразделяется на задний отдел —

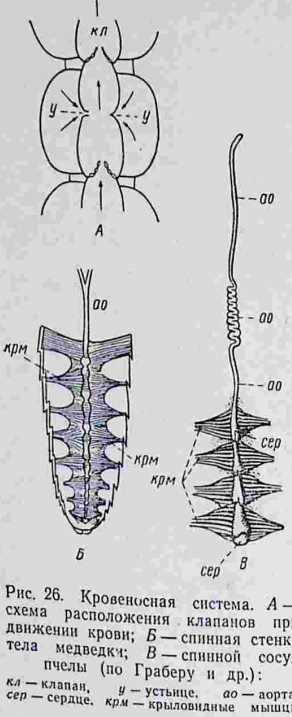


Рис. 26. Кровеносная система. *А* — схема расположения клапанов при движении крови; *Б* — спинная стенка тела медведки; *В* — спинной сосуд пчелы (по Граберу и др.):
кл — клапан, *у* — устьице, *ао* — аорта, *сер* — сердце, *крм* — крыловидные мышцы

сердце, состоящее из серии способных пульсировать камер, и передний отдел — *аорту,* лишенную камер и имеющую вид простой трубки (рис. 26, *Б*, *В*).

Каждая камера имеет пару боковых входных отверстий — устьиц, или остий, снабженных клапанами, направленными внутрь; через эти устьица происходит всасывание крови из полости тела внутрь камер. У многих насекомых устьичные клапаны функционируют и как межкамерные клапаны (рис. 26, *А*). Задний конец сердца обычно замкнут. Непосредственно под сердцем располагается метамерная серия парных мышечных пучков, имеющих удлиненно треугольную форму; это *крыловидные мышцы,* входящие в состав верхней диафрагмы и связанные с нижней стенкой сердца.

Кровообращение происходит вследствие пульсации камер сердца и работы верхней и нижней диафрагм. Пульсация обеспечивает продвижение крови по спинному сосуду сзади наперед. При расширении камеры — диастоле — кровь входит в нее через остии, а при сокращении — систоле — создающееся кровяное давление раскрывает передние клапаны, смыкает задние клапаны и движет кровь вперед (рис. 26, *А*). Аорта является лишь проводящим сосудом, достигает спереди головы, где и открывается отверстием, через которое кровь вытекает в полость головы. Движение крови подкрепляется работой диафрагм. При сокращении крыловидных мышц верхняя диафрагма несколько опускается вниз, увеличивается емкость околосердечной полости, куда и устремляется кровь. Нижняя диафрагма, если она развита, своими сокращениями способствует продвижению крови преимущественно спереди назад.

В целом отсасывающая работа сердца и содействие верхней диафрагмы, очевидно, способствуют тому, что в задней части тела кровяное давление имеет тенденцию к снижению; в передней части тела, наобо-

рот, благодаря непрерывному излиянию крови из аорты кровяное давление имеет тенденцию к повышению. Все это способствует циркуляции крови и возникновению кровообращения: по спинному сосуду — вперед, а в полости тела — назад. Число сокращений сердечных камер зависит как от вида насекомого, так и его физиологического состояния, фазы развития и внешней среды; колеблется оно примерно в пределах от 15—30 до 150 сокращений в минуту.

Продвижению крови в различные придатки тела — как усики, ноги, крылья, хвостовые придатки — способствуют дополнительные, или местные, пульсирующие органы. В одних случаях эти органы имеют характер пульсирующих ампул, например, у основания усиков тараканов и прямокрылых; в других случаях они простираются в виде подвижных мембран, например, в ногах и пр.

Кровь. Кровь насекомых, или правильнее *гемолимфа,* является единственной жидкой тканью и состоит из жидкой плазмы и форменных элементов в виде кровяных телец — *гемоцитов.* Плазма обычно окрашена в желтоватый или зеленоватый цвета либо бесцветная; у живущих в воде личинок комаров-звонцов *(Chironomidae)* плазма окрашена в красный цвет вследствие присутствия вещества, близкого к гемоглобину крови позвоночных. Плазма содержит неорганические соли, питательные вещества — белки, аминокислоты, углеводы и жиры, а также мочевую кислоту, ферменты, гормоны и пигменты; содержание воды изменчиво в пределах примерно 75—90%. Реакция гемолимфы большей частью слабо кислая или нейтральная (pH6—7).

Гемоциты — это лишенные оболочки амебоидные бесцветные клетки, свободно плавающие в плазме. Они многообразны по форме, величине и функциям; удовлетворительной классификации их еще нет, но среди них есть молодые делящиеся клетки — пролейкоциты, клетки с гомогенной плазмой, способные заглатывать твердые тела и бактерий — фагоциты, не способные к фагоцитозу — эноциты и др.

Состав форменных элементов и химических веществ в гемолимфе, ее pH обычно изменяются в зависимости от развития насекомого и воздействия среды, поэтому могут служить показателем его физиологического состояния. Так, соотношение между ионами натрия и калия $\frac{Na^+}{K^+}$ в гемолимфе отражает интенсивность обмена в организме. Изменение этого соотношения в пользу ионов Na указывает на снижение обменных процессов, например, при уменьшении двигательной активности, в период диапаузы, под воздействием инсектицидов.

Функции гемолимфы разнообразны. Важнейшие из них — разнос по телу питательных веществ и снабжение ими тканей, а также поглощение из тканей вредных продуктов обмена и перенос их к органам выделения. Гемолимфа также содержит в себе гормоны, т. е. веще-

ства, выделяемые железами внутренней секреции и играющие выдающуюся роль в регуляции физиологических процессов. Таковы основные биохимические функции гемолимфы, которые в целом обеспечивают химическое взаимодействие между органами и связывают организм в одно целое. Такое взаимодействие через жидкую среду обозначают понятием *гуморальная регуляция*. Что касается дыхательной функции, то у насекомых она незначительна, так как емкость гемолимфы к кислороду невелика и ограничена физически растворенным в ней кислородом.

Лишь у личинок мух-звонцов, уже упоминавшихся выше, кровь содержит химический поглотитель и переносчик кислорода — красный пигмент, близкий к гемоглобину; эти личинки живут в воде с непостоянным содержанием кислорода и названный пигмент играет важную роль в добывании и переносе кислорода и при его недостатке.

Существенна также механическая функция крови — создание необходимого внутреннего давления, или тургора. Благодаря этому у насекомых с мягкими покровами, например у личинок, поддерживается форма тела. Помимо того, путем сокращения мышц может возникать повышенное давление крови и передаваться через нее в другое место для выполнения той или иной работы, например для расправления крыльев у только что возникших взрослых особей, для развертывания хоботка, разрыва шкурки при линьке и пр. Важна также функция иммунитета, которая осуществляется двояко: с помощью фагоцитов и гуморально. Фагоциты переваривают попавших в тело бактерий или окружают их и образуют вокруг них капсулу, изолируя тем самым бактерий от организма. Гуморальный иммунитет отмечен в немногих случаях и состоит в том, что при повторных инфекциях в крови вырабатываются особые химические антитела, противостоящие воздействию патогенных организмов.

Наконец, кровь может нести и защитную функцию. В одних случаях она при этом выбрызгивается для самозащиты; такая *автогеморрагия* наблюдается у некоторых саранчовых, кузнечиков и других насекомых. В других случаях она содержит сильно действующие биологически активные вещества и выделяется наружу при опасности, например, у нарывных жуков (*Meloidae*), в крови которых есть кантаридин, вызывающий на коже человека и теплокровных опухоли.

ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Своеобразие дыхательной системы (рис. 27). Дыхательная система насекомых своеобразна и характеризуется тем, что снабжение тканей и клеток тела кислородом происходит непосредственно. Она состоит из очень большого числа сильно разветвленных воздухоносных трубок —

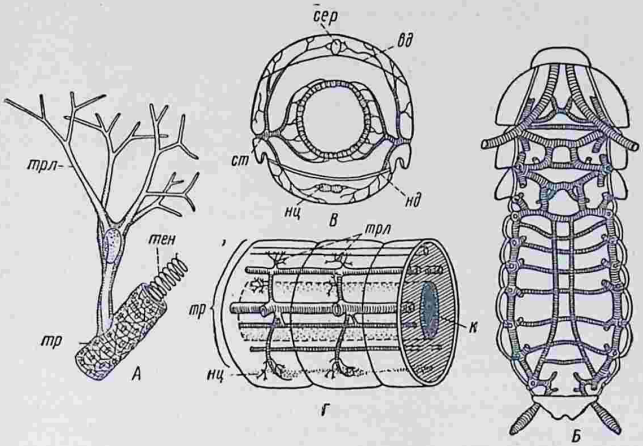


Рис. 27. Трахейная система. *А* — окончание трахеи с трахеолами; *Б* — часть главнейших стволов трахей у черного таракана; *В* — схема поперечного ветвления трахей в сегменте; *Г* — схема продольных стволов трахей в сегментах (по Веберу и др.):

трл — трахеолы, *тр* — трахея, *тен* — тенидии, *сер* — сердце, *вд* — верхняя диафрагма, *к* — кишечник, *ст* — стигма, *нд* — нижняя диафрагма, *нц* — нервная цепочка

трахей, пронизывающих все тело; трахеи открываются наружу особыми отверстиями — *дыхальцами*, а мельчайшие разветвления трахей образуют трахейные капилляры — *трахеолы*. Помимо того, у ряда насекомых отдельные крупные трахейные стволы образуют сильные расширения — *воздушные мешки*. В целом дыхательную систему насекомых нередко обозначают трахейной системой.

Трахеи, начинаясь на поверхности тела дыхальцами, многократно ветвятся внутри тела, оплетают ткани и органы и входят даже внутрь отдельных клеток. Они эктодермального происхождения и их стенки сходны по строению, с кожными покровами: изнутри они выложены хитиновой *интимой*, соответствующей кутикуле кожи, и подстилаются слоем клеток — продолжением кожной гиподермы. Интима дает на своей внутренней поверхности нитевидные утолщения — тенидии, которые пробегают в виде спирали по стенке трахей; эти спиральные утолщения препятствуют сплющиванию трахей при движении и изгибах

тела, и, следовательно, обеспечивают нормальную работу трахей. Расположение трахей внутри тела различно у разных насекомых, но у крылатых возникает ряд продольных стволов, а также поперечные перемычки между ними. Таким путем обеспечивается трахейная связь между сегментами и между боковыми сторонами тела.

Дыхальца, или стигмы, располагаются по бокам сегментов и являются метамерными образованиями: в принципе каждый сегмент имеет по паре дыхалец — по одному с каждой стороны. Однако дыхальца исчезли на головных сегментах, на одном из сегментов груди и на вершинных сегментах брюшка; поэтому нормальным числом дыхалец у насекомых считается 10 пар — 2 пары грудных и 8 пар брюшных. Трахейная система с таким числом дыхалец называется голопнейстической; она характерна для большинства взрослых насекомых и личинок насекомых с неполным превращением. Но у ряда высших насекомых и особенно у их личинок и куколок число дыхалец сокращается, возникает гемипнейстическая система, которая, в свою очередь, подразделяется на несколько вариантов — перипнейстический тип (на груди лишь одна пара дыхалец), амфипнейстический (одна пара грудных и 2—3 пары на вершине брюшка), метапнейстический (развита лишь одна пара дыхалец на конце брюшка) и др. Существует еще и апнейстическая система, характеризующая отсутствием дыхалец; воздух проникает в замкнутую трахейную систему через поверхность тела или через особые выпячивания — трахейные жабры. Этот тип свойствен многим живущим в воде личинкам, а также личинкам некоторых паразитических насекомых — наездников и мух-тахин.

Дыхальца устроены довольно сложно и разнообразно (рис. 28). Помимо отверстия, они состоят обычно из кольцеобразного склерита — рамы, или *перитремы;* за отверстием следует особая камера — атриум, затем есть еще замыкательный аппарат, который может быть наружным или внутренним. *Атриум* лишен спиральной выкладки, служит преддверием в стигмальную трахею и обычно снабжен фильтрующим аппаратом, предохраняющим дыхательную систему от засорения; в простейшем случае он представлен разветвленными волосками, отходящими от стенок атриума и образующими своего рода фильтрационное сито.

Трахеолы представляют собой тончайшие окончания диаметром 0,2—0,3 *мк*. Считалось, что они лишены тенидий, но в действительности их стенки имеют спиральные или кольцеобразные тенидии, видимые лишь с помощью электронного микроскопа. Трахеолы лежат внутри большой звездчатой клетки (рис. 29, *зк*), форма которой возникает вследствие вытягивания ее по отдельным трахеолам, и могут считаться внутриклеточной структурой. Воздушные мешки — это расширения некоторых стволов и отличаются от нормальных трахей отсутстви-

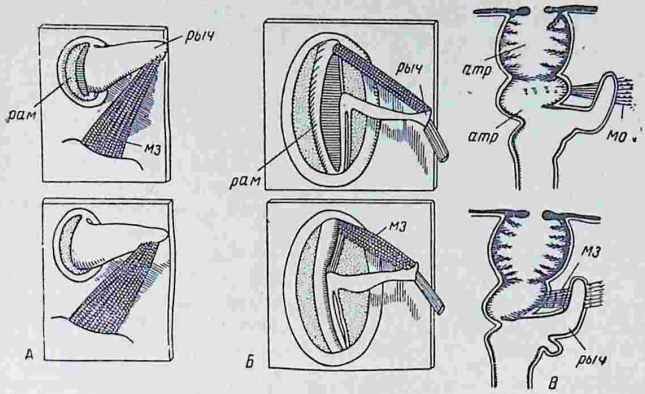


Рис. 28. Дыхальца и их замыкательный аппарат. *А* — брюшное дыхальце клопа; *Б* — дыхальце гусеницы бабочки; *В* — брюшное дыхальце муравья, сверху открытое, снизу, закрытое (из Кузнецова):
атр — атриум, *мз* — закрывающая мышца, *мо* — открывающая мышца, *рам* — рама, *рыч* — замыкающий рычаг

ем спиральных утолщений. Они известны у двукрылых, жуков, саранчовых, пчел и других насекомых.

Дыхание. При дыхании воздух через дыхальца проникает в крупные трахейные стволы и далее по разветвлениям трахей достигает трахеол, через которые и осуществляется отдача кислорода клеткам и тканям. Поступление воздуха в трахеи происходит двояко: либо пассивно, путем диффузии, что свойственно многим мягкотелым личинкам и ряду мало активных форм, либо активно, с помощью дыхательных движений. При дыхательных движениях брюшко изменяет свой объем путем попеременного его удлинения и укорочения или путем уплощения и расширения в дорсо-вентральном направлении, с помощью продольных и боковых мышц брюшка (см. стр. 55). При этом те или иные дыхальца открываются или закрываются, выполняя вдыхательную или выдыхательную функцию. Ритм дыхательных движений, а отсюда и интенсивность трахейной вентиляции, зависит от вида насекомого, его состояния и внешних условий. Так, медоносная пчела в покое может совершать 40 дыхательных движений в минуту, а при работе — до 120; у саранчовых с повышением температуры среды отмечено повышение их числа с 6 до 26 и более.

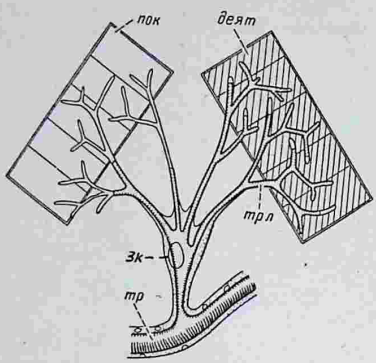


Рис. 29. Схема трахеольной диффузии воздуха (по Вигглесворту):

пок — ткань в покое, *деят* — деятельная ткань, *трл* — трахеолы, *зк* — звездчатая клетка, *тр* — трахея; слева трахеолы наполнены водой, справа — наполнены воздухом

Закрывание и открывание дыхалец имеет значение не только как регулирующих дыхание клапанов, но и контролирует диффузию газов и водяных паров при дыхании. Установлено, что избыток углекислоты или недостаток кислорода в воздухе удлиняют период открытия дыхалец; в первом случае — вследствие замедления диффузии углекислоты из трахей ввиду повышенного ее содержания в воздухе, во втором — вследствие быстрого расхода кислорода. Очевидно, что применение газообразных ядов в борьбе с вредными насекомыми будет более эффективным в средах с избытком углекислого газа или с недостатком кислорода. Через дыхальца происходит и потеря воды из организма; поэтому влажность окружающего воздуха может также влиять на работу дыхалец.

С помощью дыхательных движений или диффузии воздуха при открытых дыхальцах воздух легко проникает в крупные трахеи. Проникновение же его в тонкие трахеи и в трахеолы путем нагнетания, видимо, невозможно вследствие огромного капиллярного сопротивления. В этом случае, согласно диффузионной теории А. Крога, кислород может поступать путем диффузии вследствие различия его парциального давления в поступающем воздухе и в концевых разветвлениях трахейной системы; расчеты показали, что чрезвычайная разветвленность трахей обеспечивает возможность поступления необходимого количества кислорода даже при том низком коэффициенте диффузии, который характерен для этого газа. В дальнейшем английский физиолог В. Вигглсворт выдвинул свою теорию трахеольной диффузии, согласно которой поступление в трахеолы воздуха из трахей зависит от изменения количества жидкости в трахеолах. При усилении жизнедеятельности насекомого в его тканях повышается содержание продуктов обмена, что повышает осмотическое давление в тканях и крови, т. е. создает гипертоническую среду. Жидкость из трахеол начинает диффундировать в клетки тканей, а ее место замещается поступающим из трахей воздухом. В состоянии покоя, наоборот, жидкость поступает из тканей

в трахеолы, вытесняет из них воздух и потребление кислорода уменьшается (рис. 29). Таков саморегулирующий механизм действия трахеол.

Вентиляция трахейной системы обеспечивает не только поступление в организм кислорода, но и удаление из него углекислого газа. Это достигается как при дыхательных движениях путем выдыхания, так и с помощью диффузии через кожу. Последний способ имеет немаловажное значение ввиду того, что диффузия углекислоты через животные ткани совершается в 35 раз быстрее, чем у кислорода; этим путем у насекомых удаляется до 25% всей выделяемой углекислоты.

Биохимически дыхание представляет собой окислительный процесс, идущий за счет кислорода воздуха и сопровождающийся выделением углекислого газа. Процесс окисления идет при участии окислительных ферментов — оксидаз, сопровождается постепенным распадом молекул расходуемых соединений — белков, жиров или углеводов — и выделением энергии. Распад названных веществ в конечном счете завершается образованием углекислого газа, воды, а для белков — продуктов их распада, иногда даже в виде аммиака; освобождающаяся при этом преимущественно тепловая и механическая энергия идет на поддержание жизнедеятельности организма. Этим определяется физиологическая необходимость дыхания.

Так как при дыхании поглощаемые и выделяемые вещества газообразны, процесс дыхания называется также газообменом; последний является одним из звеньев общего обмена веществ. При этом соотношении между объемом выделенного углекислого газа и поглощенного кислорода, или дыхательный коэффициент, не постоянен. При окислении углеводов дыхательный коэффициент равен единице, так как количество поглощенных молекул кислорода и выделенных молекул углекислого газа равно между собой ($C_6H_{12}O_6+6O_2=6CO_2+6H_2O$), а по закону Авогадро и объемы этих газов равны. Если газообмен идет за счет жиров и белков, т. е. менее окисленных соединений, дыхательный коэффициент снижается до 0,7—0,8. Определение дыхательного коэффициента, как и интенсивности дыхания, производится при помощи особых приборов — микрореспирометров.

Особые формы дыхания. Немногие насекомые — мелкие формы из числа первичнобескрылых *(Apterygota)*, а также личинки некоторых внутренних паразитов из наездников и мух лишены трахей и дышат через кожу. Диффузия кислорода через кожу происходит и при апнейстическом типе дыхания.

У личинок паразитических насекомых помимо кожного дыхания наблюдаются и другие способы. Так, некоторые включают свою трахейную систему в трахеи хозяина, другие прорывают покровы хозяина и выставляют свои дыхальца наружу, третьи имеют специальные выросты, служащие местом наиболее интенсивного газообмена.

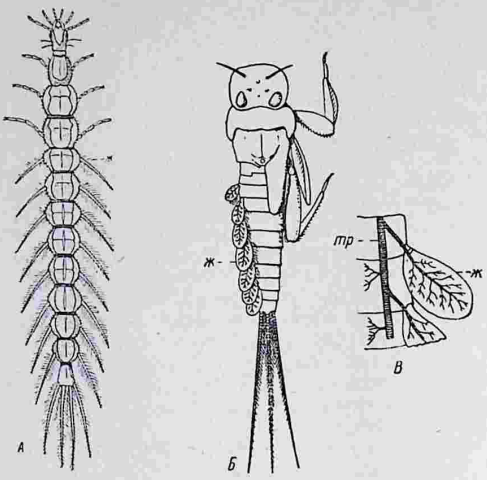


Рис. 30. Трахейные жабры. *А* — личинка жука вертячки; *Б* — личинка поденки (с удаленными левыми крыльями); *В* — схема трахеации жабр (по Вейссьеру и др. из Кузнецова):
ж — жабры, *тр* — трахеи

Водные насекомые имеют еще более разнообразное дыхание; одни из них дышат атмосферным воздухом, другие с помощью *жабр* используют растворенный в воде воздух. Дыхание атмосферным воздухом происходит по-разному. Некоторые, например — жуки плавунец и водолюб, живя в воде, расходуют имеющийся запас воздуха и для его возобновления вынуждены время от времени подниматься до водной поверхности. При этом, например, жук-плавунец выставляет наружу конец брюшка, отгибает его от надкрылий и создает запас воздуха в образовавшейся полости; с этим запасом он погружается в воду и использует его с помощью дыхалец, которые расположены у него на спинной стороне брюшка, т. е. под накрыльями. Существенное значение имеет и слой воздуха, удерживаемый гигрофобными волосками на поверхности тела; в этот слой воздуха на теле способен проникать и растворенный в воде кислород, благодаря чему насекомое под водой тратит

кислорода больше, чем его было запасено при всплывании. Некоторые жуки и их личинки добывают в воде атмосферный воздух из растений — путем включения своей трахейной системы в воздухоносные сосуды растений либо путем использования выделяемых ими пузырьков воздуха.

Жаберное дыхание характерно для личинок многих водных насекомых — поденок, стрекоз, веснянок, ручейников, некоторых сетчатокрылых и двукрылых и пр. В большинстве эти жабры пронизаны трахеями, т. е. относятся к числу трахейных жабр (рис. 30); газообмен происходит через их стенки. По своему строению они разнообразны, но часто имеют вид наружных ветвистых или пластинчатых образований, сидящих на месте дыхалец; сами же дыхальца при этом отсутствуют (апнейстический тип). У личинок низших стрекоз в жабры превращены хвостовые придатки, тогда как высшие стрекозы имеют своеобразные внутренние жабры, связанные с задней кишкой. Вдоль заднего ее отдела, т. е. прямой кишки, или ректума, проходят четыре больших ствола трахей, отсылающих множество поперечных ветвей к самой кишке; внутри же последней располагаются продольными рядами многочисленные жаберные лепестки, пронизанные трахеями. Эти *ректальные жабры* используются для дыхания, а сам ректум одновременно и для движения в воде путем ее периодического набора и удаления через анальное отверстие; набранная вода отдает жабрам свой кислород и поглощает из них углекислый газ, а при ее удалении создается обратный толчок, используемый личиной для движения по принципу ракетного двигателя. У личинок комаров наблюдается два типа водного дыхания — с помощью четырех трахейных жабр на конце брюшка и с помощью дыхательной трубки на VIII сегменте брюшка, в которую открываются дыхальца; в последнем случае дыхание происходит атмосферным воздухом, для чего дыхательная трубка выставляется на поверхность воды.

ТЕПЛОВОЙ РЕЖИМ И ТЕМПЕРАТУРА ТЕЛА

Насекомые не имеют постоянной температуры тела, т. е. относятся к пойкилотермным организмам. Непрерывно образующаяся в теле под влиянием жизнедеятельности и окислительных процессов тепловая энергия непрерывно теряется, т. е. отдается внешней среде в результате излучения, конвекции и теплопроводности; это образование тепла в организме обозначается понятием *теплопродукции*, а потеря его — *теплоотдачей*. Соотношение между теплопродукцией и теплоотдачей и определяет уровень тепла в организме, т. е. температуру тела. Очевидно, это соотношение не является постоянным, раз эмпирически установлено, что температура тела у насекомых непостоянна.

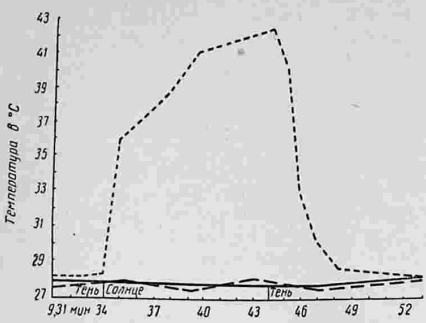


Рис. 31. Изменение температуры тела у перелетной саранчи во время пребывания ее в тени (прерывистая линия) и на солнце. Сплошная линия — температура воздуха в тени (по Стрельникову)

Источники теплопродукции у насекомых двоякого происхождения. Одни из них — обмен веществ в организме и связанные с ним окислительные процессы, которые сопровождаются выделением тепловой энергии; это внутренняя, или *эндогенная,* теплопродукция. Другой источник тепла — внешняя среда, именно лучистая энергия солнца или нагретый им воздух, либо искусственно созданное тепло закрытых помещений, в которых живут те или иные насекомые; это теплопродукция внешнего происхождения, или *экзогенная.* Исследования установили, что внешние источники тепла играют громадную роль в жизни насекомых и в определении температуры их тела. Значительный вклад в изучение теплового режима тела насекомых сделан И. Д. Стрельниковым, который в своих исследованиях температуру тела изучал методом термопар с применением чувствительного гальванометра.

Оказалось, что температура тела насекомых, находящихся в покое и не подвергающихся облучению солнцем, примерно равна температуре окружающей воздушной среды. При облучении такого насекомого солнцем температура тела быстро и резко возрастает — на 10° С и более в течение немногих минут; при перемещении этого же насекомого в тень его температура столь же быстро падает до температуры окружающей среды (рис. 31). В общем было установлено, что тело насекомых весьма чувствительно к воздействию тепла среды и солнечных лучей, т. е. энергично поглощает внешнее тепло и лучистую энергию

солнца; вместе с тем телу насекомых свойственна и очень интенсивная теплоотдача. Эти тепловые свойства насекомого определяются рядом причин и прежде всего малыми размерами их тела; благодаря этому поверхность тела сильно увеличена по отношению к массе тела, что сильно увеличивает поверхность нагрева, с одной стороны, и лучеиспускания — с другой. Существенную роль играют также пигменты кутикулы и ее теплопроводность; установлено, что богатая меланинами темноокрашенная кутикула способствует более быстрому и сильному нагреванию тела солнечными лучами и вместе с тем темноокрашенные насекомые быстрее остывают в темноте. Существенно и то обстоятельство, что большинство насекомых лишено на теле термоизолирующего покрова в виде волосков.

Что касается энодогенной теплопродукции, то она соизмерима с теплопродукцией млекопитающих. Так, медоносная пчела в покое при температуре воздуха 11° С выделяет в минуту 20 *кал* на 1 *кг* собственного веса, т. е. примерно как и человек. Однако малые размеры тела и теплопроводность кутикулы способствуют быстрой растрате возникающей теплопродукции, которая поэтому не играет заметной роли в создании температуры тела насекомого; вот почему насекомое в покое при отсутствии солнечной радиации имеет температуру тела, равную температуре окружающей среды.

Но при интенсивной мышечной работе температура тела насекомого может значительно увеличиться за счет одной эндогенной теплопродукции вследствие огромного возрастания последней. Так, у летящей пчелы поглощение кислорода увеличивается в 500 раз и более по сравнению с покоем, что соответственно создает и огромную теплопродукцию. Создается значительное превышение теплопродукции над теплоотдачей и температура тела сильно увеличивается; расчеты показывают, что при этом могло бы быть сильное перегревание тела и даже гибель насекомого. Однако этого не происходит вследствие охлаждающей роли трахейной системы; она осуществляет вентиляцию тела, а воздушные мешки играют роль аппарата внутреннего охлаждения. Так, перелетная саранча в опытах И. Д. Стрельникова после $2^1/_2$ *мин* полета повысила температуру тела на 10° С, тогда как в воздушных мешках температура оставалась почти на прежнем уровне. Рассмотренный механизм ограничивает подъем температуры тела при полете уровнем 40—45° С не более. При прекращении полета и другой мышечной работы температура тела насекомого в тени быстро опускается до температуры окружающей среды.

Температурные границы активности насекомых находятся примерно между 5—10 и 45° С, тогда как физиологический оптимум ограничен более узкими пределами и с известной приближенностью может быть определен 25—38° С. Достижение этого оптимума обеспечивается регу-

ляцией температуры тела разными способами. Основной способ — это терморегуляция через поведение, т. е. путем изменения активности и местоположения, а иногда и позы самого насекомого. При перегревании тела насекомые переходят с освещенных солнцем или сильно нагретых мест в затененные или более прохладные места, где температура тела снижается до более приемлемого уровня; и, наоборот, при недостатке тепла происходит передвижение на освещенные солнцем или в более теплые места. Так, некоторые виды в жаркие часы дня забираются под различные укрытия — под камни, кучи травы и пр.; этой особенностью поведения пользуются при сборе и учете численности таких насекомых и разработке мер борьбы с ними. Очень характерное поведение свойственно стадным саранчовым. Личинки перелетной и марокканской саранчи в жаркие дни активно передвигаются по почве, но в более прохладное предвечернее время прекращают передвижения и собираются группами на освещенной солнцем поверхности почвы; с дальнейшим понижением температуры они взбираются на освещаемые солнцем верхушки растений, располагают свое тело с солнечной стороны и тем самым максимально используют лучи заходящего солнца.

Другой способ терморегуляции — изменение мышечной активности. Так, ночные насекомые, благодаря интенсивному лёту, имеют более высокую температуру тела, нежели температура воздуха; благодаря этому активная жизнедеятельность ночных насекомых возможна и при таких температурах, когда неактивные особи находятся в состоянии холодового оцепенения. То же самое наблюдается и при активном полете дневных насекомых в условиях прохладной погоды. В целом интенсивный лёт насекомых обеспечивает повышение их температуры тела до 30—40° С и более и делает их в это время в сущности теплокровными организмами (И. Д. Стрельников). Медоносная пчела может регулировать температуру воздуха в ульях; пчелы поднимают ее при холодной погоде путем усиленных движений крыльями.

Некоторое значение в регуляции температуры тела может иметь и испарение воды; таким путем возможно снижение температуры тела в жаркой среде. Наконец, нельзя не учитывать в терморегуляции и деятельности трахейной системы; трахейная вентиляция тела ослабляет возможность его перегрева, а наличие воздушных мешков устраняет эту возможность даже при интенсивной мышечной работе во время полета насекомого.

Итак, насекомые не имеют постоянной температуры тела и ее изменение происходит под воздействием ряда причин — лучистой энергии солнца, микроклимата среды, мышечной активности и поведения самого насекомого. В целом температура тела и ее изменения играют очень большую роль в жизнедеятельности насекомых.

ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Выделительная система насекомых сложна, многообразна и может быть подразделена на три отдельные группы органов или желез — экскреторную систему, секреторную систему и эндокринную систему. Общим их физиологическим свойством является способность выделять наружу или внутрь разнообразные вещества и тем самым участвовать в обмене веществ в организме. В одних случаях образуются вредные или бесполезные продукты обмена веществ, и они удаляются из организма, в других случаях разнообразные органы и железы выделяют необходимые для нормальной жизнедеятельности вещества.

Экскреторная система и экскреция. В процессе переваривания пищи и использования усвоенных веществ в организме образуются ненужные или вредные для него вещества. Удалением непереваренных и неиспользованных остатков пищи организм лишь частично освобождается от этих веществ. Большое количество бесполезных или вредных веществ образуется в результате жизненных процессов в тканях и органах, т. е. вне пищеварительной системы. Экскреторная, или собственно выделительная, система и обеспечивает удаление из организма таких веществ; тем самым она поддерживает относительное биохимическое постоянство его внутренней среды и контролирует ионный состав крови. Эти ненужные или вредные вещества, удаляемые из организма, называются *экскретами*, а сам процесс их выделения — *экскрецией*.

Основными выделяемыми веществами являются азотистые вещества; они возникают в организме в результате усвоения и распада белков пищи. Действительно, при окислении безазотистых компонентов пищи — углеводов и жиров — конечными продуктами служат углекисый газ (CO_2) и вода, которые удаляются из организма с помощью дыхательной системы. Совсем другое положение создается при окислении белков: помимо CO_2 и воды, образуются вредные азотсодержащие вещества, накопление которых в организме могло бы повести к его гибели. Отсюда и возникает необходимость в выделительной системе, освобождающей организм от таких азотсодержащих веществ, а также от катионов калия, натрия, кальция, магния и от кислот щавелевой, фосфорной и др.

Главнейшим органом выделения служат *мальпигиевы сосуды*: названы они так по имени итальянского ученого Мальпиги, впервые открывшего их у насекомых еще в XVII в. Это слепые на свободном конце трубочки, прикрепленные своим основанием к кишечнику на границе между средней кишкой и задней (см. рис. 23 и 24). Стенки мальпигиевых сосудов состоят изнутри из одного слоя эпителиальных клеток, снаружи одеты базальной перепонкой (рис. 32) и нередко имеют собственную мускулатуру, обеспечивающую им подвижность. Число маль-

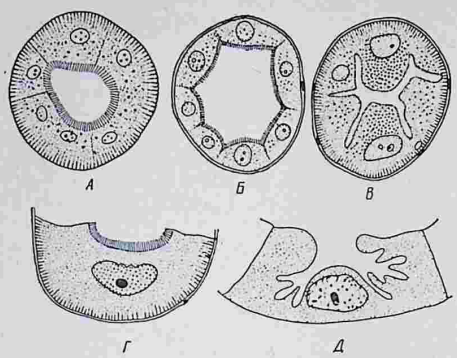


Рис. 32. Поперечный разрез через отдельные мальпигиевы сосуды. *А* — медведки; *Б* — медоносной пчелы; *В* — плавунца, дистальная часть; *Г* и *Д* — личинки обыкновенного муравьиного льва, отдельные клетки (*Г* — из основания, *Д* — из вершинной части) (из Н. Я. Кузнецова)

пигиевых сосудов у разных насекомых колеблется в пределах 2—200 и более или менее характерно для разных систематических групп. Такие низшие группы крылатых насекомых, как стрекозы и прямокрылые, имеют от 30—50 до 200 трубочек, тогда как клопы, вши, двукрылые и блохи имеют всего 4 трубочки, жуки — 4—6, ручейники и бабочки — 6. Однако некоторые специализованные низшие группы имеют уменьшенное число трубочек, например 2—8 у термитов и 8—20 у уховерток; с другой стороны, у многих жалящих перепончатокрылых их насчитывается более 100. Наконец, в немногих случаях, как у тлей и некоторых первичнобескрылых, мальпигиевы сосуды отсутствуют.

Своей свободной частью мальпигиевы сосуды взвешены и как бы плавают в гемолимфе, отсасывая из нее продукты выделения. Однако у гусениц бабочек, у многих жуков и их личинок и у некоторых других насекомых конец трубочек фиксирован на задней кишке; это явление обозначается как *криптонефрия* и обеспечивает всасывание трубочками воды из задней кишки, тем самым дополняя функцию последней (см. стр. 63).

Омывая мальпигиевы сосуды, гемолимфа отдает им накапливающиеся в ней продукты обмена: азотистые вещества преимущественно в виде солей мочевой кислоты — уратов, а также различные неоргани-

ческие ионы. Ураты превращаются в мальпигиевых сосудах в мочевую кислоту, которая накапливается в виде кристаллов, затем выводится в кишечник и удаляется вместе с экскрементами через анальное отверстие. В общем мальпигиевы сосуды имеют выносящую экскреторную функцию и аналогичны почкам позвоночных животных.

Однако в некоторых случаях мальпигиевы сосуды имеют дополнительную — уже секреторную — функцию, выделяя необходимые организму вещества. Особенно замечательно выделение предельных веществ (шелка и иногда примесей к нему), идущих на образование кокона перед окукливанием у личинок настоящих сетчатокрылых и некоторых жуков. Следовательно, эта функция мальпигиевых сосудов аналогична функции шелкоотделительных (слюнных) желез у гусениц бабочек. Известны также случаи выделения у отдельных видов насекомых некоторых пищеварительных ферментов и других веществ.

Выносящую экскреторную функцию имеют также *нижнегубные, или лабиальные, железы*, свойственные первичнобескрылым насекомым — подурам, двухвосткам и щетинохвосткам. Это парные образования с общим каналом, открывающимся у основания нижней губы. Они интересны филогенетически, так как имеются и у ракообразных и сравниваются с метанефридиями кольчатых червей. Следует отметить, что у подур и некоторых двухвосток мальпигиевы сосуды полностью отсутствуют.

Экскреторную функцию имеет и *жировое тело*, хотя важнейшая его роль состоит в накоплении в организме запасных питательных веществ (см. стр. 58). Но в отличие от выносящей функции мальпигиевых сосудов и лабиальных органов жировое тело производит внутриклеточное *накопление* экскретов обычно в виде кристаллов. Эти экскреты остаются в жировом теле либо пожизненно, либо после накопления передаются мальпигиевым сосудам, которые и выводят их из организма. Последний способ свойствен личинкам стебельчатых перепончатокрылых и высших двукрылых, а также гусеницам бабочек; освобождение жирового тела от экскретов происходит у них при окукливании.

Экскреторную накопляющую функцию приписывали также *нефроцитам* — группам клеток, способным поглощать из полости тела введенные туда коллоидальные вещества: аммиачный кармин, белки, хлорофилл и др. Наиболее заметная совокупность нефроцитов локализована около спинного сосуда в перикардиальной полости; отсюда они и называются *перикардиальными клетками* (см. рис. 22). Функцию нефроцитов исследовал в конце XIX в. А. О. Ковалевский, но оказалось, что в течение жизни насекомого в них не происходит накопления каких-либо веществ. Теперь им приписывают функцию защитного аппарата, захватывающего из гемолимфы макромолекулы коллоидальных размеров, т. е. диаметром примерно 32—40 Å.

Экзокринные железы и секреция. Разнообразные железы насекомых выделяют вещества, так или иначе используемые организмом. Такие вещества обозначаются *секретами*, а сам процесс их выделения называется секрецией. Различают два основных типа секреции: выделение с помощью типичных желез, снабженных выводными протоками, когда секреты поступают в различные органы или полости либо наружу, и выделение непосредственно в кровь особыми железами, лишенными выводных протоков. В первом случае имеет место обычная секреция, и соответствующие железы обозначают понятием экзокринных желез; другой тип желез получил название эндокринных, а выделяемые ими вещества — *гормонов*. Оба эти способа выделения по своему физиологическому значению оказались столь различными, что их необходимо рассматривать отдельно.

Экзокринные железы разнообразны по функциям и строению и частью уже рассматривались выше (см. стр. 53). Это различные железы как кожного (эктодермального), так и другого происхождения. Одни из них участвуют в пищеварении (слюнные и железы средней кишки), другие выделяют вещества механической защиты (восковые, лаковые, шелкоотделительные), третьи образуют биологически активные вещества, служащие для химического воздействия на других животных особей; эти вещества советский исследователь Я. Д. Киршенблат назвал *телергонами*.

Железы, вырабатывающие телергоны, разнообразны по строению и местоположению, но всегда имеют внешнюю секрецию, поэтому их выводные протоки выходят на поверхность тела или в полости, связанные с внешней средой. Сами же телергоны подразделяются на две группы: *гетеротелергоны* — вещества, воздействующие на другие виды животных, и *гомотелергоны* — воздействующие на особей своего вида.

Среди гетеротелергонов важное значение имеют вещества химической защиты насекомого от врагов. Примером желез, выполняющих защитную функцию, может быть ядовитая железа самок жалящих перепончатокрылых — пчел, ос, муравьев; ее выводной проток связан с жалом, представляющим собой видоизмененный яйцеклад. Ядовитый секрет перепончатокрылых обнаруживает свойства белковых ядов, вызывает сильное болевое чувство и при одновременном многократном ужалении может вызвать лихорадочное состояние с повышением температуры тела. В последнее время пчелиный яд успешно применяется в лечебных целях против ревматизма и сходных заболеваний.

Есть также отпугивающие железы, выделяющие сильно пахнущие и другие отталкивающие вещества — *репелленты*, или аминоны. У жуков-бомбардиров (*Brachinus*, сем. жужелиц) есть пара желез, открывающихся у анального отверстия. При опасности у этих жуков выделяется из желез секрет, содержащий азотнокислые соли и окись азота;

в смеси с воздухом этот секрет взрывается с образованием маленького облачка. Отпугивающее значение приписывают также пахучим железам клопов, располагающимся на груди или брюшке; однако Д. М. Федотов показал, что у клопа-черепашки (*Eurygaster integriceps* Put.) эти железы выполняют в период миграции клопов привлекающую функцию, обеспечивая встречу полов и скопление клопов. В этом случае выделяемый пахучий секрет уже играет роль гомотелергона.

Телергоны внутривидового действия, или гомотелергоны, нередко называют также *феромонами*. Они играют громадную роль в жизни насекомых как химические средства внутривидового общения, т. е. являются веществами своеобразного химического языка, служащего для передачи информации особям своего вида. Они разнообразны химически и по своему назначению, воздействуют на поведение или половое развитие особей. Наиболее обычны привлекающие половые вещества — эпагоны, или *половые аттрактанты*. В большинстве они представлены алифатическими (т. е. с незамкнутыми углеродными связями) спиртами и эфирами, обладают высокой специфичностью, т. е. привлекают обычно лишь особей своего вида. Соответствующие привлекающие железы развиты у многих насекомых, располагаются обычно на брюшке и наиболее изучены у бабочек. Секреция одной самки иногда достаточна для привлечения сотен тысяч и до миллиона самцов, поэтому половые аттрактанты уже используются для борьбы с отдельными вредными видами насекомых. При добывании пищи, розыске своего гнезда и пр. некоторые насекомые выделяют *следовые вещества*, наносимые на поверхностях или в воздухе в виде меток; эти вещества выделяются задней кишкой, у некоторых видов муравьев особыми следовыми железами на лапках ног и пр. Общественным насекомым (пчелы, осы, муравьи) свойственны также железы, выделяющие *телергоны тревоги*, или торибоны; последние способны быстро возбуждать всю колонию к защите или нападению, служат также для мечения врагов.

Гомотелергоны, воздействующие на половое развитие, свойственны половозрелым особям общественных насекомых — матке, а у некоторых термитов и самцу. Постоянно выделяемые ими телергоны используются рабочими особями в пищу и тормозят у них развитие половых желез. Удаление из семьи этих половозрелых особей снимает тормозящее воздействие телергонов и благоприятствует появлению половозрелых особей из числа рабочих. По своему физиологическому эффекту телергоны этого типа сходны с гормонами и иногда неправильно называются экзогормонами.

Эндокринные железы и внутренняя секреция. Как уже указывалось, эндокринные железы лишены выводных протоков и выделяют свою секреторную продукцию в кровь. Выделяемые вещества здесь называются *гормонами*, или *инкретами*, а сама секреция обозначается как вну-

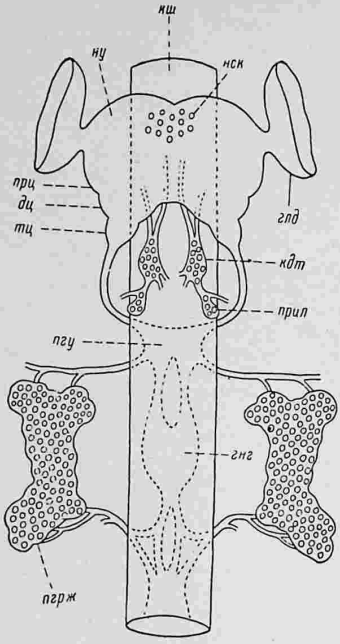


Рис. 33. Схема эндокринной системы насекомых и переднего отдела центральной нервной системы (ориг.):
киш — кишечник, *ну* — надглоточный узел, *нск* — нейросекреторные клетки головного мозга, *прц* — протоцеребрум, *дц* — дейтоцеребрум, *тц* — тритоцеребрум, *глд* — глазные доли, *пгу* — подглоточный узел, *кдт* — кардиальные тела, *прил* — прилежащие тела, *пгрж* — переднегрудная железа, *гнг* — ганглии брюшной нервной цепочки

тренняя секреция, или *инкреция*. Попадая в кровь, гормоны транспортируются ею во все части тела. В целом эндокринные железы регулируют обменные процессы и развитие насекомых и связанные с ними явления — личиночный рост, линьки, торможение развития (диапауза), половое созревание, поведение, изменение окраски тела и пр. Наиболее изучены следующие четыре вида эндокринных желез: нейросекреторные клетки, кардиальные тела, прилежащие тела и переднегрудные железы (рис. 33).

Нейросекреторные клетки свойственны всем отделам центральной нервной системы — головному мозгу, подглоточному узлу, брюшной нервной цепочке. Эти клетки обладают всеми ультраструктурными и физиологическими свойствами нейронов. Нейросекрет синтезируется в клетках и затем транспортируется по аксонам в прилежащие и кардиальные тела, накапливается здесь и выделяется в гемолимфу. Совместно с этими телами нейросекреторные клетки образуют единую нейросекретную систему, играющую ведущую роль в гормональной системе насекомых. Так, мозговой гормон регулирует деятельность всех эндокринных органов, обладает активационной функцией, играет роль пускового механизма, воздействующего на прилежащие и кардиальные тела и переднегрудные железы.

Прилежащие тела (corpora allata) располагаются над передней кишкой позади головного мозга, обычно в виде пары округлых образований. Они свойственны всем крылатым насекомым и части пер-

вичнобескрылых как в личиночном, так и во взрослом состоянии. Прилежащие тела секретируют у личинок ювенильный гормон, или неотенин. Действие ювенильного гормона состоит в том, что он способствует развитию личиночных органов и препятствует превращению во взрослую фазу, т. е. является ингибитором метаморфоза. При пересадке прилежащих тел в личинку последнего возраста линька во взрослую фазу замещается обычной линькой, и вместо взрослого насекомого возникает ненормально крупная личинка. И наоборот, удаление прилежащих тел приводит к преждевременному завершению развития, образованию карликовых имаго. Гормон прилежащих тел у имаго обладает также гонадотропным эффектом, т. е. способностью воздействия на половую систему имаго, стимулируя овогенез у самок. Он также стимулирует деятельность кардиальных тел.

Кардиальные тела (corpora cardiaca) сходны по форме и положению с прилежащими телами, близко примыкают к ним, но расположены впереди последних, связаны нервами с головным мозгом и свойственны личинкам и имаго. Их функции разнообразны; они регулируют дыхательный обмен у тараканових, стимулируют образование липидов в жировом теле у некоторых саранчовых и пр.

Переднегрудные, или протораКальные, железы представляют собой пару желез, расположенных в брюшной части переднегруди по бокам переднегрудного ганглия и связанных с последним нервами. В отличие от прилежащих и кардиальных тел эти железы анатомически не связаны с нейросекреторной частью головного мозга и свойственны только личинкам и куколкам. К концу метаморфоза протаракальные железы дегенерируют и у имаго их уже нет. Они выделяют линочный гормон, или *экдизон*, стимулирующий линьки у личинок и рост их тела. Экдизон получен в кристаллической форме в химически чистом виде; он относится к стероидам, его суммарная формула $C_{27}H_{44}O_6$, установлена и его структурная формула.

Личинки двукрылых (*Diptera*) имеют иные особенности эндокринной системы. Она у них представлена так называемой *кольцевой железой*, расположенной позади мозга в виде небольшого кольца вокруг аорты. Верхняя часть этой железы имеет желези-

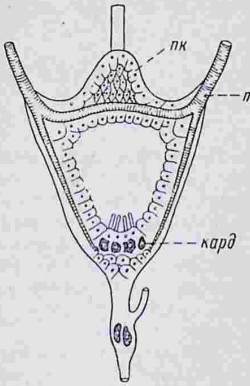


Рис. 34. Кольцевая железа личинки мухи *Calliphora* (по Томсену из Иммса):
пк — прилежащие клетки, *тр* — трахея, *кард* — кардиальные клетки

стые клетки, соответствующие прилежащим телам, а нижняя — кардиальным телам (рис. 34).

В целом эндокринные железы действуют взаимосвязанно как единая эндокринная система, находящаяся под контролем нервной системы. Но деятельность последней находится под сильнейшим влиянием внешней среды — фотопериода, температурных условий, качества и количества пищи, контакта с другими особями и пр. Через нервную систему эти внешние влияния стимулируют или подавляют нейросекрецию, а отсюда и деятельность всей эндокринной системы. Так, короткий световой день инактивирует нейросекрецию, а отсюда и деятельность прилежащих тел и протаракальных желез; рост и развитие прекращаются, возникает состояние диапаузы. С другой стороны, активная нейросекрецию становится пусковым механизмом для всей эндокринной системы. Так, под воздействием экдизона и ювенильного гормона происходит личиночный рост и линьки, а понижение концентрации последнего способствует дегенерации проторакальных желез и ведет к линьке в фазу имаго, и сами прилежащие тела приобретают уже гонадотропную функцию.

Исследования в области эндокринологии насекомых открывают перспективы по управлению ростом и развитием полезных и вредных насекомых с помощью создания особых гормональных препаратов.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА И ОРГАНЫ ЧУВСТВ

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Нервная система регулирует все функции организма, сплачивает его в единое целое и является посредником между органами чувств и всеми другими органами. Через органы чувств организм воспринимает информацию из внешней среды, перерабатывает ее в нервных центрах и в соответствии со своим внутренним физиологическим состоянием совершает необходимые целесообразные действия. У насекомых нервная система сильно дифференцирована, имеет сложное строение и может быть подразделена на центральную, периферическую и симпатическую нервную системы.

Основу нервной системы составляют *нервные клетки* — нейроны, снабженные двумя видами отростков. *Древовидные* отростки, или дендриты, коротки и ветвятся сразу или вскоре после выхода из клетки. Другой вид отростков — *аксоны*; они длинны, не ветвятся и лишь на конце имеют концевое разветвление. Нередко от аксона отходит боковой, или коллатеральный, отросток, также с концевым разветвлением. Обычно нейрон имеет несколько дендритов и один аксон. Эти отростки

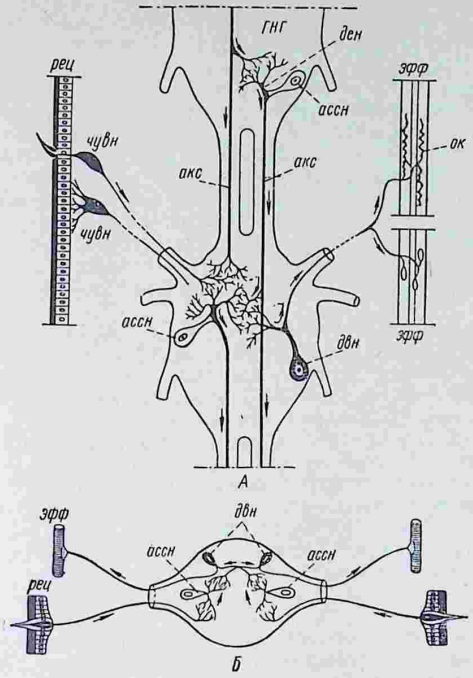


Рис. 35. Схема взаимосвязи нейронов. *А* — связь нейронов с органами чувств и с органами движения; *Б* — схема рефлекторной дуги (по Эйдманну):

гнг — нервный ганглий, *ден* — дендрит, *акс* — аксон, *ассн* — ассоциативный нейрон, *рец* — рецептор, *чувн* — чувствительный нейрон, *двн* — двигательный нейрон, *эфф* — эффектор (мышца), *ок* — окончание двигательного нерва; стрелкой показано направление движения нервного возбуждения

служат для проведения нервного возбуждения и из них образуются нервы; с их помощью осуществляется связь нервной системы с различными органами и частями тела.

Различают три основных типа нейронов — чувствительные, двигательные и ассоциативные (рис. 35). *Чувствительные,* или сенсорные,

нейроны лежат вне центральной нервной системы, обычно на периферии тела и входят в состав органов чувств, или *рецепторов.* Возникающее в сенсорных нейронах возбуждение передается по их отросткам в нервный центр, т. е. протекает центростремительно. *Двигательные,* или моторные, нейроны входят в состав нервных центров, а их аксоны заканчиваются в том или ином органе, снабженном мышцами и способном реагировать на нервное возбуждение движением или другой акцией (например, выделением секрета из железы); эти органы получили общее название *эффекторов.* Следовательно, возникающее в моторных нейронах возбуждение передается на периферию к эффектору, т. е. протекает центробежно. *Ассоциативные* нейроны также входят в состав нервных центров и выполняют важнейшую функцию — передачу возбуждения из одного нейрона в другой, связывая между собой нейроны двух первых типов.

Передача нервного возбуждения из одного нейрона в другой или в тот или иной иннервируемый орган достигается через *синапсы* — область соприкосновения отростков нейрона с другими клетками.

Центральная нервная система. Центральная нерная система насекомых (рис. 36) имеет метамерное строение и тот же общий план, как и нервная система других членистоногих и кольчатых червей. Основу ее составляет серия парных нервных узлов, или *ганглиев,* соединенных межсегментными продольными тяжами, или *коннективами,* а в сегменте — короткими поперечными *комиссурами.* В принципе каждый сегмент тела имеет по одному парному ганглию, от которого и отходят нервы, образующие в совокупности периферическую нервную систему. Каждый сегмент обслуживается своим ганглием и своей системой нервов, следовательно, каждый ганглий иннервирует только органы своего сегмента. Однако этот принцип характеризует лишь исходное состояние, свойственное примитивным членистым предкам насекомых, и у самих насекомых в связи с олигомеризацией их тела это состояние в той или иной мере утрачивается.

Действительно, вся система ганглиев у насекомых оказалась подразделенной на два отдела — головной и брюшной. Головной отдел (см. рис. 8) состоит из крупного *надглоточного* узла, расположенного над кишечником, и менее развитого *подглоточного* узла. Оба они соединены между собой тяжами, которые опоясывают передний отдел кишечника и образуют *окологлоточное кольцо.* Брюшной отдел состоит из серии ганглиев, располагающихся под кишечником и в совокупности образующих *брюшную нервную цепочку.*

Головной мозг в виде надглоточного узла (см. рис. 33) — главенствующий центр всей нервной системы насекомых и устроен очень сложно. Он состоит из трех вполне слившихся ганглиев — *протоцеребрума, дейтоцеребрума* и *тритоцеребрума.* Из них передний отдел, или

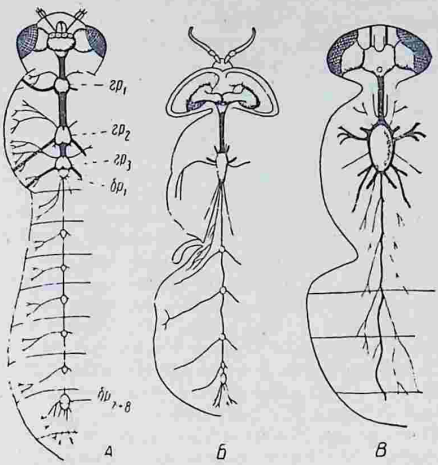


Рис. 36. Схема разных степеней слияния узлов брюшной нервной системы у мух. *А* — длинноусые (мотыль); *Б* — прямошовные короткоусые; *В* — круглошовные (по Брандту и др.)

гр — грудные узлы, *бр* — брюшные узлы; цифрой обозначены порядковые номера узлов

протоцеребрум, развит сильнее остальных и устроен наиболее сложно. В нем развито несколько ганглиозных центров, из которых особо сильное развитие получила пара стебельчатых, или грибовидных, тел. Они считаются высшим ассоциативным и координирующим центром нервной системы, состоят из скоплений ассоциативных нейронов и более развиты у насекомых со сложным поведением, например у рабочих особей пчел и муравьев, нежели у их самцов или самок. Клетки стебельчатых тел своими отростками с многочисленными разветвлениями входят в соприкосновение с отростками нервных клеток других частей нервной системы; через эти области соприкосновения, или синапсы, обеспечивается передача возбуждения и создается ассоциативная связь между нервными клетками. С протоцеребрумом связана пара очень крупных и сложно устроенных зрительных долей, иннервирующих сложные глаза.

Дейтоцеребрум составляет срединный отдел головного мозга, иннервирует усики и по своему происхождению соответствует ганглию антеннального сегмента. Тритоцеребрум является третьим, или задним,

отделом головного мозга; по своему генезису он соответствует ганглию второго антеннального сегмента, уже утраченного насекомыми, но имеющегося у ракообразных. У насекомых он приобрел вторичную функцию — иннервацию верхней губы; он также связан с симпатической нервной системой, так как от него начинается ее возвратный нерв.

Подглоточный узел иннервирует ротовые органы и передний отдел кишечника и произошел в результате слияния трех ганглиев челюстного отдела головы — гнатоцефалона.

Брюшная нервная цепочка (рис. 36) состоит у более примитивных насекомых (прямокрылые, таракановые и др.) из трех грудных ганглиев и восьми брюшных; следовательно, в брюшном ее отделе недостает против исходного еще по крайней мере трех ганглиев, и последние сегменты оказываются лишенными своих нервных центров. Объясняется это перемещением концевых ганглиев в VIII сегмент брюшка и слиянием их здесь в один общий ганглий. Но тенденция к перемещению ганглиев вперед и к соединению их в более крупные ганглии проявляется и другими частями брюшной нервной цепочки, в результате чего происходит интеграция нервных узлов и уменьшение их общего числа. Как показал почти 100 лет тому назад проф. Э. Брандт, степень и особенности этой тенденции проявляются по-разному, но в целом более высоко развитые насекомые имеют меньшее число узлов, чем более низко организованные; точно так же личинки высших групп насекомых часто имеют менее олигомеризованную брюшную цепочку, нежели их взрослая фаза.

Сокращение числа ганглиев в брюшной нервной цепочке (рис. 36) достигается путем объединения как брюшных, так и грудных узлов, и в конечном счете может привести к тому, что все узлы брюшной нервной цепочки оказываются объединенными в два-три и даже в один крупный узел; это свойственно, например, высшим мухам (настоящие мухи) и высшим жукам (пластинчатоусые).

Концентрация нервной системы у высших групп — яркое проявление принципа олигомеризации, централизует и улучшает нервное управление организмом и в целом способствует общему повышению морфо-физиологического уровня насекомого. Следовательно, она может рассматриваться в эволюции насекомых так же и как проявление другой эволюционной закономерности — принципа ароморфоза.

Периферическая нервная система. Периферическая нервная система образована из нервов, отходящих от ганглиев центральной и симпатитической нервных систем. С помощью нервов центральная и симпатическая нервные системы оказываются связанными с различными органами. К периферической нервной системе следует также отнести разбросанные по телу чувствительные нейроны, часто со многими свободными нервными окончаниями.

Симпатическая нервная система. Симпатическая нервная система, называемая иногда также висцеральной, регулирует работу внутренних органов и мышечной системы насекомых. Она сложна анатомически и подразделяется на три отдела: рото-желудочный, брюшной и хвостовой. Рото-желудочный отдел (рис. 8 и 37) имеет наиболее сложное строение и располагается над передним отделом кишечника. Важнейшими его частями являются лобный ганглий, лежащий над пищеводом впереди головного мозга, и отходящий от него назад возвратный нерв; последний проходит под головным мозгом и заканчивается позади него желудочным ганглием с дополнительными образованиями. Рото-желудочный отдел обслуживает наличник, верхнюю губу, а также область передней кишки, сердце и аорту; у некоторых насекомых он управляет глотательными движениями. С этим отделом анатомически связаны рассмотренные выше (см. «Выделительная система») эндокринные железы — прилежащие и кардиальные тела.

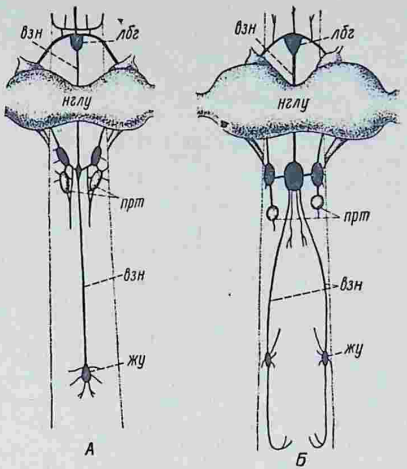


Рис. 37. Рото-желудочный отдел симпатической нервной системы. *А* — с одним возвратным нервом и одним желудочным узлом; *Б* — с их удвоением (по Иммсу):
лбг — лобный ганглий, *нглу* — надглоточный узел, *прт* — прилежащие тела, *взн* — возвратный нерв, *жу* — желудочный узел

Брюшной, или вентральный, отдел представлен непарным нервом, который простирается в виде тонкого тяжа между коннективами брюшной нервной цепочки с парой боковых отростков в каждом сегменте. Непарный нерв регулирует работу крыловых и других мышц, и удаление его вызывает быстрое их утомление. Хвостовой, или каудальный, отдел связан с задним узлом брюшной нервной цепочки и иннервирует задний отдел кишечника и половую систему.

Возбуждение и торможение. Вобуждение и торможение составляет важнейшую основу всей нервной деятельности организма. Проведение возбуждения из одной части тела в другую осуществляется с помощью нервов двух типов; в одних нервах оно идет от нервной клетки к мыш-

це или другому органу, в других случаях возбуждение имеет обратное направление и идет от сенсорных клеток органов чувств к нервному центру. В соответствии с этим различают *эфферентные,* или двигательные, нервы с центробежным проведением возбуждения, и *афферентные,* или чувствительные, нервы с центростремительным проведением возбуждения.

Двигательный нерв передает возбуждение эффектору, чувствительный нерв получает возбуждение от рецептора, хотя бы им была только одна чувствительная клетка. Путь, по которому нервное возбуждение прошло от рецептора к центру и от центра к эффектору, составляет *рефлекторную дугу* (см. рис. 35, *Б*), а ответная реакция на раздражение получила название *рефлекса.* В конечном счете работа эффекторов проявляется в виде мышечных движений, и сам рефлекс есть не что иное, как мышечная реакция. Выдающийся русский физиолог И. М. Сеченов (1829—1905) впервые вскрыл важнейшее значение рефлексов в деятельности нервной системы и обратил внимание на то, что все разнообразие внешних проявлений этой деятельности в конечном счете сводится к мышечному движению.

Возбуждение имеет электрохимическую природу и проявляется в виде серии быстрых изменений потенциала, протекающих в нейронах и нервах; следовательно, возбуждение распространяется волнообразно. Возбужденный нейрон выделяет ацетилхолин; последний представляет собой уксуснокислый эфир холина — азотистого вещества. Ацетилхолин играет роль *медиатора,* т. е. передатчика импульса, и с его помощью возбуждение через синапсы передается соседним клеткам и распространяется дальше. Установлено, что скорость распространения возбуждения составляет до 5 *м* в секунду.

Для нормальной передачи возбуждения необходимо быстрое удаление избытка ацетилхолина, иначе возбуждение окажется чрезмерным. Удаление производится с помощью фермента холинэстеразы, которая гидролизирует ацетилхолин на уксусную кислоту и холин.

Торможение является обратным процессом, но, как показали исследования другого выдающегося русского физиолога — Н. Е. Введенского (1852—1922), возбуждение и торможение по своей природе едины, и чрезмерное возбуждение приводит к торможению. Торможение осуществляется с помощью центров торможения, которые могут располагаться как в головном мозге, так и в других частях центральной нервной системы.

В последнее время у насекомых выявляется также возможность периферического торможения через непарный нерв симпатической нервной системы.

Возбуждение центров торможения повышает порог рефлекторного

ответа; следовательно, длительное торможение возможно лишь при отсутствии усиления раздражения, и для вывода из состояния торможения необходимо усиление раздражающего фактора.

ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Органы чувств являются посредниками между внешней средой и организмом, т. е. своего рода органами информации о состоянии внешних условий жизни. В соответствии с этими внешними стимулами, или раздражителями, насекомое и совершает те или иные действия; из этих действий складывается в целом поведение насекомого.

По аналогии с органами чувств высших животных и человека у насекомых обычно различают органы осязания, слуха, обоняния, вкуса и зрения. Однако это деление антропоморфично и более целесообразно различать у насекомых следующие чувства с их рецепторами: механическое чувство, слух, химическое чувство, гигротермическое чувство и зрение.

Основу органов чувств составляют их нервно-чувствительные единицы — *сенсиллы* (рис. 38), которые в типичных случаях состоят из двух компонентов: воспринимающей структуры в коже и прилегающих к ней нервных чувствительных клеток, нередко в числе одной в каждой сенсилле. Сенсиллы в зависимости от особенностей воздействий и восприятия раздражений устроены разнообразно: одни выступают над поверхностью кожи в виде волоска, щетинки, конуса или другого образования, другие же располагаются в самой коже.

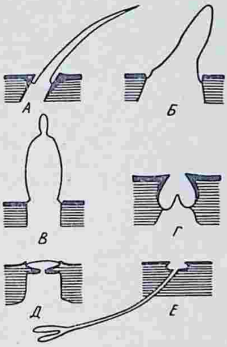


Рис. 38. Схема кутикулярной части различных типов сенсилл. *А* — трихоидная сенсилла со щупальцей мухи; *Б* — базиконическая у саранчового; *В* — стилоконическая на хоботке бабочки; *Г* — целоконическая у саранчового; *Д* — плакоидная у наездника; *Е* — ампуловидная у муравья (по Иммсу из Кузнецова)

Механическое чувство. Механическое чувство представлено механорецепторами, которые воспринимают различные механические воздействия, и очень часто представлены всего лишь одной клеткой. Сюда относятся осязательные рецепторы, а также чувствительные структуры, воспринимающие сотрясение, положение тела, его равновесие и пр.

Осязательные, или тактильные, репецторы разбросаны по всему телу в виде простых сенсилл с сенсорным, т. е. чувствительным, волоском. Изменение положения волоска при прикосновении твердого предмета или под воздействием движения воды или воздуха передается чувствитель-

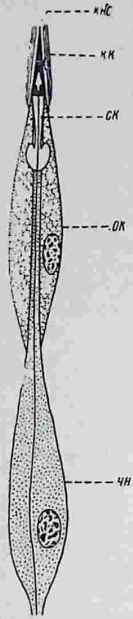


Рис. 39. Схема сколопофора личинки жука-усача (по Иммсу): *кнс* — концевая нить сколопса, *кк* — колпачковая клетка, *ок* — обкладочная клетка, *ск* — сколопс, *чн* — чувствительный нейрон

ной клетке, где и возникает возбуждение, передаваемое по ее отросткам в нервный центр.

Другой вид механорецепторов составляют колоколовидные сенсиллы, отличающиеся от предыдущих отсутствием чувствительного волоска и погруженные в кожу. Их рецепторная поверхность имеет вид кутикулярного колпачка или колокола и находится на поверхности кутикулы; к этому колпачку снизу подходит стержневидный концевой отросток чувствительной клетки — штифт, или *сколопс*. Колоколовидные сенсиллы располагаются на крыльях, церках, ногах, щупальцах и пр.; они, видимо, воспринимают сотрясения тела, а также механические изменения покровов, например сгибы, натяжения и др.

К числу механорецепторов следует отнести и *хордотональные органы,* нередко рассматриваемые как органы слуха. Однако у насекомых трудно провести границу между восприятием механических сотрясений и слуховым чувством, воспринимающим давление воздуха. Основываясь на морфологических особенностях, хордотональные органы целесообразнее рассмотреть среди механорецепторов. Их нейроны, подобно нейронам колоколовидных сенсилл, заканчиваются стержневидным штифтом. Однако хордотональные органы представляют собой серию особых сенсилл, натянутых между двумя участками кутикулы. Хордотональные сенсиллы называются *сколопофорами,* или *сколопидиями,* и каждая из них состоит из трех клеток: чувствительного нейрона, колпачковой и обкладочной (рис. 39).

Чувствительный нейрон имеет, как уже указывалось, стержневидный концевой отросток — штифт, или сколопс; последний удален от кутикулы, но связан с ней при помощи концевой нити. Вершинная часть штифта прикрыта удлиненной колпачковой клеткой, которая противоположным своим концом прикреплена к кутикуле; эта клетка пронизана концевой нитью штифта. Обкладочная клетка расположена в срединной части сколопофора и охватывает часть нервной клетки и значительную часть штифта. Характерно, что кутикула в месте присоединения к ней такой хордотональной сенсиллы не имеет снаружи каких-либо отклонений от обычного строения и лишь иногда снабжена небольшой ямкой или слабым выступом.

Хордотональные органы, как совокупность описанных сенсилл, располагаются на различных частях тела — на брюшке, усиках, ногах,

крыльях и пр. Распределены они обычно симметрично и метамерно и встречаются в большом числе — десятками пар. Из-за сходства сколопофор этих органов со сколопофорами тимпанальных органов слуха хордотональным органам прежде приписывалась слуховая функция. Однако выше уже указывалось, что кутикула хордотональных сенсилл не обнаруживает особых изменений и тем более каких-либо утончений или превращения в барабанную перепонку. Поэтому в настоящее время хордотональным органам приписывают восприятие механических напряжений и их изменения, изменений внутреннего давления, механических вибраций, видимо, включая частично и некоторые звуковые воздействия. Метамерность и симметричность их расположения указывают также на то, что они играют роль *проприорецепторов* — органов, регулирующих положение тела или его частей особенно во время полета.

Особой специализованной формой хордотональных органов является *Джонстонов орган*. Он располагается на втором членике усиков и считается органом, воспринимающим движение и сотрясение воздуха или воды, а также контакт с твердым субстратом. У настоящих комаров (сем. *Culicidae*) этот орган устроен особенно сложно и выполняет слуховую функцию.

Слух. Слух развит далеко не у всех насекомых. У прямокрылых (саранчовые, кузнечики, сверчки), певчих цикад, некоторых клопов и ряда чешуекрылых слуховые рецепторы представлены *тимпанальными органами*. Особенно хорошо развиты они у тех насекомых, которые обладают звуковыми органами и, следовательно, могут издавать звук в виде стрекотания или пения (прямокрылые и певчие цикады).

Анатомически тимпанальные органы представляют собой скопление сколопофоров, которые связаны с утонченными в виде барабанной перепонки (по латыни tympanum) участками кутикулы. Снаружи они особенно хорошо выражены у прямокрылых. У саранчовых по бокам I сегмента брюшка находится затянутое тонкой прозрачной барабанной перепонкой полулунное или неправильно овальное отверстие с утолщенными краями (см. рис. 1). Кузнечики и сверчки имеют отверстия тимпанального органа на голенях передних ног — в виде пары затянутых барабанной перепонкой овалов или парой щелей со скрытыми перепонками (рис. 40); у этих насекомых тимпанальные органы устроены особенно сложно (рис. 41). Барабанные перепонки

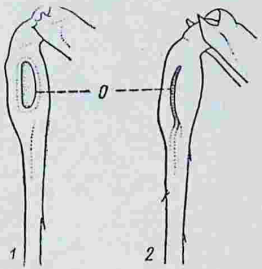


Рис 40 Передняя голень кузнечиков с отверстием тимпанального органа (*O*) (по Бей-Биенко):
1 — окрытое овальное, *2* — щелевидное

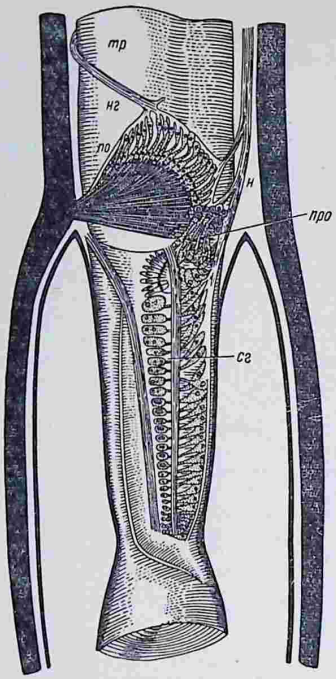


Рис. 41. Продольный разрез через переднюю голень кузнечика с ее тимпанальным органом (по Швабе):

тр — главная трахея. *н* — слуховой нерв, *нг* — ветвь голенного нерва, *по* — подколенный орган, *про* — промежуточный орган, *сг* — слуховой гребень

изнутри плотно прижаты к паре широких, тесно сближенных трахей, поверх главной из них расположены сколопофоры, сосредоточенные в три отдела: *подколенный орган* с длинными веерообразно расположенными сколопофорами, *промежуточний орган*, лишенный связи с кутикулой, и *слуховой гребень* с расположенными в виде клавиш рояля сколопофорами. Орган обслуживается двумя нервами, идущими от переднегрудного ганглия.

У певчих цикад пара тимпанальных органов располагается у основания брюшка и связана со звуковыми органами. У чешуекрылых и клопов они развиты слабее и располагаются в разных местах. Так, у дневных бабочек тимпанальные органы находятся на вздутом основании передних крыльев, у совок и других групп — между грудью и брюшком и пр.

Функцию органа слуха у комаров выполняет также Джонстонов орган, уже упоминавшийся выше при описании механорецепторов. Помимо того, на церках у некоторых тараканов и прямокрылых и на теле гусениц многих бабочек располагаются слуховые волоски, обладающие способностью улавливать звуковые волны.

Значение органов слуха у насекомых двоякое. С одной стороны, с их помощью воспринимаются сигналы, идущие от особей своего вида, что обеспечивает связь полов; следовательно, улавливание звука — стрекотания или пения — необходимо рассматривать как одну из форм локации полового сигнала. С несомненностью это доказано у пря-

мокрылых. С другой стороны, органы слуха улавливают и иные звуки, идущие из внешней среды; в частности, некоторые насекомые реагируют на свисток или резкий звук, некоторые паразитические виды, возможно, разыскивают жертву по издаваемым ею звукам и пр.

Диапазон воспринимаемых частот в целом у насекомых широк, охватывая области от инфразвука (например, 8 колебаний в секунду) до ультразвука (от 40 тыс. колебаний и более в секунду). Однако каждый отдельный вид имеет свойственный только ему диапазон улавливаемой частоты колебаний. Например, слуховые волоски некоторых гусениц бабочек воспринимают звуковые волны в диапазоне 32—1024 колебаний в секунду, тогда как у египетской кобылки (*Anacridium aegyptium* L.) тимпанальные органы способны воспринимать звук в пределах 2480—40 000 колебаний в секунду.

Химическое чувство. Химическое чувство служит для восприятия химизма среды, именно запаха и вкуса, и представлено хеморецепторами; ввиду того что в ряде случаев уловить отличия между обонятельными и вкусовыми рецепторами трудно, целесообразно говорить об органах химического чувства в целом. Однако физиологические различия между этими рецепторами заключаются в том, что обоняние воспринимает и анализирует газообразную среду с низкой концентрацией вещества, а вкус — жидкую среду с высокой его концентрацией.

Сенсиллы хеморецепторов разнообразны по строению и могут быть непогруженными — в виде волосков или конусов либо в виде пластинок или погруженных конусов. Среди них обонятельную функцию несут обильно развитые на усиках плакоидные и целоконические (см. рис. 38, *В*) сенсиллы; например, рабочая пчела имеет около 6 тыс. пластинчатых сенсилл на каждом усике. Иногда эти сенсиллы собраны в ямки, например на 3-м членике усиков у мух. Количество обонятельных сенсилл зависит от образа жизни вида и способов и характера добывания пищи. У самцов их обычно больше, чем у самок, и это связывается с активным розыском последних. Удаление усиков у пчелы лишает ее обоняния и способности розыска пищевого субстрата.

Обоняние служит насекомым разнообразно — для разыскания пола, распознавания особей своего вида, для отыскания пищи и мест откладки яиц. Многие насекомые выделяют привлекающие вещества — половые аттрактанты, или эпагоны. Известно, например, что неоплодотворенные самки ряда бабочек способны привлекать самцов с расстояния в 3—9 *км*; но оплодотворенная самка уже не привлекает самцов. Удивительна в этих фактах необычайная чувствительность обонятельных сенсилл; они способны улавливать половой аттрактант на большом расстоянии и при ничтожно малой его концентрации — вероятно, исчисляемой немногими молекулами на кубометр воздуха. Общественные насекомые (пчелы, осы, муравьи, термиты) способны воспри-

нимать распознавательные телергоны в виде следовых веществ (см. стр. 83).

Обоняние, несомненно, играет выдающуюся роль также в отыскании и распознавании пищи. Так, пчелы способны различать и запоминать разнообразные цветочные запахи, играющие роль пищевых сигналов. Растительноядные насекомые нередко обладают резко выраженной избирательностью к растениям, т. е. питаются строго определенными видами или родственными группами растений — представителями тех или иных родов или семейств и пр. И вот такие насекомые легко находят свои кормовые растения. Установлено, что эти растения распознаются по запаху и вкусу имеющихся в их тканях специфических веществ.

Известно, что родственные растения имеют общие биохимические свойства, т. е. содержат в своих тканях и органах сходные или одинаковые химические вещества — глюкозиды, жирные или эфирные масла, органические кислоты, белки и пр. Например, крестоцветные и родственные им каперцовые и резедовые содержат глюкозиды, дающие при расщеплении горчичные масла; розоцветные содержат цианогенные глюкозиды, например амигдалин, дающие при расщеплении циано-содержащие вещества, и т. д. Эти соединения очень специфичны, легко улавливаются и распознаются хеморецепторами насекомых и играют роль своеобразных *сигнальных* веществ — *фагостимуляторов*, по которым насекомые разыскивают необходимые им кормовые растения. Поэтому питание, например, огородных блошек *(Phyllotreta)* не только на крестоцветных, но и на резедовых и каперцовых находит свое объяснение в сходстве сигнальных веществ этих растений.

Сигнальные вещества нередко играют существенную роль и при розыске подходящего субстрата для яйцекладки. Так, капустная белянка (*Pieris brassicae* L.), привлекаемая горчичными глюкозидами, откладывает яйца не только на крестоцветные, но и на каперцовые, хотя для самой бабочки эти растения, если они не цветут, не имеют пищевого значения. Навозные и падальные жуки и мухи быстро обнаруживают появившийся помет или падаль и используют их для откладки яиц; как оказалось, эти насекомые легко привлекаются запахами аммиака, индола, скатола и других специфических соединений, образующихся при бактериальном разложении органических веществ.

Приспособление к восприятию хеморецепторами тех или иных сигнальных веществ (фагостимуляторов, некоторых телергонов), очевидно, возникает в процессе эволюционного развития насекомых и служит надежным средством в розыске не только пищи, но и субстрата при откладке яиц, особей своего пола и пр.

Вкус играет более специфическую роль, нежели обоняние, так как служит лишь для распознавания пищи. Установлено, что насекомые различают четыре основных вкуса — сладкий, горький, кислый и соле-

ный. Большинство сахаров, такие, как глюкоза, фруктоза, мальтоза и др., привлекают пчел и мух даже при сравнительно низкой концентрации; другие сахара, как галактоза, манноза и пр., распознаются лишь при высокой концентрации, причем пчелы отвергают их. Очень чувствительны к сахарам некоторые бабочки, отличающие от чистой воды раствор сахара с ничтожной концентрацией — 0,0027%. Известно также, что муравьи отбирают кристаллы обычного сахара из смеси его с сахарином и не трогают последний.

Многие другие вещества — кислоты, соли, аминокислоты, масла и пр.— могут отвергаться при высокой концентрации, но иногда слабые растворы некоторых кислот и солей оказывают привлекающее воздействие. Показано также, что пчелы очень чувствительны к поваренной соли и отличают незначительную ее примесь к сахару — всего 0,36%, что человек обычно не различает. С другой стороны, пчелы могут пить сахарный раствор с примесью 0,02% хинина, тогда как для человека этот раствор очень горек.

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

Высокая степень развития у насекомых химического чувства является существенной стороной их физиологии и служит научной основой при изыскании и применении некоторых приемов химической борьбы с вредными видами. В практике борьбы с вредителями применяют приманочный метод, сущность которого заключается в том, что те или иные привлекающие пищевые вещества обрабатываются ядами и распределяются в местах концентрации вредителя; такие отравленные приманки широко и очень успешно применяются в борьбе с саранчовыми. Для избавления от «укусов» таких докучливых кровососов, как комары, мошки, слепни и др., применяют отпугивающие вещества — репелленты, которыми смазываются открытые части тела. В борьбе с вредителями изыскиваются и привлекающие вещества, или аттрактанты.

Гигротермическое чувство. Гигротермическое чувство имеет существенное значение в жизни ряда насекомых и в зависимости от условий влажности и температуры среды регулирует поведение особи; оно также контролирует водный баланс и температурный режим тела. Соответствующие рецепторы изучены недостаточно, но установлено, что ощущение влажности локализовано у некоторых насекомых на голове и ее придатках — усиках и щупальцах, ощущение тепла — на усиках, лапках и других органах.

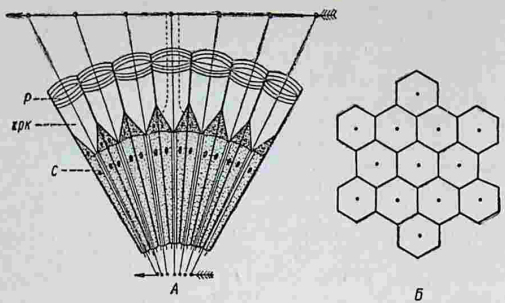


Рис. 42. Схематический разрез (*А*) и фасетки на поверхности (*Б*) сложного глаза (из Болдырева):
р — роговица, *хрк* — хрустальный конус, *с* — клетки сетчатки

Мучной хрущак (*Tenebrio molitor* L.) чувствителен к относительной влажности воздуха, избегает сырых мест и концентрируется в более сухих местах; следовательно, соответствующие чувствительные механизмы здесь действуют подобно гигрометру. Личинки жуков-щелкунов из рода *Agriotes*, называемые проволочниками, наоборот, стремятся к большей влажности воздуха и улавливают отличия в 7,5% влажности.

Восприятие тепла сильно развито у насекомых и отдельные виды имеют свою оптимальную температурную зону, к которой они стремятся. Так, у мухи осенней жигалки (*Stomoxys calcitrans* L.) температурный оптимум лежит в пределах 23—30° С, а у перелетной (*Locusta migratoria* L.) и пустынной саранчи (*Schistocerca gregaria* Forsk.) — в пределах примерно 30—42° С. Однако границы температурного оптимума зависят также от условий температуры и влажности среды, в которой развивалось насекомое, а также и от фазы его развития.

Зрение. Зрение вместе с химическим чувством, вероятно, играет ведущую роль в жизни насекомых. Органы зрения имеют сложное строение и представлены двоякого рода глазами: сложными и простыми. *Сложные*, или фасеточные, глаза в числе двух расположены по бокам головы, нередко очень сильно развиты и тогда могут занимать значительную часть головы. Каждый фасеточный глаз состоит из многих зрительных единиц — сенсилл, которые называются *омматидиями* (рис. 42, *А*); число их в сложном глазу может достигать многих сотен и даже тысяч.

Омматидий (рис. 43) состоит из трех видов клеток, образующих оптическую, чувствительную и пигментную часть. Снаружи каждый

омматидий образует на поверхности глаза округлую или шестигранную ячейку — *фасетку* (рис. 42, *Б*), отчего сложные глаза и получили свое название. Оптическая, или преломляющая, часть омматидия состоит из прозрачного хрусталика и лежащего под ним также прозрачного *хрустального конуса*. Хрусталик, или роговица, является в сущности прозрачной кутикулой, обычно имеет вид двояковыпуклой линзы. Хрустальный конус образован четырьмя удлиненными прозрачными клетками и совместно с хрусталиком составляет единую оптическую систему — цилиндрическую линзу; длина ее оптической оси значительно превосходит ее диаметр. Чувствительная часть располагается под оптической, образует воспринимающую световые лучи *сетчатку*, или ретину, и состоит из серии (6—13) ретинальных клеток. Эти клетки вытянуты вдоль омматидия, располагаются секториально и образуют обкладку его центрального стержня — зрительной палочки, или *рабдома*. У своего основания ретинальные клетки переходят в нервные волокна, идущие к зрительным долям головного мозга. Пигментная часть образована пигментными клетками, которые в совокупности составляют обкладку чувствительной части и хрустального конуса; благодаря этому каждый омматидий оптически изолирован от соседнего омматидия. Следовательно, пигментная часть выполняет функцию аппарата оптической изоляции.

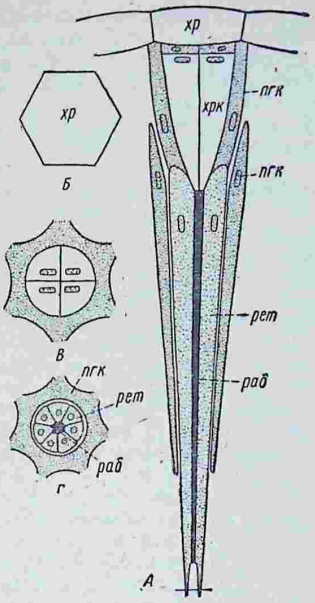


Рис. 43. Схема строения омматидия аппозиционного глаза на продольном (*А*) и поперечном разрезах (*Б—Г*) (по Иммсу):

хр — хрусталик, *хрк* — хрустальный конус, *пгк* — пигментные клетки, *рет* — ретинальные (зрительные) клетки, *раб* — рабдом

Дневные насекомые имеют так называемое *аппозиционное зрение*. Благодаря оптической изоляции с помощью пигментных клеток каждый омматидий превращен в изолированную тонкую трубку; поэтому в него могут проникнуть только лучи, идущие через хрусталик и притом только строго совпадающие с продольной осью омматидия. Эти лучи и достигают зрительной палочки, или рабдома; последний как раз и явля-

ется воспринимающим элементом сетчатки. Следовательно, поле зрения каждого омматидия очень мало и он видит только ничтожную часть рассматриваемого предмета. Но большое число омматидиев позволяет резко увеличить поле зрения путем взаимного приложения друг к другу, или аппозиции; в результате из отдельных мельчайших частей изображения образуется как в мозаике единое общее изображение. Таким образом, насекомые обладают мозаичным зрением.

Ночные и сумеречные насекомые обладают *суперпозиционным зрением*, что связано с морфологическими и физиологическими отличиями их омматидиев. В суперпозиционном глазе чувствительная часть более удалена от оптической, а пигментные клетки изолируют премущественно оптическую часть. Благодаря этому к зрительной палочке проникают два вида лучей — прямые и косые; первые попадают в омматидий через его хрусталик, а вторые — из соседних омматидиев, что усиливает световой эффект. Следовательно, изображение предмета получается в данном случае не только путем объединения отдельных восприятий, но и путем их наложения, или суперпозиции.

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

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

Большинство насекомых слепы к красному цвету, но видят ультрафиолетовое излучение и привлекаются им; диапазон видимых световых волн лежит в пределах 2500—8000 Å. У медоносной пчелы открыта

способность различать поляризованный свет, испускаемый голубым небом, что позволяет ей ориентироваться в направлении при полете. Для ряда насекомых установлено также изменение движения в зависимости от направления солнечных лучей, т. е. ориентация по солнечному компасу. Сущность этого заключается в том, что угол падения лучей на те или иные части сетчатки сохраняет свое постоянство в течение какого-то времени; прерванное движение возобновляется под тем же углом, но ввиду перемещения солнца направление движения изменяется на то же число градусов (рис. 44, *А*).

Близким является *светокомпасное движение*, которое объясняет прилет ночных насекомых на свет. Световые лучи расходятся радиально и при косом движении по отношению к ним угол их падения будет меняться; для сохранения фиксированного угла насекомое вынуждено все время изменять свой путь в сторону источника света. Движение идет по логарифмической спирали и в конце концов приводит насекомое к самому источнику света (рис. 44, *Б*).

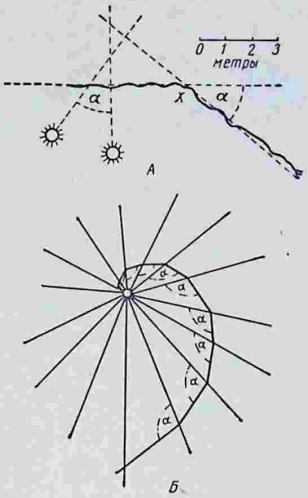


Рис. 44. Ориентация по солнцу и искусственному источнику света. *А* — путь муравья до и после точки *x* (в ней он был изолирован от солнца на 1½ *ч*); *Б* — светокомпасное движение к искусственному источнику света (по Брюну и Буденброку):
α — постоянный угол

Простые глаза, или *глазки*, располагаются между сложными глазами на лбу и темени либо только на темени. Они малы, обычно в числе трех, и расположены треугольником. Вследствие своего положения в верхней части головы они нередко называются также дорсальными глазками. Морфологически глазки не соответствуют омматидиям сложных глаз. Так, они иннервируются не из зрительных долей головного мозга, а из срединной части протоцеребрума. Помимо того, на одну оптическую часть у них приходится серия чувствительных частей. Они также лишены хрустального конуса и их оптическая часть представлена только кутикулярной линзой, т. е. одним хрусталиком (рис. 45).

Глазки развиты далеко не у всех насекомых, в частности отсутствуют у многих двукрылых и бабочек. У бескрылых или короткокрылых насекомых они также отсутствуют или рудиментарны. Их роль недостаточно ясна. Установлено, что у ряда форм фокус глазка лежит за

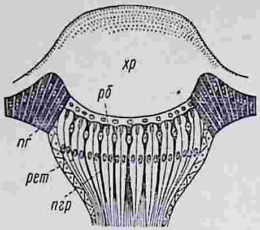


Рис. 45. Схема простого глаза (по Шванвичу):
хр — хрусталик, *рб* — рабдом, *пг* — пигментированная гиподерма, *рет* — ретинальные клетки, *пгр* — пигментные клетки ретины

чувствительной частью, поэтому восприятия изображения в данном случае не может быть; закрашивание сложных глаз делает этих насекомых слепыми. Вместе с тем существует анатомическая связь глазковых нервов с нервами сложных глаз, что указывает на существование функциональной связи между этими органами. Несомненно глазки у разных насекомых могут иметь неодинаковую роль. Во всяком случае у многих они оказывают регулирующее воздействие на сложные глаза, обеспечивая устойчивость зрения в условиях колебания интенсивности освещения; при низкой ее интенсивности глазки усиливают реакцию сложных глаз, т. е. становятся синергистами последних, при высокой — они проявляют тормозящее воздействие на сложные глаза.

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

Стеммы разнообразны по деталям строения, но для них характерно присутствие хрусталика. У гусениц бабочек есть также хрустальный конус и развит всего один рабдом, что делает такой глазок сходным с омматидием сложного глаза. Но у личинок пилильщиков, некоторых жуков и других насекомых в глазке присутствует несколько или даже множество рабдомов, а хрустальный конус может отсутствовать; это делает такие стеммы сходными не с омматидиями, а с дорсальными глазками.

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

Некоторые насекомые сохраняют способность реагировать на свет при удалении глаз и глазков или покрытии их черным лаком; тараканы при этом избегают света, как и в нормальном состоянии, а гусеницы сохраняют положительную реакцию и движутся к источнику света.

Безглазые пещерные насекомые также могут реагировать на свет. Очевидно, поверхность тела насекомых способна ощущать свет и поэтому можно говорить о кожной светочувствительности.

ПОВЕДЕНИЕ

Рассмотрение нервной системы и органов чувств показало, что насекомые обладают высоко развитым нервным аппаратом и разнообразной и часто очень совершенной системой воспринимающих рецепторов. Вместе с тем они характеризуются высокой морфологической дифференциацией, многообразием двигательных функций и в целом весьма развитым аппаратом эффекторов. Вследствие этого насекомые отличаются высоко развитой способностью воспринимать и реагировать на многообразные сигналы из внешней среды — зрительные, химические, тактильные, слуховые, тепловые и др. Эти сигналы поступают из двух совершенно различных источников — от особей своего вида и от экологических факторов, но организм отвечает на них совокупностью целесообразных действий, включая и наследственно обусловленные повадки. Такая совокупная единая реакция организма обозначается понятием *поведение*, а раздел физиологии, изучающий его — *этологией*.

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

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

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

Движения и ориентацию тела по отношению к источнику раздражения часто называют *таксисами* или тропизмами, хотя под этими терминами в физиологии подразумевают аналогичные движения низших животных (и растений), лишенных развитой нервной системы. Однако понятие таксисы широко применяется и при характеристике поведения насекомых и отказываться от него пока нет оснований; надо лишь иметь в виду то обстоятельство, что таксисы у насекомых представляют собой двигательные рефлексы. Некоторые исследователи, помимо таксисов, различают еще *кинезы* — неориентированные усиленные движения под воздействием тех или иных внешних факторов.

Таксисы у насекомых разнообразны, и в последние годы делались попытки создать их сложную классификацию. Однако физиологическая основа таксисов не может считаться ясной и достаточно разработанной. Нередко этим движениям придавали значение вынужденных и непреодолимых акций, иногда приводящих особей даже к гибели. В этих случаях взаимоотношения организма с внешними условиями рассматривались упрощенно-механистически — без учета их приспособительной рефлекторной основы и при недооценке ведущей роли главенствующих нервных центров.

В связи со сказанным целесообразно ограничиться лишь перечнем наиболее обычных форм таксисов. К их числу относятся *термотаксис* — движения по отношению к источнику тепла, *гигротаксис* — движения по отношению к влаге, *фототаксис* — по отношению к свету, *хемотаксис* — в химическом поле раздражения, *геотаксис* — по отношению к земному тяготению и пр. Вследствие своего приспособительного значения таксисы могут быть положительными и отрицательными, т. е. будут направлены или к источнику раздражения, или от него.

Примерами положительного таксиса могут быть случаи концентрации насекомых на теплых местах: весенних мух — на освещенных солнцем стенах домов, комнатной мухи осенью — на поверхности теплой печки, личинок саранчовых — на теплой поверхности почвы и пр. При повышении температуры субстрата сверх оптимального уровня насекомые уходят в более прохладное место, т. е. знак таксиса меняется на обратный. Явление термотаксиса составляет важную часть поведения многих насекомых. Несомненно, это же относится и к гигротаксису, поскольку роль влажности в жизни насекомых также очень велика. Примером положительного гигротаксиса может служить поведение личинок жуков-щелкунов из рода *Agriotes*, а отрицательного — мучного хрущака (см. стр. 100).

Фототаксис также часто проявляется у насекомых. Наиболее обычные его примеры — прилет многих насекомых ночью на источник света или уход в дневные часы ночных видов в укрытые темные места. Как уже указывалось при рассмотрении функции сложных глаз (см. стр. 103), ночные насекомые летят на искусственный свет вследствие светокомпасной ориентации; однако искусственный ночной свет в природе не существует (немногие светящиеся ночью организмы могут не приниматься в счет) и поэтому положительная реакция насекомых на него утрачивает свое полезное приспособительное значение. Другое дело, солнечный свет днем — он имеет параллельные, а не радиально расходящиеся лучи; поэтому при движении по прямой — поперек или косо по отношению к солнечным лучам — угол их падения не меняется, что позволяет ночному насекомому проявить отрицательную реак-

цию на свет без искажения и дает возможность скрыться в темном месте.

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

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

Некоторые внешние воздействия способны вызывать у насекомых рефлекс общего торможения. Так, при толчке или потере соприкосновения с субстратом многие жуки, клопы, гусеницы бабочек становятся неподвижными; падая на землю, они там теряются, делаются незаметными, как говорят иногда, «притворяются мертвыми». Такая рефлекторная неподвижность называется также *танатозом.* У палочников она проявляется особенно сильно и при падении их на землю (особенно, если насекомое с силой бросить на нее), они застывают в полной неподвижности, впадают в каталептическое состояние; в это время они становятся нечувствительными к раздражениям. У уховерток, постельного клопа и других насекомых состояние общего торможения возникает в том случае, если они попадут в узкие щели; раздражение соответствующих кожных рецепторов вызывает у этих насекомых в щелях прекращение движения и неподвижность.

Несомненно, описанные явления рефлекторной неподвижности имеют существенное значение в жизни насекомых как одно из средств спасения от врагов и некоторые авторы рассматривают его как особый защитный инстинкт.

Инстинкты представляют собой уже более сложную форму поведения и имеют громадное значение в жизни особи и вида в целом. Инстинкты являются сложными врожденными рефлексами, не зависят от выучки и проявляются лишь под воздействием внутренних раздражителей как следствие особого физиологического состояния организма — голода, половой зрелости, фазы развития и пр. Такими раздражителями могут быть гормоны, недостаток в организме необходимых веществ и пр. Рефлексы, из которых складывается тот или иной инстинкт, тесно взаимосвязаны и проявляются в серии строго последовательных действий — в виде цепного рефлекса; в такой цепи рефлексов каждый предшествующий является непременным раздражителем для последующего рефлекса. В конечном итоге инстинкт проявляется в се-

рии целесообразных актов, нередко изумляющих нас своей сложностью и кажущейся продуманностью.

Приведем несколько примеров инстинктов. Известно, что гусеницы ряда видов бабочек перед окуклением делают себе кокон, во всех деталях сходный с коконами, которые делали их родители, когда находились в той же фазе развития; эти коконы сходны также и с коконами, выделываемыми другими особями этого же вида. Следовательно, умение делать определенного типа кокон является свойством всех особей данного вида, врожденным видовым признаком; никаких элементов обучения здесь нет и не может быть. Жуки березовые трубковерты (*Deporaus betulae* L.) перед яйцекладкой свертывают листья березы в трубку, прорезывая пластинку по строго определенной линии; установлено, что построением трубки жук как бы решает математическую задачу — построить эволюту по данной эвольвенте (развертке). Многие сфекоидные осы (*Sphecoidea*) выкармливают своих личинок парализованными насекомыми; последних они прячут в норку и откладывают на них яйцо, вышедшая личинка питается живой, но неподвижной жертвой. Для того чтобы парализовать жертву, оса прокалывает с помощью жала ее тело и поражает нервные узлы брюшной нервной цепочки.

В условиях, отклоняющихся от нормы, эти инстинкты могут утратить свою законченность и биологическую целесообразность. Так, осы из рода сфексов (*Sphex*) охотятся на кузнечиков и сверчков и после парализации их брюшной нервной цепочки оттаскивают свою добычу за усики в гнездо. Если же у парализованного кузнечика отрезать усики, то оса, не находя их, оставляет добычу и улетает. В данном случае удаление усиков выключило из цепного рефлекса одно из звеньев, один из раздражителей; это и явилось причиной того, что материнский инстинкт «не сработал». Разумное существо вышло бы из положения очень простым путем — схватив парализованную добычу за любую удобную часть тела.

Как простые, так и более сложные виды безусловных рефлексов вырабатываются в процессе эволюции в определенных условиях среды — как приспособление к этой среде. Однако условия среды изменчивы, и отсутствие у организма способности перестраивать свои реакции в соответствии с этой изменчивостью может повести к неблагоприятным последствиям; эти последствия даже могут быть гибельными, если изменчивость среды окажется выше нормы. Чем совершеннее способность организмов перестраивать свои реакции в изменчивой среде, чем совершеннее их нервно-рефлекторные функции, тем больше у них шансов достичь жизненного успеха.

Способность перестраивать свои реакции в целом определяется уровнем эволюционного развития организмов. У млекопитающих и птиц

с их высоко развитой нервной системой эта способность наибольшая и проявляется она в выработке условных рефлексов. Но и насекомые обладают сложной и дифференцированной нервной системой, следовательно, и у них возможны совершенные реакции.

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

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

Медоносных пчел можно приучить прилетать на тот или иной цветной субстрат или изображенную на нем фигуру (сигнальный раздражитель), если поместить здесь раствор сахара (безусловный раздражитель) в стеклянной чашке, через которую просвечивает и хорошо виден субстрат. Сходным образом пчел можно привлекать на клеверное поле, если подкармливать их сахаром, к которому добавлен экстракт цветков клевера (условный раздражитель); на этой основе русскими учеными (А. Ф. Губин и др.) разработан метод «дрессировки» пчел, позволяющий увеличивать посещаемость цветущих полей, а в связи с этим добиваться повышения сбора меда и урожая семян.

Способность вырабатывать условные рефлексы свойственна также и более низко организованным насекомым. Например, среди тараканов прусак (*Blattella germanica* L.), как ночное насекомое, избегает света. Если поместить прусаков в садок с двумя сообщающимися камерами — светлой и темной — тараканы собираются в темной камере. Но если подвергать прусаков воздействию слабого электрического раз-

ряда каждый раз, когда особи заберутся в темную камеру, они приучаются избегать темноты и даже после удаления сигнального раздражителя (электрического тока) переходят в светлую камеру. Этот пример интересен и тем, что врожденный рефлекс — отрицательный фототаксис — был заменен условным рефлексом с противоположным знаком. Можно представить себе, что при длительном воздействии условного раздражителя (например, в течение ряда поколений) выработавшийся условный рефлекс станет безусловным. Поэтому приспособительные реакции организма в изменившейся среде могут проложить путь к изменению врожденного рефлекса и к замене его через условный рефлекс новым врожденным рефлексом.

Таким образом, в жизни насекомого врожденные рефлексы, включая и такие сложные их формы, как материнские инстинкты и заботы о потомстве, не обязательно должны быть строго неизменными автоматическими реакциями, приводящими особей в изменившейся среде к тупику и гибели. На помощь этим врожденным, характерным и обязательным для каждого вида рефлексам приходят условные рефлексы, через которые и происходит приспособление к новым условиям. В соответствии со сказанным, по акад. И. П. Павлову, в жизнедеятельности организмов необходимо различать два вида поведения — видовое, или низшее, складывающееся из безусловных рефлексов, и индивидуальное, или высшее, основанное на приобретении организмом индивидуального опыта по принципу временных связей. В поведении насекомых преобладающая роль принадлежит безусловно-рефлекторной деятельности, т. е. низшей форме поведения, но нельзя недооценивать и значение высшей его формы.

В конечном счете сочетание раздражений внешней среды, физиологического состояния организма и явлений возбуждения и торможения приводит к тому, что жизнедеятельность насекомого приобретает законченный и биологически целесообразный характер. Поведение организма — это нечто больше, чем простая сумма его реакций; организм действует как единое целое и этим он обязан регулирующей и объединяющей роли нервной системы.

ПОЛОВАЯ СИСТЕМА И РАЗМНОЖЕНИЕ

Все ранее рассмотренные системы органов являются органами индивидуальной жизни, тогда как биологическое назначение половой системы совсем иное — она выполняет функцию размножения и тем самым обеспечивает существование вида. Следовательно, половая система составляет систему органов видовой жизни.

Как правило, насекомые раздельнополы; самцов принято обозначать значком ♂, самок — значком ♀. Половой диморфизм нередко про-

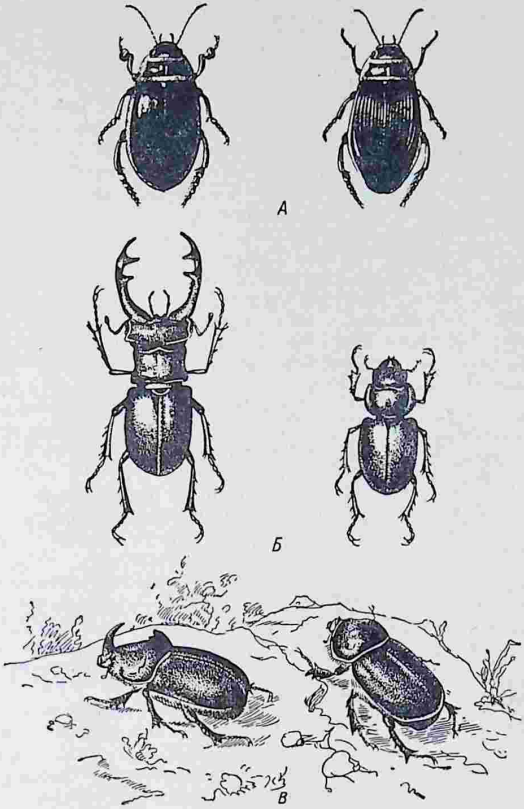


Рис. 46. Половой диморфизм (по Богданову-Катькову и Холодковскому). *А* — жук-плавунец; *Б* — жук-олень; *В* — жук-носорог (слева — самец, справа — самка)

является весьма ярко и заметно по ряду внешних, вторично-половых признаков — по форме и размерам усиков, величине тела, различных деталях строения и пр. Иногда он проявляется особенно резко; например, самец жука-носорога имеет на голове характерный рогообразный вырост, отсутствующий у самки, надкрылья у самца жука-плавунца гладкие, а у самки обычно ребристые (рис. 46) и пр. Существенные отличия между полами могут быть также и в образе жизни и поведении. Например, самцы большинства прямокрылых способны стрекотать, тогда как самки часто лишены этой способности. В целом самцы нередко отличаются большей подвижностью, нежели самки, последние же иногда ведут более скрытый образ жизни, чем самцы. Однако очень часто оба пола внешне неотличимы между собой и тогда их распознавание возможно только по гениталиям.

Несмотря на существенные отличия половой системы самца и самки, она в своей основе имеет много общего, а в эмбриональном состоянии практически одинакова у обоих полов. Общий план строения органов размножения таков. Они состоят из парной половой железы, или *гонад*, пары выводящих протоков, сменяемых перед половым отверстием непарным выводным протоком, придаточных половых желез и половых придатков. Гонады подразделяются на *фолликулы* — мешочки или камеры с развивающимися в них половыми клетками.

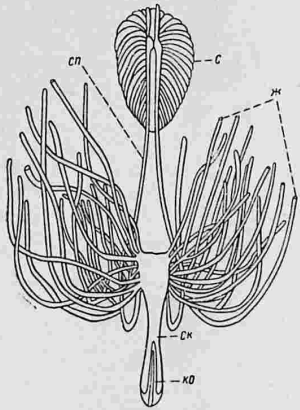


Рис. 47. Половая система самца перелетной саранчи (по Ивановой):
с — семенники (слившаяся пара их), *сп* — семяпроводы, *ж* — придаточные половые железы, *ск* — семяизвергательный канал, *ко* — копулятивный орган

В своем исходном состоянии половая железа насекомых, видимо, имела два половых отверстия, и образование непарного выводного пути произошло позднее. Остатком такого первичного состояния является половая система таких примитивных насекомых, как поденки *(Ephemeroptera)*, у которых еще сохранились два половых отверстия.

Половое отверстие лежит перед анальным отверстием и в типичных случаях располагается позади IX стернита брюшка или у самки также позади VIII стернита.

Половая система самца. Половая система самца состоит из пары гонад — *семенников*, пары *семяпроводов*, непарного *семяизвергательного канала, придаточных половых желез*

(рис. 47) и мужского полового придатка — *эдеагуса* (см. рис. 19, *Б*). Семенники обычно имеют вид округлых тел и состоят из *фолликулов*, число и форма которых неодинакова у разных групп насекомых. В вершинной части фолликул — *гермарии* — происходит образование живчиков, или сперматозоидов; последние возникают путем многократных делений из первичных семенных элементов — сперматогоний.

Образовавшиеся сперматозоиды из семенников поступают в семяпроводы, снабженные особым расширением — семенными пузырьками. Отсюда они поступают в семяизвергательный канал, через него достигают эдеагуса и при спаривании с самкой выводятся наружу. Эдеагус, или копулятивный орган, называемый иногда также пенисом, образует наружные гениталии самца. Они нередко имеют сложное строение, характерное не только для семейств, подотрядов и отрядов насекомых, но часто также и для родов и видов; поэтому строение гениталий самца широко используется в современной систематике насекомых.

Придаточные половые железы могут быть в числе от одной до трех пар и открываются своими отверстиями близ основания семяизвергательного канала. У ряда насекомых эти железы служат для образования *сперматофоры* — мягкой капсулы с порцией сперматозоидов (см. рис. 61). Такая сперматофора вводится самцом при спаривании в половое отверстие самки или прикрепляется к нему; сперматозоиды затем переходят из сперматофоры в половые пути самки. Сперматофорное оплодотворение свойственно многим насекомым. Его особенности всесторонне изучались В. Ф. Болдыревым у прямокрылых и других насекомых; при этом было установлено, что строение сперматофоры и поведение особей при спаривании разнообразно у разных насекомых и может служить их характерным признаком.

Половая система самки. Половая система самки состоит из пары гонад-*яичников*, пары *яйцеводов, непарного яйцевода, придаточных половых желез, семяприемника* и нередко *яйцеклада* (рис. 48). Яичники составляют основу и наиболее сильно развитую часть половой системы самки. Их фолликулы называются *яйцевыми трубками* или *овариолами*; число яйцевых трубок различно у разных насекомых — от 1—4 пар до 100 и более, а у термитов даже свыше 2400 пар. У самок тлей один яичник может быть редуцированным, а оставшийся имеет всего лишь единственную яйцевую трубку.

Каждая яйцевая трубка подразделяется на вершинную часть — *гермарий* и основную часть — *вителлярий* (рис. 49). В гермарии происходит образование и размножение первичных половых клеток — оогоний; из них затем образуются ооциты, а также и питательные клетки. Созревший и выросший ооцит превращается в яйцо и поступает в вителлярий, стенки которого изнутри выстланы фолликулярным эпителием. К гермарию примыкает тонкий тяж — филамент; эти тяжи от разных

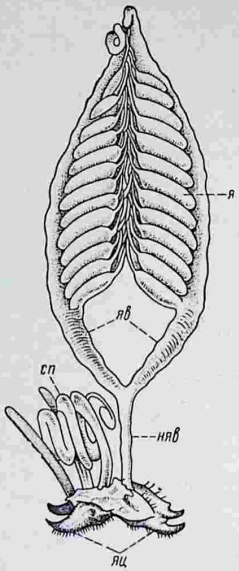


Рис. 48. Половая система самки перелетной саранчи (по Поспелову):

я — яичник, *яв* — яйцеводы, *сп* — семяприемник, *няв* — непарный яйцевод, *яц* — яйцеклад

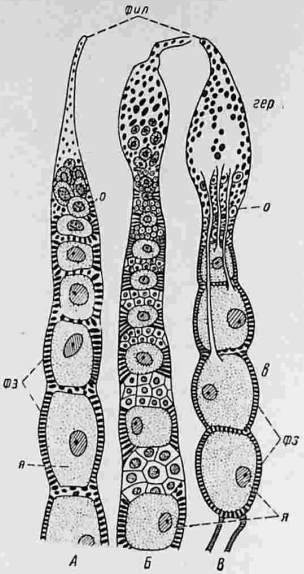


Рис. 49. Типы яйцевых трубочек. *А* — панои́стический; *Б* — политрофический; *В*—телотрофический (из Поспелова):

фил — филамент, *гер* — гермарий, *о* — ооциты, *в* — вителлярий, *фэ* — фолликулярный эпителий, *я* — яйца

яйцевых трубок соединены вместе и образуют концевую часть яичника.

Находящиеся в вителлярии яйца по мере созревания увеличиваются в размерах и часто отделяются от соседнего яйца заметным сужением, или перехватом; в этих случаях вителлярий оказывается подразделенным на ряд последовательно утолщающихся *яйцевых камер*.

Рост и развитие ооцитов и яиц происходит за счет поступления питательных веществ. Последние образуются в питательных клетках, а также в фолликулярном эпителии путем поглощения из крови. По

окончании развития яйца питание его прекращается, фолликулярный эпителий выделяет хитинообразное вещество и образует наружную оболочку яйца — *хорион*.

По присутствию или отсутствию питательных клеток и расположению их в яйцевых трубках различают три типа яйцевых трубок (рис. 49). *Паноистический* тип отличается отсутствием питательных камер, характеризует наиболее примитивное состояние и свойствен в большинстве низшим группам насекомых — таким, как стрекозы, надотряд ортоптероидных *(Orthopteroidea)*, т. е. тараканам, богомоловым, термитам, прямокрылым и др.

Политрофический тип отличается присутствием питательных клеток, чередующихся с яйцевыми клетками; он характерен преимущественно для отрядов насекомых с полным превращением — сетчатокрылых, чешуекрылых, перепончатокрылых, двукрылых и плотоядных жесткокрылых, но свойствен также сеноедам и вшам. *Телотрофический* тип, называемый также акротрофическим, характеризуется расположением питательных клеток в вершинной части трубки, откуда питательный материал поступает к яйцевым клеткам по протоплазматическим тяжам; он свойствен равнокрылым, клопам и жукам из подотряда разноядных *(Polyphaga)*. Нередко политрофический и телотрофический типы объединяются в один общий тип — мероистический, отличающийся от паноистического присутствием питательных клеток.

Созревшие яйца из яйцевых трубок поступают в парные яйцеводы, затем в непарный яйцевод и оттуда через половое отверстие выходят наружу. В непарный яйцевод впадает тонкий проток семяприемника; семяприемник, или сперматека, служит для хранения сперматозоидов, которые попадают в него при спаривании. Оплодотворение яйца происходит при прохождении его через непарный яйцевод во время яйцекладки; сперматозоиды в это время выходят из семяприемника и проникают в яйцо. Иногда у самок развита совокупительная сумка — мешковидный орган, впадающий также в непарный яйцевод; при копуляции сперматозоиды первоначально попадают в эту сумку, а уж затем — в семяприемник. Но у большинства чешуекрылых совокупительная сумка имеет свое независимое — копулятивное отверстие; поэтому их половая система имеет два отверстия, из которых яйцекладное ведет в непарный яйцевод и служит только для вывода яйца наружу.

Придаточные железы открывают свой проток также в непарный яйцевод и выполняют разные функции — выделяют секрет для приклеивания яйца к субстрату, для обволакивания группы яиц и образования оотеки (тараканы, богомоловые) или кубышки (саранчовые) и пр. У полового отверстия нередко развит *яйцеклад*, который может быть наружным и хорошо видимым (прямокрылые, часть перепончатокрылых и др.) либо внутренним и скрытым, либо ложным.

Внешний вид половых желез самки сильно меняется в зависимости от степени созревания яиц. В самом начале развития яиц они еще очень бедны желтком, яйцевые трубки тонки и имеют беловатую окраску; в дальнейшем, по мере созревания происходит накопление желтка в яйцах, увеличивается толщина яйцевых трубок и в ряде случаев появляются перехваты между отдельными яйцевыми камерами. После откладки яиц клетки фолликулярного эпителия дегенерируют и в них появляется желтый пигмент.

Созревание и откладка яиц у кровососущих двукрылых (комаров, слепней и др.) невозможны без принятия порции крови; поэтому до кровососания яйца в яичниках самки остаются недоразвитыми. Но у насосавшейся крови самки яйца начинают быстро развиваться и увеличиваться в размерах; происходит это потому, что принятая кровь дает необходимые питательные вещества, которые быстро усваиваются и отлагаются в яйцевых клетках преимущественно в виде капель желтка. После полного использования принятой порции крови и освобождения от нее кишечника соответствующая порция яиц созревает и при наличии необходимых условий происходит яйцекладка. После нее новое кровососание обеспечит созревание и откладку новой порции яиц и так до 4—5 раз. Это явление получило название *гонотрофического цикла* и может быть использовано для определения возраста кровососов, что важно при борьбе с ними.

Итак, половая система насекомых имеет у обоих полов общий исходный план строения, но обнаруживает сильный половой диморфизм. Состояние развития половой системы может служить критерием для суждения о возрасте и половой зрелости особей; а особенности строения часто являются важнейшим признаком для различения видов, родов и других систематических групп и широко используются в современной систематике насекомых.

БИОЛОГИЯ

Господствующее положение среди наземных беспозвоночных и исчерпывающее освоение всех возможных видов местообитаний были достигнуты насекомыми путем приспособительных изменений их индивидуального развития, путем необычайно бурной прогрессивной эволюции их онтогенеза.

А. А. Захваткин

В этом разделе рассматриваются общие особенности образа жизни насекомых, т. е. биология в узком смысле слова, или *биономия*. Это прежде всего особенности индивидуального развития и связанные с ним явления, затем вопросы сезонного и годичного цикла жизни и полиморфизм.

В течение своего *индивидуального развития,* или онтогенеза, насекомые проходят два периода — развитие внутри яйца, или *эмбриональное*, и развитие после выхода из яйца, или *постэмбриональное*. В целом развитие у насекомых сопровождается прохождением трех или четырех фаз: фазы яйца, личинки, куколки (не у всех) и взрослой фазы. Следовательно, после выхода из яйца, т. е. в постэмбриональный период, развитие насекомых протекает с превращением одних фаз в другие, а не является простым ростом и увеличением размеров тела. Такой тип онтогенеза получил название *метаморфоза*, или развития с превращением.

ФАЗА ЯЙЦА

Типы яиц и способы кладки. Яйцо насекомого представляет собой крупную клетку (см. рис. 46, *А*) и, помимо протоплазмы и ядра, содержит также дейтоплазму, или желток, необходимый для питания и развития зародыша. Помимо того, в яйце насекомых нередко находятся симбиотические микроорганизмы, получаемые от матери трансовариально, т. е. через яичники.

Яйцо снаружи покрыто *хорионом* — оболочкой, возникшей за счет выделений фолликулярного эпителия. Хорион нередко имеет явственную микроскульптуру, которая часто очень характерна и тогда может служить надежным признаком для различения родов и даже видов насекомых по фазе яйца. Под хорионом лежит истинная, или желточная, оболочка яйца, но возможны и другие окружающие яйцо образования. На поверхности хориона часто обнаруживается *микропиле* — отверстие, служащее для прохождения сперматозоидов при оплодотворении; нередко около микропиле скульптура хориона усложняется.

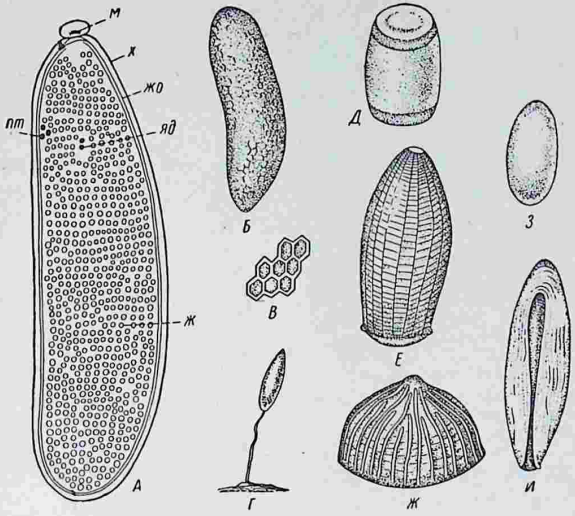


Рис. 50. Яйцо и его типы. *А* — строение яйца мухи; *Б* — яйцо саранчового; *В* — участок хорнона яйца саранчового при сильном увеличении; *Г* — яйцо листоблошки; *Д* — клопа; *Е* — бабочки-белянки; *Ж* — бабочки-совки; *З* — жука-листоеда; *И* — капустной мухи (по Богданову-Катькову, Иммсу и др.):

м — микропиле, *х* — хорион, *жо* — желточная оболочка, *яд* — ядро, *пт* — полярные тельца, *ж* — желток

В яйце есть передний и задний концы, которые соответствуют положению зародыша; в яичнике передний полюс яйца направлен к голове матери, соответственно располагается спинная и брюшная сторона яйца.

Размеры и внешний вид яйца весьма разнообразны (рис. 50, *Б*, *Г* — *И*). У некоторых тлей, трипсов, мельчайших перепончатокрылых яйца имеют всего 0,02—0,03 *мм* длины, тогда как у крупных саранчовых могут достигать 8—10 *мм* и более. Внешне они могут быть гладкими, без макроскульптуры (саранчовые, тли и др.) либо с резкой ребристой или иной скульптурой (совки и белянки из чешуекрылых, палочники и др.); в некоторых случаях они снабжены особой крышечкой (клопы). По форме яйца могут быть овальными (многие жуки и

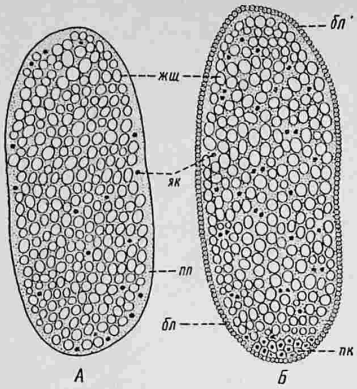


Рис. 51. Дробление яйца жука-листоеда. *А* — начало дробления; *Б* — в конце дробления (по Иммсу);
жщ — желточные шары, *пл* — плазма, *як* — клетки, возникшие из дробящегося ядра, *бл* — бластодерма, *пк* — половые клетки

бабочки), удлиненными (саранчовые, кузнечики, мухи), полушаровидными (совки), бутылковидными (дневные бабочки), боченковидными (некоторые клопы) и пр.; в ряде случаев яйцо может быть снабжено стебельком или ножкой (у медяниц, сетчатокрылых-золотоглазок, хальцид и др.).

Откладываются яйца также разнообразно—поодиночке, группами, открыто или погруженными в субстрат, либо защищенные различными способами. Наиболее обычный тип открытой кладки — откладка яиц на поверхности листьев и других частей растений; при этом яйца прикреплены к субстрату выделениями придаточных половых желез. При закрытой кладке яйца оказываются погруженными в ткани растений или находятся в почве. Защищенная кладка характеризуется образованием какого-либо общего прикрытия или общей оболочки. Так, самка непарного шелкопряда группу отложенных яиц перемешивает с войлочком из снятых с конца брюшка волосков, а яблонная моль покрывает группу яиц на ветке яблони щитком из выделений придаточных половых желез. У тараканов и богомоловых яйца заключены в яйцевую капсулу — оотеку, образовавшуюся из секрета придаточных желез. У большинства саранчовых яйца закладываются группой в почву и сопровождающий секрет не только обволакивает их, но может цементировать прилегающие частицы почвы; образуется своеобразная защищенная кладка — кубышка (см. рис. 90).

Таким образом, для насекомых характерно большое разнообразие типов яиц и способов их откладки. Это делает возможным определение по фазе яйца многих групп насекомых до семейства, рода и даже вида.

Эмбриональное развитие. Эмбриональное развитие начинается с дробления ядра (рис. 51) и передвижения образовавшихся дочерних ядер с небольшими участками протоплазмы к периферии яйца. Здесь из массы дочерних ядер образуется сплошной слой клеток — *бласто-*

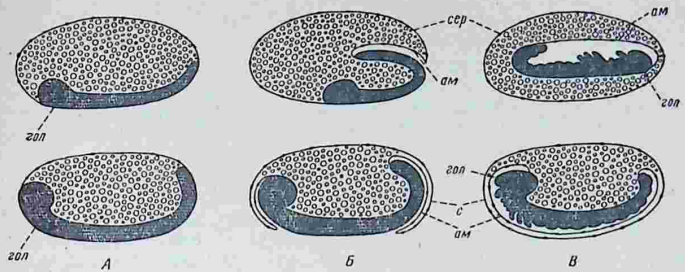


Рис. 52. Способы образования зародышевых оболочек и бластокинез у насекомых (по Шарову). *А* — зародыш до образования оболочек; *Б* — начальный этап их образования; *В* — завершение образования зародышевых оболочек. Верхний ряд — древнекрылые и гемиптероидные насекомые, нижний ряд — ортоптероидные и с полным превращением:

гол — головной отдел зародыша, *ам* — амнион, *сер* — сероза

дерма. В дальнейшем бластодерма дифференцируется на зародышевую и внезародышевую зоны; клетки последней не участвуют в образовании зародыша, тогда как клетки зародышевой зоны начинают делиться более интенсивно и образуют с брюшной стороны яйца *зародышевую полосу*.

Продолжающееся размножение клеток бластодермы приводит к впячиванию срединной части зародышевой полосы с последующим смыканием над местом впячивания наружного его слоя. Так возникает дифференциация этой полосы на зародышевые слои — *эктодерму* и *мезодерму*; что касается внутреннего зародышевого слоя, или *энтодермы*, то у крылатых насекомых он образуется за счет оставшихся в яйце неиспользованными ядер дробления. Таким образом, у насекомых начальный этап дробления яйца не сопровождается образованием морулы; объясняется это богатством яйца насекомых инертным желтком, не участвующим в дроблении яйца.

Развитие зародыша сопровождается также бластокинезом, образованием зародышевых оболочек и сегментацией (рис. 52). *Бластокинез* представляет собой перемещение зародыша к новым, еще не усвоенным участкам желтка в яйце. Протекает он практически одновременно с образованием зародышевых оболочек; по А. Г. Шарову, у насекомых наблюдаются два основных способа бластокинеза. У ортоптероидных *(Orthopteroidea)* и у насекомых с полным превращением *(Holometabola)* зародыш разрастается по длине яйца, но его головная часть остается в передней части яйца; спереди и сзади внезародышевая бла-

стодерма образует над зародышем нарастающую складку. Обе складки сливаются и образуют над зародышем две зародышевые оболочки — наружную, или *серозу*, и внутреннюю, или *амнион*. Зародыш оказывается под защитой названных оболочек и даже изолируется от контакта с ними. Несомненно, это создает более надежные условия для нормального развития эмбриона, особенно если яйца оказываются отложенными открыто, т. е. в виде незащищенной кладки.

У древнекрылых *(Palaeoptera)* и гемиптериодных *(Hemipteroidea)* указанной выше нарастающей складки бластодермы не образуется, а у зародыша хвостовой отдел загибается внутрь яйца, погружается в желток и увлекает за собой весь зародыш. Головной отдел его оказывается в задней части яйца и здесь же происходит смыкание зародышевых оболочек; сам зародыш оказывается глубоко погруженным в желток яйца.

Примерно одновременно с разрастанием зародыша и образованием его оболочек начинается его *сегментация*. Вначале на головном отделе появляются зачатки глаз в виде пары выступов. В области будущей переднегруди возникает центр сегментации; от него вперед отчленяются головные сегменты, а назад — сегменты груди и брюшка. С брюшной стороны этих сегментов затем появляются выросты — зачатки парных конечностей; на голове — зачатки усиков и ротовых частей, на груди и немного позже на брюшке — зачатки ног. При этом в головном отделе обнаруживается явственная сегментация, но вопрос о числе сегментов остается спорным, так как одни авторы насчитывают их 5, а другие 4 или иное число.

Как показал еще в 1913 г. итальянский ученый А. Берлезе, развитие сегментации и конечностей эмбриона сопровождается прохождением трех стадий: *протоподной, полиподной* и *олигоподной* (рис. 53). Протоподная стадия характеризуется отсутствием или слабой сегментацией, а парные придатки слабо намечены лишь на голове и груди; полиподная стадия отличается уже явственной сегментацией брюшка и появлением на нем зачатков конечностей, которые в заключительной олигоподной стадии исчезают, сохраняясь лишь на голове и груди. Однако эта схема имеет отклонения: например, у многих насекомых с полным превращением выпадает полиподная стадия, у некоторых паразитических перепончатокрылых существует лишь первая, т. е. протоподная стадия и пр.

Основы внутреннего строения начинают закладываться с образованием мезодермы и возникновением зародышевых слоев. Из эктодермы происходят все наружные покровы тела, затем путем впячивания образуются ротовое и анальное отверстия с зачатками передней и задней кишки, зачатки будущих трахей, концевые части половой системы и продольный тяж клеток — зачаток нервной системы. Энтодерма имеет

вначале вид узкого срединного тяжа, но в последующем на его переднем и заднем конце появляются направленные друг к другу выступы, которые затем разрастаются, сливаются вместе и образуют замкнутую трубку, слившуюся с зачатками передней и задней кишки и содержащую захваченный при разрастании желток. Так образуется средняя кишка, точнее ее эпителий. Содержащийся в ней эмбриональный желток идет на построение органов зародыша, но не всегда полностью расходуется, и его остатки могут сохраниться в кишечнике вылупившейся личинки. Мезодерма разрастается в пространстве между эктодермой и энтодермой и дает начало мышечной системе, включая и мышечный слой кишечника, жировому телу, спинному сосуду, оболочке половых желез.

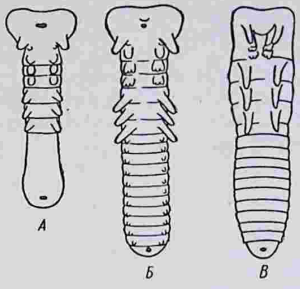


Рис. 53. Три стадии развития конечностей и сегментации зародыша. *А* — протоподная; *Б* — полиподная; *В* — олигоподная (из Шванвича)

Что касается развития собственно половых желез, т. е. яичников и семенников, то первоначально появляются клетки полового зачатка, которые обособляются еще на ранних стадиях развития яйца — иногда еще до дифференциации на зародышевые слои. В последующем эти зачатки половых клеток мигрируют в соответствующие части тела зародыша, покрываются клетками мезодермы и превращаются в половые железы. Столь раннее обособление полового зачатка свидетельствует об особых свойствах половых клеток как носителях наследственных качеств.

Вполне сформировавшийся зародыш заполняет все яйцо, часто характеризуется потемнением глаз, а также иногда и концов ротовых частей и готов к вылуплению; в сущности, это уже личинка. Она начинает совершать интенсивные движения, набирает в трахеи воздух, заглатывает амниотическую жидкость и тем самым увеличивает объем своего тела. Наконец личинка выходит из яйца наружу — происходит вылупление. При этом вылупляющаяся личинка прогрызает оболочку яйца — хорион, либо разрезает или пробуравливает ее специальным органом — пиловидным образованием на голове, шипом и пр.

У некоторых видов развивавшаяся в яйце осенью личинка остается в нем на зимовку; вылупление в этих случаях происходит весной, что обеспечивает личинке более благоприятные возможности для перезимовки и последующей жизни и питания. Зимовка сформировавшихся личинок в яйце наблюдается у непарного шелкопряда, некоторых совок и др.

В большинстве случаев развитие насекомого в фазе яйца продолжается недолго — от нескольких дней (у многих мух) до двух-трех недель. Но нередко продолжительность фазы яйца может быть более значительной, достигая 6—9 месяцев; это происходит в тех случаях, когда яйца откладываются осенью и уходят на зимовку либо при возникновении эмбриональной диапаузы — временной остановки развития зародыша.

МЕТАМОРФОЗ

Основные типы метаморфоза. Как указывалось, постэмбриональное развитие у насекомых сопровождается превращением, или метаморфозом. Сущность метаморфоза состоит в том, что развивающаяся особь претерпевает в течение жизни существенную перестройку своей морфологической организации и особенностей биологии. В связи с этим возникает дифференциация постэмбрионального развития по крайней мере на две фазы — личиночную и взрослую, иначе называемую имагинальной. В фазе *личинки* происходит рост и развитие особи, в фазе *имаго* — размножение и расселение. В других случаях между этими двумя фазами возникает промежуточная фаза — *куколка*.

В соответствии с общим числом фаз развития различают два основных типа метаморфоза — неполное и полное превращение (рис. 50). Неполное превращение, или гемиметаморфоз *(hemimetamorphosis)*, в целом характеризуется прохождением лишь *трех* фаз — яйца, личинки и взрослой фазы. Личинки насекомых с неполным превращением внешне сходны со взрослыми особями и подобно последним имеют сложные глаза, такие же как у взрослых ротовые органы и в более старших возрастах — хорошо выраженные и видимые снаружи зачатки крыльев. Помимо того, личинки у многих насекомых с неполным превращением ведут сходный образ жизни со взрослыми особями и могут встречаться совместно с последними. Вследствие своего большого морфологического и биологического сходства с фазой имаго такие личинки могут быть названы *имагообразными*.

При полном превращении, или голометаморфозе *(holometamorphosis)*, весь цикл развития сопровождается прохождением *четырех* фаз — яйца, личинки, куколки и имаго. Личинки внешне совсем несходны со взрослой фазой, отчего они и получили свое название; действительно, трудно узнать в червеобразной личинке жука или в гусенице бабочки будущее крылатое насекомое. При этом личинка всегда лишена фасеточных глаз, видимых зачатков крыльев и часто имеет иной тип ротовых органов, нежели взрослые особи. Помимо того, личинки насекомых с полным превращением живут в иных условиях среды, чем взрослые. В соответствии со сказанным, большинство орга-

нов личинок этого типа имеет временный, провизорный характер, выполняя функции чисто личиночной жизни. От этих органов у взрослого насекомого обычно не остается и следа.

К числу провизорных органов личинок насекомых с полным превращением относятся: брюшные ноги (личинки бабочек и пилильщиков), ротовой аппарат, особенно в тех случаях, когда взрослая фаза имеет иной тип питания (бабочки, мухи, пчелы, осы и др.), шелкоотделительные, или паутинные, железы (гусеницы бабочек, личинки некоторых ос, наездников, пилильщиков и пр.) и т. д.

По этим двум типам превращения крылатые насекомые разделяются на две большие группы — насекомых с *неполным* превращением *(Hemimetabola)* и насекомых с *полным* превращением *(Holometabola)*. Следовательно, основная черта биологии — способ превращения — явилась важнейшим критерием и в классификации насекомых. Некоторые исследователи заменяют названные термины соответственно на *Exopterygota* — крылатые с наружным превращением, обладающие в личиночной фазе наружными зачатками крыльев; и *Endopterygota* — с внутренним превращением и внутренними зачатками крыльев у личинок. Действительно, у насекомых с неполным превращением в течение жизни личинки происходят заметные внешние изменения и, наоборот, при полном превращении личинки внешне мало изменяются, но претерпевают существенные внутренние изменения. Об этих изменениях будет сказано подробнее ниже.

Фаза личинки. Жизнь личинки начинается после выхода из яйца. Сразу после вылупления личинка нередко еще лишена своей нормальной окраски, обычно бесцветная или беловатая и имеет мягкие покровы. Но у открыто живущих личинок окрашивание и затвердение покровов происходят очень быстро и личинка приобретает нормальный вид. Создаются стимулы питания, у некоторых — после переваривания остатков эмбрионального желтка и вывода экскрементов. Личинка вступает в пору усиленного питания, роста и развития. Рост и развитие сопровождаются у них периодическими линьками — сбрасыванием кожной кутикулы; благодаря линькам происходит увеличение тела и наружные его изменения (рис. 54).

Число линек в течение развития личинки неодинаково у разных насекомых и изменяется от трех (мухи) или четырех-пяти (многие прямокрылые, клопы, бабочки и др.) до 25—30 у поденок и веснянок. После каждой линьки личинка вступает в следующую *стадию*, или *возраст*; следовательно, линьки разделяют между собой возраста личинок. В соответствии с числом линек находится и число личиночных возрастов. Так, в вышеприведенных случаях 3—5 или 25—30 личиночным линькам соответствует такое же количество личиночных возрастов, или стадий.

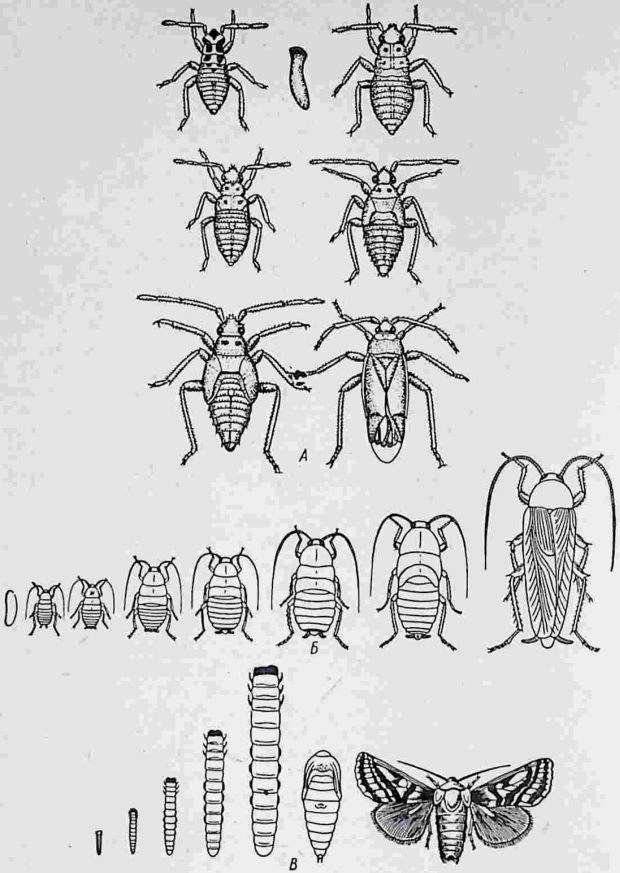


Рис. 54. Неполное и полное превращение. *А* — клопа *Plesiocoris* (яйцо, пять личиночных возрастов, взрослое насекомое); *Б* — таракана-прусака (яйцо, шесть личиночных возрастов, имаго) и *В* — бабочки сосновой совки (пять личиночных возрастов, куколка, бабочка) (по Эйдманну из Шванвича)

Увеличение массы тела с каждой последующей линькой иногда подчиняется простой математической закономерности — геометрической прогрессии со знаменателем 2; следовательно, масса (вес) тела личинки того или иного возраста в этом случае будет определяться формулой $a_n = a_1 2^{n-1}$, где a — вес тела, n — возраст личинки, a_1 — вес тела в первом возрасте. Очевидно, вес личинки при пяти возрастах достигнет величины 2^4, т. е. увеличится в пятом возрасте в 16 раз по сравнению с первым возрастом. Однако это происходит далеко не всегда и знаменатель прогрессии может сильно изменяться в зависимости как от условий питания и жизни личинки, так и от ее видовых особенностей. Так, например, гусеницы тутового шелкопряда за пять возрастов своего развития увеличиваются в весе в 10 000 раз!

Существенным является вопрос об определении возраста личинок; без точного определения возрастов нельзя успешно организовать борьбу с вредителем, сигнализировать о сроках его развития или изучать биологию насекомого. Установление возраста по размерам тела ненадежно, так как в зависимости от состояния личинки ее сегменты могут быть растянуты друг от друга либо тесно сближены; поэтому размеры тела личинок каждого возраста могут перекрываться соседними возрастами.

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

У личинок насекомых с полным превращением — гусениц бабочек, личинок жуков и пр.— переход их из одного возраста в другой проявляется главным образом в увеличении размеров тела, которые, однако, изменчивы. Поэтому для определения возраста у этих личинок обычно измеряют размеры твердых, не растягивающихся частей тела, например ширину головной капсулы.

Личинки насекомых весьма разнообразны, но могут быть сведены к двум основным типам личинок, о которых уже говорилось раньше, — *нимфам*, или имагообразным личинкам, и истинным *личинкам,* или личинкам собственно, лишенным сходства с имаго.

Нимфы сходны со взрослой фазой как морфологически, так и биологически: они внешне похожи на взрослых, имеют подобно им фасеточные глаза и хотя бы в старших возрастах зачатки крыльев (если имаго крылатые), их туловище ясно расчленено на грудь и брюшко, живут они в той же среде, что и взрослые, и питаются одинаково с ними. Такие

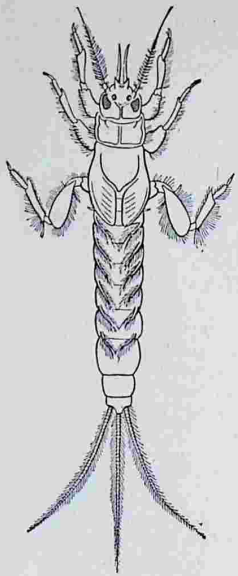


Рис. 55. Личинка (наяда) обыкновенной поденки (по Черновой)

личинки характерны для насекомых с неполным превращением *(Hemimetabola)* и в соответствующее время года могут встречаться совместно с имаго; поэтому, зная взрослое насекомое, нетрудно определить по нему и личинку. Иногда нимфами называют лишь старшие возраста этих личинок с хорошо выраженными зачатками крыльев, что нельзя признать целесообразным. Особую модификацию составляют личинки поденок, стрекоз и веснянок; они также имагообразны, имеют фасеточные глаза и в старших возрастах зачатки крыльев, но живут в воде и обладают провизорными (специально личиночными) органами — жабрами и др. Таких личинок называют *наядами* (рис. 55).

Личинки собственно резко отличаются от взрослых особей внешним видом, отсутствием сложных глаз и наружных зачатков крыльев, а также однородностью сегментов тела, без резкого расчленения на грудь и брюшко. Личинки этого типа в наибольшей степени соответствуют самому смыслу слова «личинка», свойственны лишь насекомым с полным превращением *(Holometabola);* они весьма разнообразны, но основная масса их относится к трем группам (рис. 56).

Камподеовидные (внешне сходны с *Campodea* из отряда двухвосток — *Diplura*) — подвижные, обычно темноокрашенные личинки с плотными покровами и тремя парами грудных ног, хорошо обособленной програтической головой (рис. 56, *Г*) и часто со щетинками на заднем конце тела (жуки-жужелицы, плавунцы и др., сетчатокрылые, некоторые ручейники).

Червеобразные — малоподвижные, часто светлоокрашенные личинки, лишенные брюшных и грудных ног (двукрылые, многие перепончатокрылые — наездники, пчелы, осы, муравьи и др. долгоносики и некоторые другие жуки; рис. 56, *З—М*) или с тремя парами коротких грудных ног (многие жуки; рис. 56, *Д, Е*).

Гусеницеобразные, или эруковидные (рис. 56, *Ж*), — умеренно подвижные личинки с тремя парами грудных ног и 2—8 парами коротких брюшных ног (личинки скорпионовых мух, гусеницы бабочек, ложногусеницы пилильщиков).

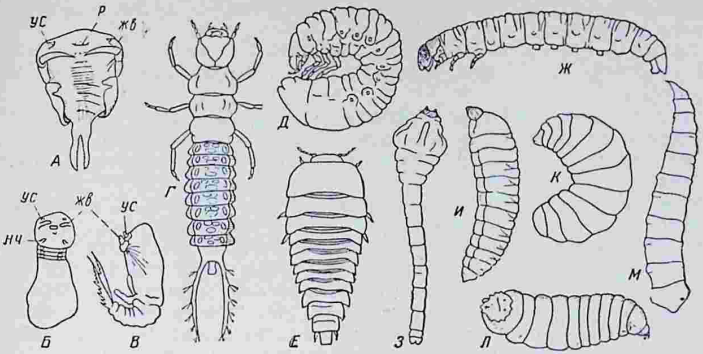


Рис. 56. Типы истинных личинок. *А — В* — протоподные (проктотрупоподы); *Г* — камподеовидная (жужелица); *Д — Е* — червеобразные (*Д* — майский хрущ; *Е* — жук-могильщик); *Ж* — гусеница бабочки; *З — М* — червеобразные аподные (*З* — жука-златки; *И* — жука-долгоносика; *К* — пчелы; *Л* и *М* — круглошовных мух) (по Веберу):

ус — усики, *р* — рот, *жв* — жвалы, *нч* — нижние челюсти

Некоторые авторы классифицируют личинок, основываясь на тех стадиях развития эмбриона, при прохождении которых происходит вылупление из яйца. В соответствии с этим гусеницеобразные личинки обозначаются *полиподными*. Другую группу образуют *олигоподные* личинки, т. е. имеющие три пары грудных ног и лишенные брюшных; сюда относятся камподеовидные личинки (см. выше) и скарабеоидные личинки (червеобразные личинки жуков). Третью группу образуют безногие, или *аподные,* личинки — червеобразные личинки, лишенные не только брюшных, но и грудных ног. Наконец, в особую группу выделяются *протоподные* личинки, свойственные некоторым проктотрупоидам (*Proctotrupoidea*) из паразитических перепончатокрылых; они лишены ног и имеют недоразвитые ротовые части, брюшко может быть не сегментированным.

Несходство истинных личинок со взрослой фазой распространяется и на образ жизни — питание, место обитания и пр. В целом диагностика этих личинок сложнее и труднее, чем нимф; для их определения в ряде случаев требуется проведение биологического исследования.

Другие типы превращения. Неполное и полное превращение являются двумя основными типами метаморфоза насекомых, но не исчерпывают всего его многообразия. Во-первых, эти два типа могут дать начало

новым видоизменениям, во-вторых, существуют и другие, первичные, типы превращения.

Видоизменением неполного превращения следует считать гипоморфоз и гиперморфоз, видоизменением полного превращения — гиперметаморфоз.

Гипоморфоз *(hypomorphosis)* представляет собой в сущности упрощенное неполное превращение и характерен для тех крылатых насекомых с неполным превращением, которые в процессе эволюции утратили крылья и являются, следовательно, вторично бескрылыми. Это вши, пухоеды, бескрылые представители саранчовых, кузнечиков, сверчков, тараканов, палочников, сеноедов, клопов и др. Вследствие отсутствия крыльев взрослые и личинки, т. е. нимфы, очень сходны и иногда даже трудно отличимы друг от друга. Отличия сводятся лишь к меньшим размерам личинок и мало заметным деталям их морфологии — к меньшему числу члеников в усиках, окраске тела, строению и сегментации церков и пр. Образ жизни у личинок гипоморфных насекомых такой же, как и у взрослых насекомых, что еще в большей степени увеличивает сходство между личинкой и имаго. Прежде существовало даже мнение, что эти насекомые развиваются без превращения.

Гиперморфоз *(hypermorphosis)* является уже усложнением неполного превращения и характерен для алейродид, трипсов и самцов кокцид. Его особенность состоит в появлении в конце фазы личинки покоящегося состояния, называемого иногда ложнокуколкой или даже куколкой. Однако эта стадия покоя есть в сущности покоящаяся старшая личинка с зачатками крыльев. Существенным отличием от полного превращения является сходство личинки, т. е. нимфы, со взрослым насекомым; следовательно, гиперморфоз представляет собой усложнение неполного превращения, но, вероятно, может рассматриваться и как переходная к полному превращению модификация метаморфоза.

Гиперметаморфоз *(hypermetamorphosis)* представляет собой также усложнение, но уже полного превращения, т. е. может рассматриваться как избыточное полное превращение (рис. 57). Его характерная особенность — присутствие нескольких форм личинок, а иногда и куколок. Действительно, вылупившиеся из яйца личинки I возраста подвижны, а в последующих возрастах становятся малоподвижными, червеобразными. Столь резкие отличия между молодой и старшими личинками связаны с разным их образом жизни: первые после выхода из яйца активно бегают, ищут добычу, но, разыскав ее, линяют, превращаясь в паразитических личинок, биологическая функция которых уже состоит в росте и питании.

Избыточное полное превращение характерно для жуков из семейства нарывников, или майковых *(Meloidae)*, а также наблюдается у па-

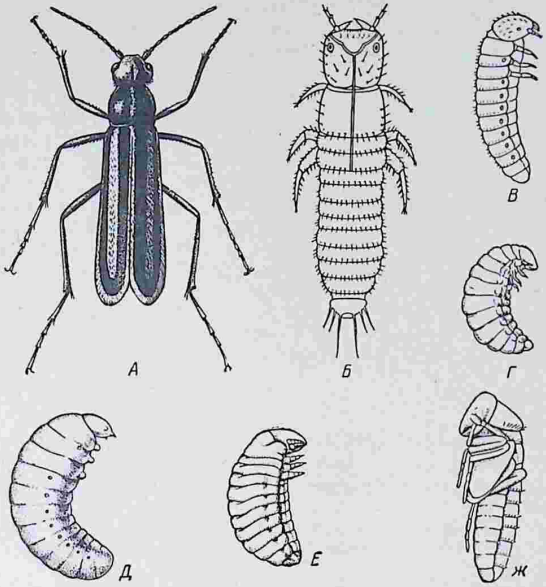


Рис. 57. Гиперметаморфоз жука-нарывника *Epicauta* (по Порчинскому). *А* — взрослое насекомое; *Б* — камподеовидная личинка (I возраста); *В* — *Д* — последующие червеобразные личинки; *Е* — предкуколка, *Ж* — куколка

разитических мух-жужжал *(Bombyliidae)*, у веерокрылых *(Strepsiptera)* и в некоторых других случаях.

Совсем иное содержание имеют две первичные формы метаморфоза — анаморфоз и протоморфоз.

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

стигается лишь во взрослой фазе. Этот тип превращения широко представлен у ряда низших членистоногих, сохранился среди насекомых только у бессяжковых и является одним из показателей их примитивности.

Протоморфоз (*protomorphosis*), или первичное превращение, характеризуется линькой во взрослом состоянии, некоторым сходством личинки со взрослой фазой, но отсутствием подразделения личиночного тела на грудь и брюшко. Этот тип превращения установлен А. Г. Шаровым для одного из низших отрядов — щетинохвосток (*Thysanura*), но в сущности сюда следует отнести и метаморфоз двух других отрядов низших насекомых — подур (*Podura*) и двухвосток (*Diplura*). Прежде у всех этих насекомых постэмбриональное развитие называлось эпиморфозом. В измененном состоянии протоморфоз выражен и у самых низших из крылатых насекомых — поденок.

Во многом протоморфоз очень сходен с гипоморфозом; однако последний является упрощенным неполным превращением, тогда как протоморфоз должен считаться первичным, т. е. исходным типом превращения.

Таким образом, у насекомых наблюдаются следующие типы метаморфоза.

1. Анаморфоз (*anamorphosis*) — бессяжковые (*Protura*).

2. Протоморфоз (*protomorphosis*) — подуры (*Podura*), двухвостки (*Diplura*), щетинохвостки (*Thysanura*) и в измененном состоянии у поденок (*Ephemeroptera*).

3. Гемиметаморфоз (*hemimetamorphosis*) — стрекозы (*Odonatoptera*), ортоптероидные (*Orthopteroidea*) и большинство гемиптероидных (*Hemipteroidea*).

3а. Гипоморфоз (*hypomorphosis*) — вторичнобескрылые *Hemimetabola*, включая и отряды гриллоблаттид (*Grylloblattida*), гемимерид (*Hemimerida*), пухоедов (*Mallophaga*) и вшей (*Anoplura*).

3б. Гиперморфоз (*hypermorphosis*) — часть равнокрылых (*Homoptera*), именно алейродиды (*Aleyrodinea*) и самцы кокцид (*Coccinea*); трипсы (*Thysanoptera*).

4. Голометаморфоз (*holometamorphosis*) — жуки (*Coleptera*), нейроптероидные (*Neuropteroidea*) и мекоптероидные (*Mecopteroidea*).

4а. Гиперметаморфоз (*hypermetamorphosis*) — веерокрылые (*Strepsiptera*), немногие жуки и немногие двукрылые.

Фаза куколки. Эта фаза развития и метаморфоза свойственна только насекомым с полным превращением. Закончив свой рост, личинка последнего возраста названных насекомых прекращает питание, становится неподвижной, линяет в последний раз и превращается в куколку. Иногда предкуколочное состояние покоя обозначается как особая стадия — предкуколка.

Характерная особенность куколки — неспособность питаться и очень часто пребывание в неподвижном состоянии. Она живет за счет запасов, накопленных личинкой, и часто рассматривается как фаза покоя. В действительности же это только внешнее впечатление: в фазе куколки происходят интенсивные процессы внутренней перестройки личиночной организации на имагинальную. Внешне куколка, хотя и не похожа на имаго, но уже имеет ряд признаков взрослой фазы — наружные зачатки крыльев, ноги, усики, фасеточные глаза и пр. (рис. 58).

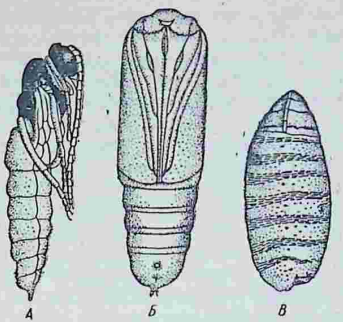


Рис. 58. Типы куколок. *А* — открытая (наездника); *Б* — покрытая (бабочки); *В* — скрытая (мухи) (по Иммсу)

Нередко перед окуклением личинки окружает себя коконом. Обычно он делается из шелка, но часто шелк служит лишь для скрепления огрызков пищи и другого субстрата, из которого состоит сам кокон. В некоторых случаях кокон укрепляется другими выделениями, иногда мальпигиевых сосудов. Внутри этого кокона происходит окукление и таким образом куколка оказывается защищенной от внешних условий стенками кокона. Коконы делают многие гусеницы бабочек, личинки пилильщиков, наездников и др.

Но многие личинки жуков и гусениц бабочек не делают кокона, зато окукляются в почве и здесь изготовляют себе округлую полость, укрепляя ее стенки экскрементами или другим способом; образуется земляная ячейка, или колыбелька. Иногда местом окукления служат стебли растений, свернутые листья, но наблюдается и открытое окукление без всякого кокона, например у дневных бабочек.

Куколки разных насекомых существенно отличаются друг от друга особенностями строения; в связи с этим различают следующие три основные типа куколок (рис. 58).

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

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

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

Скрытые куколки покрыты затвердевшей несброшенной личиночной шкуркой, которая, следовательно, играет роль оболочки, или *ложного кокона.* Такой ложный кокон часто называют *пупарием.* Внутри этого пупария находится типичная открытая куколка; в связи с этим некоторые авторы считают этот тип всего лишь модификацией открытых куколок. Свойственны высшим двукрылым (круглошовные).

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

Фаза имаго. Выведшее из куколки насекомое имеет уже признаки взрослой фазы, но первое время крылья остаются свернутыми. В таком же нерасправленном виде находятся крылья сразу после последней личиночной линьки и у насекомых с неполным превращением. Лишь спустя короткое время насекомое расправляет свои крылья, его покровы уплотняются и окрашиваются; возникает вполне сформировавшееся взрослое насекомое.

Во взрослой фазе насекомые не совершают линек и не способны к росту. Исключение составляют лишь поденки, а также низшие насекомые — щетинохвостки, подуры, двухвостки и, возможно, бессяжковые. У поденок существует две взрослые стадии — субимаго и имаго; первая из них неполовозрелая, с короткой жизнью; затем насекомое линяет и превращается в половозрелое имаго. У низших насекомых линьки и рост во взрослой фазе составляют обычное явление; при этом одна или несколько линек наблюдается и в половозрелом состоянии, например у самок после яйцекладки.

Это свойство линять во взрослой фазе, несомненно, является показателем примитивного состояния, так как наблюдается и у ряда многоножек *(Myriapoda).*

Биологическая функция взрослой фазы совсем иная, нежели у личинки, и состоит в расселении и размножении. Это уже функция видовой жизни и направлена на поддержание существования вида. Благодаря

крыльям способность взрослых насекомых к расселению сильно возрастает, а размножение позволяет оставить потомков в новом месте.

Расселение взрослых насекомых совершается как путем активного, так и пассивного перелета. Активные перелеты свойственны обычно крупным насекомым и наблюдаются у ряда видов стрекоз, саранчовых, бабочек, жуков и др., нередко имеют массовый характер. Пассивные перелеты более характерны для мелких насекомых, как тли, мелкие виды бабочек, мухи и др.; благодаря крыльям такие насекомые обладают парусностью, легко подхватываются воздушными токами и могут переноситься на большие расстояния по ветру, совершая своего рода воздушный дрейф.

Переход имаго в половозрелое состояние и половое созревание иногда сопровождается внешними изменениями — изменением окраски тела, увеличением у самки размеров брюшка вследствие сильного развития яичников, наполненных яйцами, а у оплодотворенных самок термитов и муравьев — сбрасыванием крыльев. Особенно разительно изменение окраски у пустынной саранчи: в неполовозрелом состоянии она розоватого цвета, в половозрелом — ярко-желтая. У некоторых других саранчовых половозрелость сопровождается порозовением задних крыльев или появлением на них темного пятна. Для крестоцветных клопов (род *Eurydema*) также характерно изменение окраски в течение жизни имаго; молодые имаго не имеют красного пигмента, который появляется лишь в конце лета или после зимовки, а с наступлением половозрелости сильно развивается черный пигмент. Все эти внешние изменения позволяют судить о состоянии половой сферы у имаго таких насекомых.

Физиология метаморфоза. Метаморфоз сопровождается, помимо внешних изменений, также и *внутренними изменениями.* Важную роль при метаморфозе играют гормоны.

При неполном превращении внутренние изменения протекают постепенно и при переходе во взрослую фазу не сопровождаются коренной перестройкой всей личиночной организации; многие органы личинок без существенных изменений сохраняются у имаго. Даже зачатки яичников и семенников обнаруживаются уже у личинок I возраста, развиваются более или менее постепенно и при переходе во взрослую фазу у одних видов (все поденки) превращаются во вполне зрелые половые железы, у других доразвиваются во взрослом состоянии.

Совершенно иной характер внутренних изменений имеют насекомые с полным превращением. Их личинки резко отличаются от взрослой фазы как строением тела, так и образом жизни; поэтому переход в состояние имаго неизбежно требует коренной перестройки всей морфо-физиологической и биологической организации насекомого. Эта перестройка происходит главным образом в фазе куколки и слагается из двух процессов — *гистолиза* и *гистогенеза.*

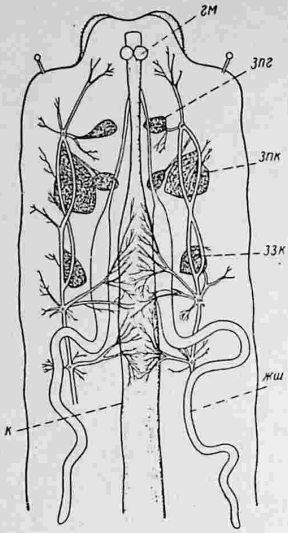


Рис. 59. Имагинальные диски зрелой гусеницы капустной белянки (по Гонину):

гм — головной мозг, *зпг* — переднегрудной зачаток, *зпк* — зачатки передних крыльев, *ззк* — зачатки задних крыльев, *к* — кишечник, *жш* — шелкоотделительная железа

Сущность гистолиза состоит в уничтожении личиночных органов. Происходит распад внутренних органов, который сопровождается проникновением и внедрением в ткани кровяных телец — гемоцитов. Считается, что гемоциты при этом начинают функционировать как пожирающие клетки, т. е. фагоциты, повышенная активность которых приводит к разрушению и поглощению вещества тканей. Несомненно, при этом происходят и химические изменения в тканях, возникающие под воздействием ферментов гемоцитов.

В основном гистолиз протекает на фазе куколки, но начинается он еще в конце жизни личинки последнего возраста. Такая личинка прекращает питание и движение, часто сокращается в размерах и по существу является уже особой стадией, которую часто называют *предкуколкой*. После линьки предкуколка превращается уже в настоящую куколку. Вскрытие куколки в разгаре гистолиза показывает, что ее внутренние органы превращены в жидкую коллоидальную массу, состоящую из крови, обогащенной продуктами распада. В целом содержимое куколки как бы возвращается к недифференцированному состоянию яйца.

Гистолиз захватывает и мышечную систему, отчего предкуколка становится неподвижной. Сильное воздействие он оказывает также на пищеварительную систему, но не затрагивает нервной и половой систем, а также спинного сосуда; их развитие и дифференцировка происходят непрерывно, без разрушения, что, несомненно, связано с их важными функциями в индивидуальной и видовой жизни насекомого.

Но гистолиз составляет лишь первую часть внутреннего метаморфоза и сменяется процессом создания тканей и органов имагинальной жизни — гистогенезом. Источником для образования этих новых тканей и органов служат продукты гистолиза, т. е. недифференцированный исходный материал. С другой стороны, очень важную роль при гистогенезе играют

имагинальные зачатки — группы гиподермальных клеток, из которых возникают те или иные ткани и органы. Эти зачатки имагинальных органов закладываются еще в раннем личиночном состоянии, т. е. задолго до окукления, и находятся в малодеятельном состоянии. Но некоторые из них явно увеличиваются с ростом личинки; например, зачатки крыльев имеют вид глубоких подкожных впячиваний — имагинальных дисков (рис. 59), которые после каждой линьки становятся крупнее, но остаются снаружи незаметными.

Соответствующие имагинальные диски дают начало также другим наружным органам взрослого насекомого — ротовым частям, ногам, усикам.

При последней личиночной линьке эти диски вывертываются наружу и образовавшаяся куколка уже оказывается снабженной имагинальными органами.

Гистогенез охватывает также мышечную систему, пищеварительную систему и другие внутренние органы, перестраивая их для новых, имагинальных, функций. В частности, мышечная система перестраивается для новых форм движения, в особенности для полета; пищеварительная система — для новых видов пищи и пр.

Внешне куколка кажется недеятельной; она неподвижна и лишена притока питательных материалов. Однако ее внутренние жизненные процессы, как это ясно из вышеизложенного, не затормаживаются, а протекают с большой результативностью. Одним из показателей этой внутренней жизни куколки является ее дыхание.

Существенную физиологическую функцию при метаморфозе играет эндокринная система. Уже указывалось, что рост и развитие насекомых регулируются серией эндокринных органов — нейросекреторными клетками головного мозга, кардиальными телами, прилежащими телами и переднегрудными железами (см. рис. 33).

Мозговой гормон через аксоны мозга переносится к кардиальным телам, а последние передают его в кровь. Он стимулирует у личинок обмен веществ, а также переднегрудные железы, которые начинают выделять гормон линьки — экдизон, необходимый для нормального развития личинки, способствующий развитию у нее гонад, дифференциации тканей и линьке. Прилежащие тела выделяют у личинки ювенильный гормон, который препятствует линьке во взрослую фазу и стимулирует рост и развитие личиночных органов.

С ростом тела личинки роль ювенильного гормона постепенно затухает; происходит это потому, что рост тела личинки опережает рост прилежащих тел. Ослабление роли ювенильного гормона способствует ослаблению и прекращению деятельности переднегрудных желез, которые существуют лишь у личинок и куколок, а во взрослой фазе дегенерируют. Благодаря такой дегенерации прекращается поступление в кровь



Рис. 60. Схема двух гипотез происхождения и эволюции полного метаморфоза (ориг.)

линочного гормона, линьки прекращаются, насекомое вступает в фазу имаго.

Интересно, что пересадка прилежащих тел в личинку последнего возраста у саранчовых, палочников, клопов и др. способствует тому, что эта личинка линяет не во взрослую фазу, а в дополнительную, ненормальную крупную личинку. Так, в условиях опыта удается увеличить число личиночных возрастов.

Несмотря на ряд неясностей, можно считать твердо установленным, что деятельность эндокринной системы — основной физиологический механизм метаморфоза.

Происхождение метаморфоза. Вопрос о происхождении метаморфоза широко обсуждается в мировой литературе. Действительно, как произошли личинки и почему существуют два столь несходных между собой их типа — имагообразные нимфы и истинные личинки? И другой вопрос — в какой эволюционной связи находятся между собой два основных типа метаморфоза, т. е. неполное и полное превращение?

На последний вопрос возможны два основных ответа: голометаморфоз возник из гемиметаморфоза либо тот и другой тип превращения возникли из одного общего исходного типа. Таким исходным типом можно считать протоморфоз, так как он характерен для большинства первичнобескрылых *(Apterygota)* и в особенности для щетинохвосток, которые по современным воззрениям ближе всего примыкают к крылатым насекомым *(Pterygota)*. Помимо того, признаки протоморфоза свойственны самым низшим из крылатых — поденкам. В соответствии со сказанным, эволюцию метаморфоза можно представить себе в виде двух схем (рис. 60). По одной схеме оба типа возникли из протоморфоза независимо путем дивергенции, по другой — метаморфоз усложнялся постепенно, по единой общей линии.

Сторонники второй точки зрения считают личинок насекомых с неполным превращением, т. е. нимф, родоначальными для истинных личинок; по их мнению, из сходных с имаго нимф произошли путем эволюционного преобразования червеобразные личинки насекомых с полным превращением. Причину такого преобразования здесь видят в дифференциации условий жизни личинок и имаго. Личинки приспособились к жизни внутри растений или в другой богатой пищей среде, либо в почве, стали менее подвижными и червеобразными и превратились в фазу питания и роста, утратив при этом органы, имевшиеся при свободном образе жизни,— сложные глаза, длинные усики, а нередко и ноги. Поэтому личинки насекомых с полным превращением при такой трактовке их генезиса являются вторичными, так как утратили признаки имагообразных личинок.

Другие представления о происхождении полного метаморфоза и имагообразных личинок связаны с именами итальянского ученого А. Берлезе и русского исследователя И. И. Ежикова. По их мнению, личинки насекомых с полным превращением возникли вследствие выхода из яйца на более ранних стадиях своего развития. Выше, при рассмотрении эмбрионального развития, уже говорилось о предложении Берлезе различать три стадии эмбриона — протоподную, полиподную и олигоподную. При вылуплении, например, на полиподной стадии возникает личинка с брюшными ногами (гусеницы бабочек, ложногусеницы пилильщиков), а на олигоподной — без брюшных ног (личинки жуков, сетчатокрылых). Образно говоря, личинки насекомых с полным превращением являются как бы свободно живущими эмбрионами. Одной из причин такой эмбрионизации личинок считается малое содержание питательного желтка в яйцах насекомых с полным превращением; поэтому личинки не успевают пройти все свое развитие за счет запасов яйца и вынуждены вылупляться на более ранних стадиях развития. У насекомых же с неполным превращением яйца, как более крупные, содержат больше питательного желтка. Поэтому зародыш в своем развитии достигает более поздних стадий и личинка вылупляется уже с признаками имаго.

Что касается гипотезы независимого происхождения неполного и полного превращения, то она связана с именами московских исследователей М. С. Гилярова, А. А. Захваткина и А. Г. Шарова. По их представлениям, гемиметаморфоз и голометаморфоз возникли из более или менее общего источника, каковым может быть протоморфоз первичных крылатых насекомых. При протоморфозе у щетинохвосток и ряда других первичнобескрылых насекомых личинки и имаго обычно живут в сходных условиях — в почве, под растительными остатками и в других защищенных местах. Но приобретение крыльев неизбежно способствовало переходу имаго к открытому образу жизни; вследствие этого нежные, приспособленные к скрытому образу жизни личинки первичных крылатых насекомых также вынуждены были жить открыто и оказались под сильным неблагоприятным воздействием внешних условий. Возникла необходимость приспособления личинок таких первичных крылатых насекомых к этим изменившимся условиям жизни. Процесс приспособления личинок способствовал изменению их самих и протекал двумя путями.

В одних случаях развитие ранних, наименее приспособленных к открытому образу жизни стадий личинок стало все более происходить под защитой оболочек яйца, т. е. в самом яйце. Вылупление все более запаздывало и происходило на более поздних стадиях онтогенеза: возник процесс эмбрионизации развития, т. е. ранние стадии личинки стали эмбриональными. Все это способствовало имагинизации личинок; вылупляющаяся из яйца личинка стала походить на взрослую фазу и оказалась

способной жить в одинаковых с ней условиях. Так возникло неполное превращение.

В других случаях личинки первичных крылатых насекомых перешли к скрытому образу жизни — стали жить в почве, а на более высших этапах эволюции — также в растениях и других богатых пищей субстратах. Благодаря этому у таких личинок все более стали усиливаться червеобразные признаки; этому способствовала также дезэмбрионизация развития, т. е. вылупление из яйца на более раннем этапе развития зародыша. Создался резкий разрыв между фазой личинки и фазой имаго, который и был восполнен образованием фазы куколки. Так возник полный метаморфоз.

В рассмотренной гипотезе есть ряд достоинств. Есть свои достоинства и недостатки и в других гипотезах. Некоторые положения этих гипотез в известной мере подкрепляют друг друга, некоторые — взаимно исключают. Все это говорит о том, что в настоящее время уровень наших знаний еще недостаточен для создания широко приемлемой единой теории происхождения метаморфоза у насекомых.

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ

Размножение насекомых имеет ряд особенностей, которые составляют существенную сторону их биологии и требуют своего рассмотрения. К этим особенностям относятся способы размножения, дополнительное питание, встреча полов и оплодотворение, половая продуктивность.

Способы размножения. Большинство насекомых является яйцекладущими организмами; вылупление из яйца происходит уже после его откладки. Помимо того, размножение у большинства насекомых сопровождается спариванием и оплодотворением, т. е. связано с участием обоих полов; поэтому оно может быть названо *обоеполым,* или бисексуальным, но также обозначается как гамогенетическое размножение. Однако насекомым свойственны и другие способы размножения — *живорождение, партеногенез, педогенез* и *полиэмбриония.*

Живорождение состоит в том, что эмбриональное развитие завершается в теле матери; поэтому вместо откладки яиц на свет производятся личинки или даже предкуколка. Оно наиболее характерно для девственных самок тлей, а также для некоторых мух, как кровососки и овода, но наблюдается и у немногих видов других отрядов. Наиболее частная форма — обычное живорождение, неудачно называемое также яйцеживорождением. Оно состоит в том, что вылупление личинки происходит в яйцевых трубках или в процессе прохождения по яйцеводам; никакого специального органа для развития зародыша нет. Наблюдается у некоторых тараканових, кокцид, трипсов, жуков и мух.

Более специализованной формой является ложноплацентное живорождение, для которого характерно образование сходной с плацентой структуры в маткообразном расширении непарного яйцевода; через эту ложную плаценту происходит питание яиц, которые в большинстве случаев лишены хориона. Этот тип свойствен тлям, а также некоторым паразитам теплокровных, в частности гемимеридам *(Hemimerida)*. Можно назвать также куклорождение, свойственное мухам-кровососкам и мухе це-це; единственная личинка развивается в маткообразном расширении непарного яйцевода матери, где питается через рот за счет выделений придаточных желез. Самка откладывает лишь вполне созревшую, готовую к окуклению предкуколку, которая вскоре превращается в куколку.

Партеногенез, или девственное размножение, характеризуется отсутствием оплодотворения и наблюдается как у яйцекладущих, так и живородящих насекомых, а также и при педогенезе. Он наблюдается у отдельных представителей почти всех отрядов насекомых и не найден лишь у стрекоз и клопов.

В биологическом отношении партеногенез разнообразен и представлен рядом форм. Так, из неоплодотворенных яиц могут развиваться либо только самцы *(арренотокия)* или самки (*телитокия)*, либо оба пола *(амфитокия)*. Помимо того, партеногенез может быть факультативным, постоянным и циклическим. Однако цитологически все это многообразие может быть сведено к двум основным типам партеногенеза — *генеративному* и *соматическому*. Первый характеризуется гаплоидным, т. е. половинным числом хромосом в соматических клетках зародыша, а второй — нормальным диплоидным числом или даже полиплоидным.

Объясняется это следующим. Известно, что незрелые половые клетки вступают в мейоз, т. е. деление с редукцией числа хромосом; этим половые клетки отличаются от соматических, которые имеют двойной, диплоидный, набор хромосом. Такое деление является нормой и еще сохраняется при генеративном партеногенезе; благодаря этому зародыш и имеет уменьшенное вдвое против нормы, т. е. гаплоидное число хромосом. Естественно, что такое состояние организма — отклонение от нормы, и поэтому возникают механизмы восстановления у потомков диплоидного набора. Это и происходит при соматическом партеногенезе путем выпадения редукционного деления или путем слияния образовавшихся гаплоидных ядер.

У ряда видов партеногенез носит частичный характер, т. е. наблюдается непостоянно, возникая лишь при некоторых внешних воздействиях или при определенном физиологическом состоянии яйцекладущей самки. Такой партеногенез называют *факультативным*. Одной из наиболее обычных форм факультативного партеногенеза как раз и служит генеративный партеногенез; ткани зародыша имеют в клетках, как уже указывалось выше, гаплоидный набор хромосом. При этой форме из неоплодо-

творенных яиц развиваются, как правило, самцы, т. е. размножение приобретает характер арренотокического партеногенеза. Это характерно для медоносной пчелы, ряда наездников и других паразитических перепончатокрылых, некоторых кокцид, алейродид, трипсов и др.

Другая форма партеногенеза — факультативная телитокия, при которой из оплодотворенных яиц развиваются самцы и самки, а из неоплодотворенных — только самки. Образование яйца сопровождается редукционным делением; но при этом ядро в неоплодотворенном яйце не остается гаплоидным, а становится диплоидным или даже полиплоидным вследствие слияния образующихся гаплоидных ядер. Следовательно, это уже пример соматического партеногенеза. Он известен у некоторых палочников, саранчовых — тетригидовых *(Tetrigoidea)*, кокцид, пилильщиков и др. и характеризуется обычно наличием в популяциях не только самок, но и самцов.

Особую форму соматического партеногенеза составляет постоянная телитокия, при которой самцы отсутствуют или редки и из неоплодотворенных яиц развиваются только самки. Процесс развития яйца протекает без редукции хромосом, поэтому в ядре поддерживается диплоидное состояние, но нередки случаи и полиплоидии. Этот вид партеногенеза широко распространен и известен у некоторых кузнечиков, тараканов, кокцид, жуков, в частности долгоносиков, у пилильщиков и др.

Наконец, у тлей, орехотворок и некоторых мух-галлиц наблюдается циклический партеногенез. Он состоит в правильном чередовании обоеполых и девственных поколений, т. е. представляет собой одну из форм *чередования поколений,* или гетерогонии. При этом потомство неоплодотворенной самки может длительное время состоять только из самок, но в конце концов всегда наступает также арренотокия и даже амфитокия; благодаря этому восстанавливается обоеполое размножение. Подробнее цикл развития тлей рассмотрен в разделе «Систематики и классификации» (см. стр. 222).

В целом партеногенез играет существенную роль в жизни соответствующих видов насекомых и, несомненно, имеет приспособительное значение. Благодаря партеногенезу вдвое увеличивается потенциал размножения, так как вместо двух особей разных полов репродукцией занят только один пол; следовательно, приобретение способности к партеногенезу равноценно удвоению половой продукции, если соотношение полов у исходного вида или поколения составляло 1 : 1. Партеногенез также увеличивает шансы на расселение вида; поэтому девственно размножающиеся виды часто имеют обширный географический ареал. Факультативный партеногенез позволяет также многим видам преодолеть воздействие неблагоприятных условий среды.

Помимо охарактеризованного выше естественного партеногенеза возможен и искусственный партеногенез, т. е. искусственная активация не-

оплодотворенных яиц различными внешними воздействиями. Впервые А. А. Тихомиров еще в 1886 г. добился развития неоплодотворенных яиц у тутового шелкопряда, а в наше время Б. Л. Астуаров разработал методы регуляции пола у данного шелкопряда. Благодаря этому создались возможности повышения продуктивности шелководства путем искусственного получения самцов, коконы которых крупнее и ценнее, чем у самок. Нет сомнения, что разработка методов искусственного партеногенеза и регуляции пола у других полезных насекомых, например у энтомофагов, может также иметь значение для практики.

Педогенез, или детское размножение, представляет собой размножение на фазе личинки. Впервые он был открыт русским исследователем Н. Вагнером в 1862 г. у личинок галлиц (*Cecidomyidae*) из рода *Miastor*, но затем обнаружен у других галлиц, а также у отдельных видов жуков и клопов. В яичниках личинки происходит партеногенетическое развитие яиц, из которых возникают личинки, поедающие тело материнской личинки при выходе из нее наружу; личинки нового поколения в свою очередь размножаются педогенетически и так происходит развитие нескольких поколений, которые в конце концов сменяются серией обоеполых поколений со взрослой фазой. Таким образом, педогенез является по существу одной из форм партеногенеза, а весь годичный цикл жизни при нем — одной из форм гетерогонии, т. е. смены поколений.

Полиэмбриония, или многозародышевое размножение, представляет собой размножение на фазе яйца, свойственно некоторым паразитическим перепончатокрылым и веерокрылым и впервые было открыто французским исследователем П. Маршалем в 1898 г. При полиэмбриогении в тело хозяина откладывается одно яйцо, которое затем путем сложных преобразований разрастается в длинную цепочку из многих десятков яиц; каждое яйцо дает свою личинку, которая затем дорастает до куколки и дает взрослую особь. Яйца размножающихся с помощью полиэмбриогении насекомых мелки и бедны питательным материалом; но за счет использования веществ хозяина они приобретают возможность к резкому увеличению своей массы, а последующие фазы — возможность дальнейшего развития и достижения взрослого состояния.

Полиэмбриония является, следовательно, выгодным приспособлением паразитических насекомых и обеспечивает резкое увеличение численности потомков при ничтожном расходе живого вещества матери. Она по существу должна рассматриваться как бесполое размножение, чем резко отличается от обычного гамогенетического, а также партеногенетического и педогенетического размножения, которые являются уже половыми его формами.

Дополнительное питание. Способность к размножению проявляется у одних насекомых вскоре после окрыления, у других — через более или

менее продолжительный срок. Происходит это вследствие неодинаковой половозрелости окрылившихся особей.

Некоторые уже сразу после превращения в имаго имеют вполне созревшие половые продукты и способны к спариванию и яйцекладке, не нуждаясь при этом в питании. Таковы поденки, многие бабочки (коконопряды, шелкопряды, волнянки и др.), ряд двукрылых (комары-долгоножки, овода, гессенская муха и другие галлицы) и некоторые другие насекомые. Все они имеют недоразвитые ротовые органы и не способны к приему пищи. Жизнь имаго у них непродолжительна и часто ограничивается немногими днями или даже часами, необходимыми лишь для спаривания и откладки яиц; после выполнения этой функции насекомое умирает. Поэтому у таких насекомых разделение биологических функций между личинкой и взрослой фазой достигло наибольшей степени.

Однако в большинстве случаев окрылившиеся особи неполовозрелы, нуждаются в более или менее продолжительном питании и только после этого созревают для размножения. Питание в имагинальной фазе, необходимое для созревания половых продуктов, называется *дополнительным*. Период дополнительного питания может быть различной продолжительности — в зависимости от вида насекомого, условий жизни взрослой фазы, а иногда и личинки. Поэтому половозрелое состояние может наступить в одних случаях через 5—10 дней, в других — через месяц и более.

Дополнительное питание характерно и обязательно прежде всего для зимующих во взрослом состоянии видов, так как зимовка сопряжена с растратой питательных резервов жирового тела. Такие виды весной после зимовки всегда нуждаются в дополнительном питании, в связи с чем растениеядные виды в это время могут сильно вредить. Этим объясняется сильная вредоносность в весенний период таких вредителей, как клопы-черепашки, свекловичный долгоносик, клубеньковые долгоносики, земляные блошки, майские хрущи и др. Перезимовавшие самки комаров-кровососов (малярийный комар и другие виды) для полового созревания также нуждаются в приеме пищи и без кровососания остаются неполовозрелыми даже если они перед зимовкой приняли порцию крови.

Дополнительное питание возможно и у видов, не зимующих во взрослой фазе,— таких, как большинство саранчовых, многие бабочки и пр. Иногда дополнительное питание может быть необязательным и происходит в тех случаях, когда личинки жили в неблагоприятных условиях, недостаточно питались и не накопили необходимых резервов; тогда взрослые особи оказываются неполовозрелыми и нуждаются в дополнительном питании. Если же жизнь и питание личинок протекали в благоприятных условиях, необходимость в дополнительном питании может отпасть, что и наблюдается, например, у лугового мотылька и озимой совки.

Встреча полов и оплодотворение. Важным условием размножения является встреча полов, спаривание и оплодотворение.

Встреча самца и самки обеспечивается применением различных опознавательных видовых сигналов — звуковых, зрительных, химических. Звуковые сигналы часто имеют характер стрекотания и особенно типичны для прямокрылых (саранчовые, сверчки, кузнечики) и певчих цикад. Каждый вид имеет свой, только ему свойственный набор подаваемых звуков, легко распознаваемый особями этого вида; записанное на магнитофон стрекотание привлекает особей только данного вида. Такие насекомые имеют свои звуковые органы, причем в одних случаях способностью издавать звук обладают оба пола (многие саранчовые, некоторые кузнечики и пр.), в других — только самец (певчие цикады, большинство кузнечиков и сверчки). Строение звуковых органов и способы издавать звуки весьма разнообразны и описываются в разделе «Систематика и классификация» при характеристике отдельных систематических групп.

Зрительные опознавательные сигналы часто проявляются в яркой окраске тех или иных частей или всего тела в целом. Так, дневные бабочки часто имеют ярко окрашенную верхнюю сторону крыльев и могут опознаваться не только при посадке, когда они держат крылья плоско на субстрате и демонстрируют окраску верхней стороны, но даже и во время полета. Многие саранчовые имеют ярко окрашенные задние голени и бедра, у других ярко окрашены задние крылья; при взлете и раскрывании крыльев возникает резкий цветовой сигнал, привлекающий особей своего вида. У ряда видов бабочек с внешне одинаково окрашенными крыльями обнаружены резкие половые отличия в интенсивности ультрафиолетового излучения; следовательно, крылья у таких бабочек могут служить световым сигналом, скрытым от человеческого глаза.

Химические видовые сигналы, очевидно, широко распространены у насекомых и частью рассмотрены раньше (см. стр. 83). Благодаря выделению привлекающего вещества — полового аттрактанта — обеспечивается встреча полов.

Оплодотворение составляет важнейшую сторону биологии размножения, отличается у насекомых большим разнообразием форм и специфично у тех или иных систематических групп. Закономерности эволюционного развития способов оплодотворения и связь их со средой недавно были вскрыты М. С. Гиляровым.

У тех низших насекомых (*Apterygota*), которые еще сохранили связь с влажной средой и живут в почве или гнилой древесине (двухвостки, часть подур), оплодотворение не сопровождается контактом самца и самки, т. е. происходит без спаривания. Самцы рассеивают капельки спермы или сперматофоры в местах обитания вида, притом часто даже в отсутствие самки. Оплодотворение происходит при встрече самки с этими порциями семени путем захватывания его половым отверстием самки.

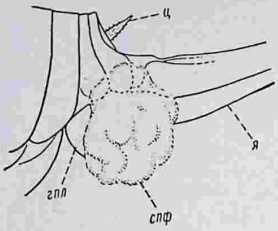


Рис. 61. Конец брюшка самки кузнечика со сперматофорой (по Болдыреву):
ц — церк. *спф* — сперматофора, *гпл* — генитальная пластинка, *я* — яйцеклад (часть)

Следовательно, сперма первоначально находится во внешней среде и лишь затем попадает без участия самца в половые пути самки, т. е. во внутреннюю среду. Таким образом, это оплодотворение является наружно-внутренним без спаривания и ведет свое происхождение от наружного неизбирательного оплодотворения, свойственного водным организмам, когда сперма просто выводилась в водную среду (низшие водные членистоногие, водные кольчатые черви). Наружно-внутреннее оплодотворение без спаривания, очевидно, является у насекомых наиболее примитивной его формой и могло возникнуть лишь в среде, насыщенной влагой; поэтому оно и характерно для влаголюбивых низших насекомых, живущих в почве, гнилой древесине и в сходной среде.

В условиях воздушной среды такое наружно-внутреннее оплодотворение без спаривания становится невозможным, так как поведет к быстрому высыханию и гибели открыто рассеянных порций семени. В связи с этим при переходе к наземному и воздушному образу жизни возникает необходимость в спаривании и в сокращении периода пребывания семени во внешней среде.

Первоначально оплодотворение в такой среде еще имеет наружно-внутренний характер, но самец уже сближается с самкой, а порции откладываемого семени быстро подхватываются самкой в одних случаях с помощью самца, в других — без его участия. Таким образом, здесь уже наблюдаются зачатки спаривания, сокращается срок пребывания семени во внешней среде, но нет еще настоящей копуляции, т. е. тесного сближения обоих полов при спаривании. Этот тип оплодотворения наблюдается у тех низших насекомых, которые живут в менее влажной, чем почва, среде, но еще связаны с ее поверхностью, т. е. живут в подстилке, под камнями, в толще густого травостоя и пр. Сюда относятся щетинохвостки и представители слитнобрюхих подур.

У высших, или крылатых, насекомых *(Pterygota)* в связи с переходом их взрослой фазы к жизни в воздушной среде, т. е. в условиях дефицита влаги, наружно-внутреннее оплодотворение заменяется внутренним и сопровождается копуляцией. В низших отрядах и подотрядах крылатых оплодотворение сопровождается выделением сперматофоры, которая сразу подхватывается половыми придатками самки (рис. 61). Так про-

исходит оплодотворение у тараканових, богомоловых, длинноусых прямокрылых, сетчатокрылых. Но в высших группах крылатых сперматофора либо вводится непосредственно в половые пути самки (саранчовые, часть клопов, жуков, ручейников, перепончатокрылых, некоторые низшие двукрылые, чешуекрылые), либо сперматофоры полностью утрачиваются и в половые пути самки при копуляции вводится одна сперма (термиты, клопы, трипсы, скорпионовы мухи, часть жуков, ручейников, перепончатокрылых, большинство двукрылых). В обоих случаях для введения половой продукции у самца вырабатывается соответствующий аппарат — копулятивный орган, или эдеагус.

Описанная выше эволюция типов оплодотворения у насекомых возникла, по М. С. Гилярову, в результате смены сред обитания, именно в связи с выходом насекомых в течение их филогенеза из почвы в воздушную среду. А в целом она является еще одним доказательством развиваемой Гиляровым концепции о происхождении наземных членистоногих, включая и насекомых, от водных предков через посредство почвы как промежуточной среды, совмещающей свойства водной и воздушной сред жизни.

После оплодотворения самка вскоре приступает к откладке яиц (или живорождению). В ряде случаев наблюдается повторное спаривание и повторное размножение, особенно если продолжительность жизни имаго исчисляется не немногими днями (как, например, у поденок, шелкопрядов и пр.), а более длинным периодом; у отдельных видов (некоторые долгоносики и чернотелки среди жуков) она может достигать даже нескольких лет.

Плодовитость. Плодовитость насекомых нередко очень велика, но не является величиной постоянной. Определяется она двумя факторами: наследственными свойствами вида (строение и величина яичников), т. е. его потенциалом размножения, и воздействиями внешней среды. При благоприятных внешних условиях потенциал размножения реализуется в наибольшей степени. Так, самка хлопковой совки может отложить за свою жизнь до 2700 яиц, озимая совка — до 1200—1800 яиц, луговой мотылек — до 800, гессенская муха — до 500, хлебные пилильщики — до 50. В отдельных случаях плодовитость может достигать поразительных размеров, особенно у общественных насекомых. Например, самка (матка) медоносной пчелы откладывает в день до 3 тыс. яиц, а у термитов — даже до 30 тыс.

Однако потенциал размножения далеко не всегда реализуется полностью и плодовитость может быть сильно снижена под влиянием неблагоприятных условий внешней среды — погоды, условий питания и пр. Следовательно, в конечном счете плодовитость контролируется экологическими факторами, что и будет более подробно рассмотрено в разделе «Экология».

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ

Понятие о поколении. Весь цикл развития насекомого, начиная с фазы яйца (а при живорождении — с отрождения личинки) и кончая взрослой фазой, достигшей половой зрелости, обозначается понятием *поколение,* или *генерация.* Продолжительность генерации изменяется в значительных пределах и зависит от двух основных факторов — наследственной ритмики жизненного цикла и влияния внешних условий жизни.

Свойственный насекомым высокий уровень обмена веществ обеспечивает им повышенную скорость роста и развития. Особенно это относится к более молодым или эволюционно прогрессивным группам, нередко обладающим к тому же и особо малыми размерами тела.

Так, многие виды мух успевают в течение одного года дать два или несколько последовательных поколений. Например, известные вредители хлебных злаков — гессенская и шведская мухи — имеют в году 2—5 поколений; при этом число поколений у названных видов зависит от географической широты местности и от воздействия погоды. Различные виды тлей отличаются еще более быстрым жизненным циклом и могут дать в году до 10—15 и более генераций. В соответствии со сказанным различают насекомых с двойной, тройной или многократной генерацией; такие виды обозначаются как дву- или трехгенерационные (би- или тривольтинные) или многогенерационные (поливольтинные).

С другой стороны, многие виды требуют для своего развития более длительного срока — года или даже нескольких лет. Обычно это свойственно более крупным насекомым либо относящимся к более древним и примитивным группам. Так, большинство саранчовых, клопы-черепашки, многие жуки и др. вне зависимости от внешних условий развиваются лишь в одном поколении; это постоянно одногенерационные, т. е. облигатно моновольтинные виды. Но нередко одна генерация наблюдается на севере ареала у таких видов, которые в более южных областях своего распространения имеют 2—3 или более поколений. Так, яблонная плодожорка и капустная белянка в северной зоне своего ареала вследствие недостатка тепла имеют всего лишь одно поколение, тогда как южнее они дают 2—3, а в наиболее теплой зоне — даже 4—5 поколений в году.

К числу насекомых, развитие которых требует двух и более лет, относятся, в частности, многие из тех, которые в фазе личинки развиваются в воде или почве. Таковы многие поденки и стрекозы, ряд видов жуков и пр. Так, генерация хлебного жука-кузьки двухгодичная, у майского хруща и жуков-щелкунов — трех-четырехгодичная и пр. Иногда весь жизненный цикл охватывает еще большее число лет; особенно замечательны в этом отношении североамериканские певчие цикады из рода *Magicicada,* все развитие которых продолжается 13 или даже 17 лет!

Если после откладки яиц родители быстро отмирают, а сам период кладки был непродолжительным, то даже при нескольких поколениях каждое из них четко отграничено от предыдущей и последующей генерации. Но очень часто продолжительность жизни имаго может быть значительной, а период яйцекладки растянутым; в этих случаях поколения налегают друг на друга и их разграничение становится затруднительным.

Сезонное развитие и годичный цикл. Числом поколений не исчерпываются особенности жизненного цикла насекомых. Существенной его стороной является также сезонное прохождение той или иной фазы развития. Особенно важно различать период зимовки и период активной жизни. В одних случаях зимовка происходит в фазе яйца (многие саранчовые, кузнечики и тли, непарный шелкопряд и др.), в других — в фазе личинки или куколки (многие бабочки, жуки и др.), в третьих — во взрослой фазе (клопы-черепашки, земляные блошки, свекловичный и другие долгоносики и пр.).

Естественно, что период активной жизни вида может приходиться на различные сезоны года — весну, лето или осень — в зависимости от зимующей фазы и числа поколений; существенное влияние могут оказать и внешние условия. Следовательно, сезонное развитие может быть неодинаковым даже у видов с одним и тем же числом генераций в году. Например, клопы-черепашки и многие саранчовые имеют одно поколение в году, но первые зимуют во взрослой фазе, а вторые — в фазе яйца. Отсюда эти насекомые существенно различаются особенностями своего сезонного развития; у клопов-черепашек весна и конец лета — начало осени приходится на взрослую фазу, тогда как у саранчовых взрослые особи появляются только летом и часто живут до осени.

Особенности сезонного развития и зимующая фаза того или иного вида насекомого определяют специфику его жизненного цикла в течение целого года; следовательно, каждый вид может быть охарактеризован своим, свойственным ему *годичным циклом* жизни. Установление жизненного цикла является важнейшим этапом в познании биологии вида, без чего не может быть и речи о разработке каких-либо практических мероприятий — мер борьбы с вредными видами и мер использования полезных видов.

Иногда годичный цикл осложняется явлениями смены поколений и временной задержкой и остановкой развития — диапаузой. *Смена поколений*, или гетерогония, особенно характерна для тлей; у них одно обоеполое (гамогенетическое) поколение дает начало многим партеногенетическим поколениям. Партеногенез у тлей приобретает форму сезонного, периодического явления и осложняется также живорождением, полиморфизмом и нередко сменой кормовых растений. В целом годичный цикл тлей становится очень сложным; подробнее он изложен при рассмотрении этих насекомых в разделе «Систематика и классификация».

Гетерогония свойственна и некоторым другим насекомым, например орехотворкам *(Cynipidae)*, но не достигает такой сложности, как у тлей. Так, у ряда орехотворок летне-осеннее поколение состоит из партеногенетических самок, а весеннее — из обоих полов; при этом галлы, образуемые этими поколениями, и сами орехотворки настолько отличаются между собой, что прежде относились к разным видам или даже родам.

Вопрос о причинах, вызывающих тот или иной годичный цикл, является очень сложным и разработан пока еще недостаточно. Но в самом общем виде можно сказать, что годичный цикл и сезонное развитие того или иного насекомого определяются двумя основными причинами: наследственными свойствами и воздействием внешней среды.

Среди факторов внешней среды решающее значение в регулировании годичного цикла приобретают температура, влажность и в особенности длина дня, т. е. длина фотопериода. Рассмотрение особенностей воздействия этих факторов на развитие насекомых составляет уже задачу экологии (см. раздел «Экология»).

Приспособление годичного цикла развития к местным климатическим условиям часто достигается с помощью *диапаузы* — временной задержки развития; диапауза поэтому становится важнейшим регулирующим механизмом в годичном цикле насекомых и более подробно рассматривается ниже.

В конечном итоге жизненный цикл каждого вида имеет свои характерные особенности и может быть охарактеризован числом поколений в году, зимующей фазой и фазами активной жизни, способами размножения, сменой поколений, диапаузой. В результате появление и развитие отдельных фаз насекомого в природе оказываются фиксированным во времени.

Многолетние наблюдения за годичным циклом видов позволяют установить средние и крайние календарные даты появления и развития отдельных фаз и связать их с наступлением ряда других природных явлений — со сроками цветения, плодоношения и развития отдельных видов растений, с наступлением тех или иных показателей длины дня, средних температур воздуха и пр. Такие ежегодные фенологические наблюдения позволяют установить конкретные, ежегодно повторяющиеся явления в жизни насекомых в зависимости от условий среды, т. е. выяснить *фенологию* вида.

Для наглядного изображения годичного жизненного цикла того или иного вида насекомого применяются графические схемы с условными обозначениями отдельных фаз развития; такие схемы получили название фенологических календарей (рис. 62). Эти календари, составленные по многолетним данным, можно применять для прогноза сроков появления и развития вредных и полезных видов насекомых.

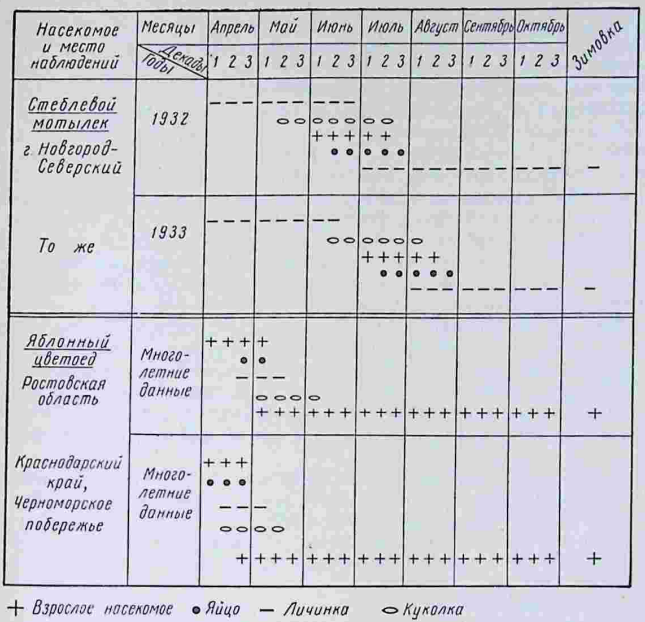


Рис. 62. Фенологический календарь развития стеблевого мотылька и яблонного цветоеда (по Добровольскому и Щеголеву)

ДИАПАУЗА КАК РЕГУЛЯТОР ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА

Определяющие понятия. Диапауза представляет собой состояние временного физиологического покоя и возникает в жизненном цикле как специальное приспособление к переживанию неблагоприятных условий в областях с сезонно-периодическим климатом. В умеренном климате вырабатываются приспособления к жизни в условиях двух основных сезонов года — благоприятного летнего и неблагоприятного зимнего; в тропиках и субтропиках — к жизни во влажном и сухом сезонах.

Диапаузу нельзя смешивать с оцепенением, возникающим под влиянием низких и высоких температур среды. При холодовом и тепловом оцепенении физиологические процессы также затормаживаются, но это снижение или прекращение активности насекомого не имеет глубокого приспособительного значения; поэтому более или менее длительное холодовое или тепловое оцепенение приводит к неэкономному расходованию питательных резервов в организме, вызывает патологические изменения и может быстро привести организм к гибели. Диапауза же обеспечивает экономное использование резервов в организме и позволяет пережить длительные неблагоприятные периоды.

При диапаузе происходит задержка роста и развития особи в течение более или менее длительного срока. Эта задержка возникает под воздействием эндокринной системы на основе нейро-гуморального регулирующего механизма; нервная система контролирует деятельность эндокринной системы, а последняя обеспечивает взаимодействие между органами через посредство жидкой внутренней среды — гемолимфы. В свою очередь, эндокринные органы находятся под воздействием внешней среды; внешняя среда в сущности программирует жизненный цикл и диапаузу насекомого, вовлекая в работу нервную и эндокринную регулирующие системы, и соответственно настраивает их на выполнение необходимых физиологических процессов.

Следовательно, диапауза находится в сложном взаимоотношении с внешней средой. Более того, диапауза часто возникает задолго до наступления неблагоприятных условий среды и может даже продолжаться после того, как эти неблагоприятные условия уже прошли. Поэтому нельзя считать, что диапауза является лишь непосредственной реакцией на воздействие неблагоприятных условий. Механизм возникновения диапаузы значительно сложнее.

Как приспособление к жизни в условиях сезонно-периодического климата, диапауза находится под контролем тех факторов среды, которые имеют правильную сезонную периодичность. Такими факторами являются длина дня, температура и влажность воздуха, биохимическое состояние кормовых растений. В сезонно-периодическом климате эти факторы среды играют роль информационных сигналов, предупреждающие наступление неблагоприятных для жизни сезонов — зимы в умеренных странах и сухого периода в тропиках и субтропиках. Взаимосвязанное воздействие этих сигнальных факторов среды и вызывает диапаузу у насекомых.

Среди указанных периодических факторов самым совершенным, всегда астрономически точным сигнализатором предстоящего наступления неблагоприятного сезона является длина фотопериода. Сокращение длины дня в странах с умеренным климатом безошибочно сигнализирует о наступлении осени и затем зимы. Менее точно такая сигнализация осу-

ществляется снижением средних температур воздуха, изменением его влажности, изменением состояния кормовых растений; объясняется это тем, что данные факторы среды изменчивы, часто отклоняются от нормы, поэтому не всегда надежны и при резком уклонении от средней нормы могут даже поставить вид в трудные условия жизни.

Признаки и типы диапаузы. Находящиеся в диапаузе личинки и взрослые особи обычно прекращают питание, их мышечная активность нередко снижается и насекомые часто становятся неподвижными или малоподвижными. У личинок прекращается рост и развитие, в яйце прекращается развитие зародыша. Все это свидетельствует о резком снижении обмена веществ в диапаузирующем организме.

Показателем снижения обмена веществ служит уменьшение скорости дыхания и падение потребления кислорода. Например, у зимующего жука-чернотелки *Anatolica* активные питающиеся особи осенью и весной потребляют в час 523—1236 *мм*^{3} кислорода на 1 *г* своего веса, тогда как зимующие диапаузирующие особи потребляют всего 115—437 *мм*^{3}. Благодаря такому снижению уровня жизненных процессов диапауза обеспечивает очень экономное расходование запасных питательных веществ — жира, белков, гликогена. Вследствие этого продолжительность диапаузы может измеряться не только месяцами, но иногда достигает одного-двух и более лет. При высоком уровне обмена веществ это было бы невозможно.

Низкий уровень обмена веществ увеличивает устойчивость к воздействию неблагоприятных условий среды, повышает сопротивляемость к неблагоприятным внешним воздействиям. Так, диапауза увеличивает устойчивость к сухости воздуха и препятствует иссушению организма, что особенно имеет значение в странах с засушливым летом. Происходит также повышение холодостойкости, что особенно существенно для видов, живущих в странах с умеренным климатом и зимним сезоном. Наконец, отмечено повышение устойчивости к ядовитым веществам, что важно учитывать в практике защиты растений и в других случаях борьбы с вредными насекомыми.

Наступлению диапаузы у активных фаз развития и у куколок всегда предшествует период интенсивности питания и накопления запасных питательных веществ. Благодаря этому в организме насекомого, особенно в жировом теле, откладываются большие запасы жировелковых гранул и гликогена, что обеспечивает возможность диапаузирующей фазе длительное время оставаться без питания. Одновременно происходит уменьшение содержания воды в теле. Так, гусеницы яблонной плодожорки в период активной жизни в июле содержат в своем теле 11% жира и 72% воды (по отношению к сухому веществу тела), тогда как в августе к началу диапаузы содержание жира повышается до 18%, а содержание влаги снижается до 58%. Следовательно, обилие резервов и увеличенный

объем жирового тела могут служить существенным показателем диапаузы или скорого ее наступления.

Формы, или типы, диапаузы разнообразны. Она может быть во всех фазах развития, но каждый вид обычно имеет только одну диапаузу, связанную с той или иной фазой развития. Так, в фазе яйца имеет место *эмбриональная* диапауза; она свойственна многим саранчовым, тутовому шелкопряду, дубовой листовертке и др.

Личиночная, или ларвальная, диапауза свойственна, например, среди бабочек боярышнице, златогузке, сосновому шелкопряду, яблонной плодожорке, луговому мотыльку и др.; все эти виды зимуют в фазе гусеницы. *Куколочная*, или пупальная, диапауза также обычна среди насекомых и наблюдается у капустной и репной белянок, капустной и хлопковой совок, капустной и свекловичной мух и др.; все эти виды зимуют в фазе куколки.

Во взрослой фазе имеет место *имагинальная* диапауза, которая характеризуется либо обратным развитием яичников самки, т. е. рассасыванием яиц, либо возникает до половой зрелости; в обоих случаях размножение диапаузирующих имаго становится невозможным. Она свойственна ряду клопов, например клопам-черепашкам, колорадскому жуку и другим листоедам, свекловичному долгоносику, малярийному комару и др.

По времени года диапауза в странах с умеренным климатом может протекать в холодный период года либо в течение вегетационного периода: первая может быть названа *зимней,* вторая — *летней* диапаузой. В некоторых случаях диапауза продолжается более одного года, т. е. имеет затяжной характер; это *двухлетняя* и *многолетняя* диапаузы.

Следует также различать диапаузу *обязательную,* или облигатную, и *необязательную*, или факультативную. Облигатная диапауза характерна для моновольтинных видов и обеспечивает прохождение в течение года только одной генерации. Наблюдается она обычно в таких климатических зонах, где недостаток тепла или других условий не позволяет развиться двум поколениям. Поэтому моновольтинные виды широко представлены в умеренном климате либо в теплом климате с длительным засушливым сезоном.

Примером могут служить саранчовые и клопы-черепашки. Так, большинство саранчовых в умеренном климате зимует в фазе яйца, но яйца откладываются часто еще летом или ранней осенью. После непродолжительного периода эмбрионального развития яйца саранчовых впадают в диапаузу, хотя внешние условия могут оставаться благоприятными для развития яйца. Особенно интересен пример с мароккской саранчой, населяющей южные жаркие и сухие области СССР и средиземноморские страны. Откладка яиц этим видом производится в начале лета, обычно в июне, а на юге ареала еще раньше; но начавшееся развитие

приостанавливается диапаузой, и яйца без развития находятся всю оставшуюся часть лета, осень и зиму, т. е. до 8—9 месяцев в году. Лишь весной, в марте — апреле, наблюдается вылупление личинок. При этом выход из диапаузы, или реактивация, происходит лишь при воздействии на диапаузирующие яйца пониженных температур.

Следовательно, эмбриональная диапауза у саранчовых препятствует быстрому отрождению личинок и устраняет появление второго поколения. Благодаря этому зимовка происходит в фазе яйца, а не в более требовательных к внешним условиям активных фазах развития — личинке или имаго; помимо того, для развития второго поколения может не хватить тепла и пищи. Для выхода из диапаузы, как уже указывалось, необходимо воздействие пониженных температур; это достигается охлаждением яиц в позднеосенний и зимний период, благодаря чему при наступлении тепла весной яйца уже способны к завершению своего развития. Интересно отметить, что собранные ранней осенью яйцекладки саранчовых при переносе их в теплое помещение остаются в диапаузирующем состоянии длительное время; хотя яйца находятся, казалось, в благоприятной среде, отрождения личинок не происходит, что прежде всегда вызывало изумление. Однако путем воздействия на яйца пониженных температур можно добиться отрождения личинок даже осенью.

Таким образом, обязательная эмбриональная диапауза у саранчовых в умеренном климате обеспечивает синхронизацию их жизненного цикла с сезонной сменой внешних условий, т. е. создает возможность наиболее совершенного приспособления к жизни в таком климате.

У клопов-черепашек, серьезных вредителей хлебных злаков, имеется обязательная имагинальная диапауза. Питание взрослых клопов летом на созревающих хлебах обеспечивает накопление в организме богатых питательных резервов, сильное развитие жирового тела; это происходит в преддиапаузный период, после которого клопы отлетают в леса, скрываются под лесной подстилкой, впадают в диапаузу и в таком состоянии остаются зимовать. Весной клопы перелетают на всходы озимых и после дополнительного питания становятся половозрелыми и приступают к размножению. Следовательно, имагинальная диапауза обеспечивает возможность зимовки во взрослой фазе и создает условия для обильного весеннего питания на молодых растениях, богатых питательными веществами. Такой же тип диапаузы наблюдается у свекловичного долгоносика, земляных блошек и других моновольтинных видов, зимующих во взрослом состоянии.

У бабочек боярышницы и златогузки гусеницы отрождаются в конце лета, короткий период питаются листьями древесных пород, но к началу осени собираются в гнезда, прекращают питание, впадают в диапаузу еще задолго до листопада и наступления холодов и зимуют. Такая диапауза молодых гусениц обеспечивает перенос основного роста гусе-

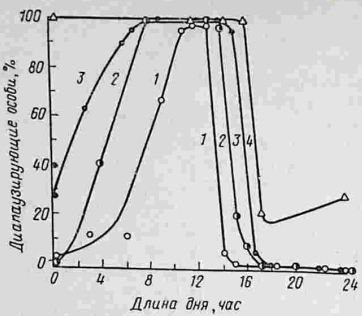


Рис. 63. Изменение числа диапаузирующих особей под влиянием фотопериода у длиннодневных видов (по Данилевскому):

1 — восточная плодожорка (при 24° С), *2* — капустная белянка (при 24° С), *3* — совка *Acronycta rumicis* (при 26° С), *4* — колорадский жук (при 24° С)

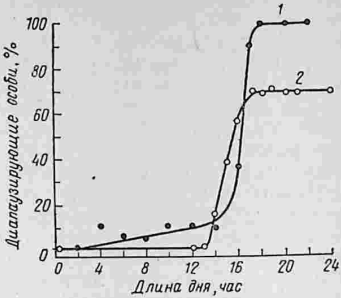


Рис. 64. Изменение числа диапаузирующих особей под влиянием фотопериода у короткодневных видов (по Данилевскому):

1 — цикадка *Stenocranus minutus* (при 20° С), *2* — тутовый шелкопряд (при 15° С)

ниц и их питания на весенний период, когда молодая листва содержит больше питательных веществ, нежели осенняя, закончившая рост листва.

Но обязательная диапауза становится биологически невыгодной в тех случаях, когда климатические условия и возможности питания допускают развитие двух и более поколений. В этих условиях возникает факультативная диапауза. Рост и развитие одного или нескольких поколений происходят без диапаузы, но при наступлении или приближении неблагоприятных условий включается механизм диапаузы; это обрывает развитие и обеспечивает подготовку соответствующей фазы к переживанию неблагоприятного периода — зимы или сухого сезона.

При факультативной диапаузе ведущую регулирующую роль приобретают внешние факторы. Эти факторы включают нервно-гуморальный механизм регуляции сезонного цикла развития насекомого и тем самым создают программу его жизни; развитие вначале идет беспрепятственно, но в том или ином поколении прекращается.

Как показали недавние исследования, среди которых особо следует отметить работы А. С. Данилевского и его сотрудников, ведущим регулирующим и программирующим фактором при факультативной диапаузе в большинстве случаев является продолжительность дня, т. е. длина фотопериода. При этом многие виды насекомых, развивающиеся с факультативной диапаузой, оказались длиннодневными: длинный летний

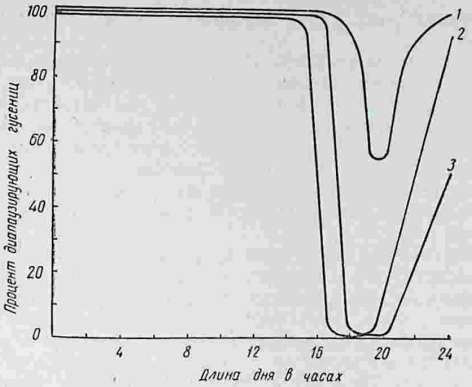


Рис. 65. Изменение числа диапаузирующих особей под влиянием фотопериода у видов промежуточного типа (по Данилевскому):

1 — ивовый шелкопряд (*Leucoma salicis* L.), *2* — желтогузка (*Euproctis similis* Fssl.), *3* — стеблевой мотылек (северная форма)

день с продолжительностью светлого периода 14—17 *ч* и более благоприятствует беспрепятственному развитию, а укорочение дня к осени вызывает диапаузу (рис. 63). К таким видам, в частности, относятся капустная и репная белянки, луговой мотылек, яблонная и восточная плодожорки, озимая совка, малярийные комары, колорадский жук и др.

Короткодневные виды немногочисленны и нередко принадлежат к представителям более теплых климатических зон. Непрерывное развитие у них происходит только при коротком дне, менее 13—16 *ч* в сутки (рис. 64), а длинный день вызывает диапаузу. Сюда относится тутовый шелкопряд, а также цикадка *Stenocranus minutus* F. и немногие другие виды. Естественно, что есть виды и промежуточного типа; у них бездиапаузное развитие происходит только в пределах 18—20 *ч* света в сутки, тогда как при более коротком и более длинном дне гусеницы впадают в состояние диапаузы (рис. 65). Этот тип отмечен у ивового шелкопряда, златогузки и ее родичей, у северной формы стеблевого мотылька и др.

Факультативная диапауза под воздействием фотопериода у одних видов происходит в фазе яйца (тутовый шелкопряд), у других — в фазе личинки (яблонная и другие плодожорки, луговой мотылек, ивовый шелкопряд, златогузка, озимая совка и др.), куколки (капустная и репная

белянки, капустная совка и др.) или имаго (колорадский жук, малярийный комар и др.).

Помимо зависимости от длины фотопериода, факультативная диапауза наблюдается и под воздействием других факторов среды. Так, гессенская муха в более влажном климате и при достаточно влажном лете развивается без диапаузы, дает за сезон 3—5 поколений. Но в степных районах, а также при сухом и жарком лете куколки весеннего поколения при недостатке контактной влажности вступают в диапаузу и в таком состоянии остаются до осени, т. е. до периода с осадками. В этих случаях развиваются только два поколения — весеннее и осеннее, а летние поколения выпадают.

Выход из диапаузы. Важнейшей стороной диапаузы является необходимость своевременного выхода из нее, или *реактивация.* Одним из широко распространенных механизмов реактивации является воздействие пониженных температур; очень часто для выхода из диапаузы достаточно воздействия пониженных положительных температур, т. е. умеренного охлаждения диапаузирующей фазы. Так, охлаждение диапаузирующих куколок бабочек устраняет диапаузу и возобновляет развитие насекомого.

Как показало изучение гигантского шелкопряда *Platysamia,* охлаждение куколок стимулирует деятельность нейросекреторных клеток головного мозга, которые начинают выделять активационный мозговой гормон. Последний переносится через аксоны этих клеток к кардиальным телам и через них попадает в кровь, активизируя обмен веществ и проторакальные железы; эти последние выделяют гормон экдизон, который и способствует линьке куколки и выходу бабочек. Благодаря такому механизму зимующие куколки бабочек через охлаждение выводятся из диапаузы и весной дают бабочек. При отсутствии же охлаждения нейросекреторные клетки мозга остаются неактивными и куколка продолжает находиться в диапаузе.

Таким образом, короткий фотопериод осени способствует переходу куколок в диапаузу, а зимнее охлаждение реактивирует куколку и обеспечивает весной с наступлением тепла вылупление бабочек.

Воздействие пониженных температур вызывает также прекращение эмбриональной диапаузы у зимующих яиц саранчовых, тутового шелкопряда и других насекомых, обеспечивая в весеннее время завершение развития зародыша и вылупление личинок. Как было показано японскими исследователями С. Фукуды и К. Хазегава, нейросекреторные клетки бабочек тутового шелкопряда выделяют гормон диапаузы, который попадает в гемолимфу самки и через яичники передается яйцам; под воздействием этого гормона яйца впадают в диапаузу, развитие их тормозится. Охлаждение яиц, видимо, способствует разрушению этого гормона, что и обеспечивает выход из эмбриональной диапаузы.

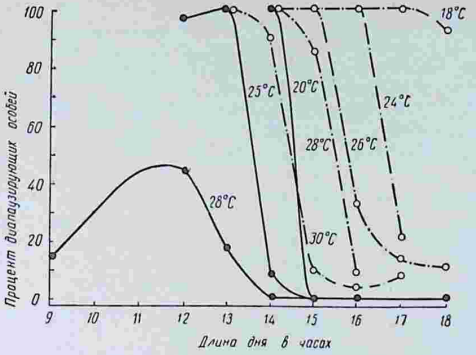


Рис. 66. Сдвиг фотопериодической реакции под воздействием различных температур (по Данилевскому): *сплошные линии* — хлопковая совка, *прерывистые* — колорадский жук

Большое значение в реактивации имеют также высокие температуры. Так, у колорадского жука короткие осенние дни вызывают диапаузу имаго, диапаузирующие жуки зимуют. Выход их из диапаузы весной требует воздействия высоких температур; при 25° С выход жуков из почвы и последующее питание и размножение происходят за 2—3 месяца, но при 38° С на это достаточно только трех недель. У хлопковой совки короткий осенний фотопериод, воздействуя на гусениц, вызывает диапаузу куколки, которая и зимует; выход из диапаузы достигается воздействием на куколок высоких температур весеннего периода.

Высокая температура нередко также тормозит возникновение диапаузы даже при коротком дне осенью. Благодаря этому в более южных широтах эффект короткого дня ослабляется или снимается высокими температурами конца лета — осени, что обеспечивает здесь возможность развития дополнительных генераций. Сходным образом действует и жаркая осень, что также позволяет в этих условиях развиться дополнительному поколению. Следовательно, под воздействием избытка тепла происходит в сущности сдвиг порога фотопериодической реакции в сторону более короткого дня; другими словами, высокая температура среды делает диапаузу возможной при более коротком фотопериоде. Это явление отмечено у хлопковой совки, колорадского жука и других насекомых (рис. 66).

Реактивация может также происходить под воздействием повышен-

ной влажности или, наоборот, сухости. Выше уже отмечалась необходимость контактной влажности для выхода из диапаузы коконов гессенской мухи. С другой стороны, диапаузирующие яйца южноафриканской бурой саранчи (*Locustana pardalina* Walk.) лучше всего реактивируются после полуторамесячной выдержки в сухой среде и последующего увлажнения; тогда дружное отрождение происходит через 8 дней.

Таким образом, механизм реактивации разнообразен и определяется теми условиями среды, в которых существуют те или иные виды насекомых.

Многообразие типов диапаузы у вида. В последние годы было также установлено, что один и тот же вид насекомого может иметь несколько форм диапаузы. Так, для зимней пяденицы характерны две формы диапаузы — эмбриональная и куколочная. Зимовка у этого вида происходит в фазе яйца и эмбриональная диапауза обеспечивает ее успех; куколочная же диапауза происходит летом и приводит к тому, что выход бабочек из куколок оттягивается до поздней осени.

У колорадского жука отмечено даже несколько форм диапаузы: зимняя, летняя и затяжная (многолетняя) диапауза жуков. Сходное явление отмечено и у китайского дубового шелкопряда: неустойчивая кратковременная летная диапауза, зимняя диапауза и затяжная диапауза.

Многообразие форм физиологического покоя обеспечивает наиболее успешное переживание видом неблагоприятных условий, создающихся в разные сезоны года. На эту сторону диапаузы впервые было обращен внимание Р. С. Ушатинской, которая справедливо усматривает во множественности форм диапаузы вида совершенный приспособительный эколого-физиологический механизм, увеличивающий экологическую пластичность вида. Возникновение этого механизма является одним из путей биологического прогресса видов, обеспечивая им высокую численность особей и расширение ареала.

Заключение. В целом факторы среды, вызывающие диапаузу, и факторы среды, выводящие организм из диапаузы, обеспечивают наиболее выгодную для вида синхронизацию своего жизненного цикла с местными сезонными явлениями и через посредство нейро-гуморальной регуляции создают этот жизненный цикл. При этом роль эндокринной системы сводится, видимо, к тому, что отдельные ее элементы тормозят развитие, т. е. способствуют переходу в диапаузу и становятся, следовательно, ингибиторами роста; другие же компоненты эндокринной системы играют роль активаторов, или стимуляторов роста, и выводят организм из состояния диапаузы.

Следовательно, диапаузу можно представить себе как результат антагонистически действующих гормонов, количественное соотношение между которыми программируется в организме воздействиями внешней среды.

ПОЛИМОРФИЗМ

Выше уже указывалось на то, что у насекомых нередко проявляется более или менее резкий половой диморфизм. В ряде случаев имеет место и полиморфизм — существование нескольких внешне различающихся форм одного и того же вида; эти формы, как правило, приспособлены к выполнению своих особых функций в популяциях или семьях видов.

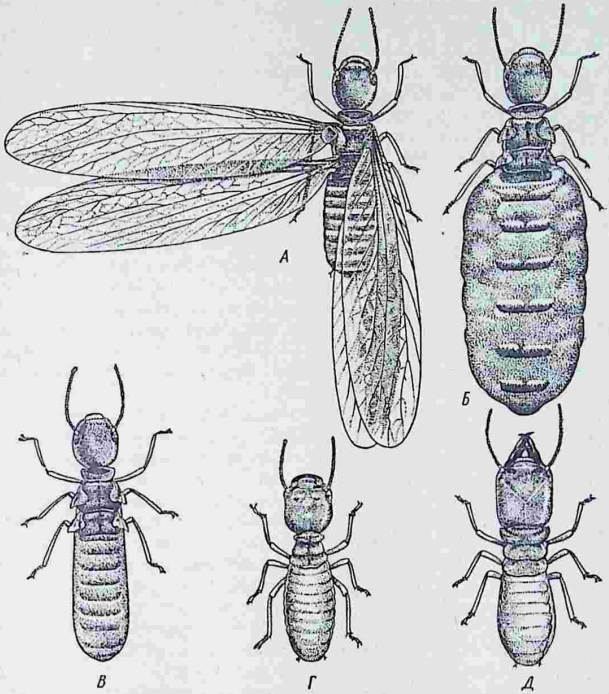


Рис. 67. Половой полиморфизм у туркестанского термита (по Луппо-вой). *А* — крылатая особь; *Б* — половозрелая самка; *В* — сбросивший крылья самец; *Г* — рабочий; *Д* — солдат

Наиболее распространенный тип полиморфизма — *половой полиморфизм,* свойственный обычно общественно живущим насекомым — муравьям, пчелам, осам, термитам (рис. 67). Для этих насекомых характерна дифференциация особей в семье на несколько форм: самцов, самок, рабочих; последние являются неполовозрелыми самками, т. е. особой формой этого пола. Нередко этот полиморфизм осложняется появлением дополнительных форм рабочих, специализованных на выполнении определенных функций; таковы, например, солдаты — рабочие с сильно развитыми ротовыми органами, играющие важную роль при защите гнезда от врагов. Для обозначения различных форм особей таких полиморфных видов нередко употребляют термин *каста.*

Половой полиморфизм общественных насекомых возникает внутри семьи на основе сложного механизма. Важную роль в нем играют прежде всего выделяемые маткой особые телергоны, физиологически воздействующие на рабочих особей, влияющие на поведение последних и тормозящие развитие у них половых желез. Весьма существенное значение имеет и *трофаллаксис* — обмен пищей между всеми членами семьи: рабочие особи постоянно слизывают телергоны с тела матки, делятся с ней и друг с другом пищей, способствуя разносу телергонов; тем самым все члены семьи оказываются биохимически связанными между собой и вне семьи существовать не могут. Немалую роль играет направленное воспитание личинок — усиленное специальное кормление одних и обычное кормление других способствует развитию в первом случае самок, а во втором рабочих. Наконец, из неоплодотворенных яиц развиваются самцы, например трутни у медоносной пчелы. В целом половой полиморфизм контролируется внутри семьи и не зависит от воздействия внешних факторов.

Другой тип может быть обозначен как *экологический полиморфизм,* возникающий под воздействием внешней среды. Формы его очень разнообразны. Одно из особенно часто наблюдаемых явлений этого типа представляет собой полиморфизм в степени развития крыльев. Ряд видов насекомых характеризуется не только отличиями в степени развития крыльев у самца и самки, но и тем, что представители одного или обоих полов могут иметь несколько форм — длиннокрылую (forma *macroptera),* короткокрылую (f. *brachyptera)* и иногда бескрылую (f. *aptera).* Особенно часто наблюдаются случаи, когда тот или иной вид представлен длиннокрылой и короткокрылой формой. Это наблюдается у медведок, ряда сверчков и других прямокрылых, у веснянок, уховерток, клопов (рис. 68) и др. В некоторых случаях у одного и того же вида может быть, с одной стороны, вполне длиннокрылая форма, а с другой — вполне бескрылая; это характерно для некоторых трипсов и уховерток. При этом бескрылая форма может быть лишена также глазков, тогда как длиннокрылая форма имеет вполне развитые глазки; эти случаи нередки среди трипсов.

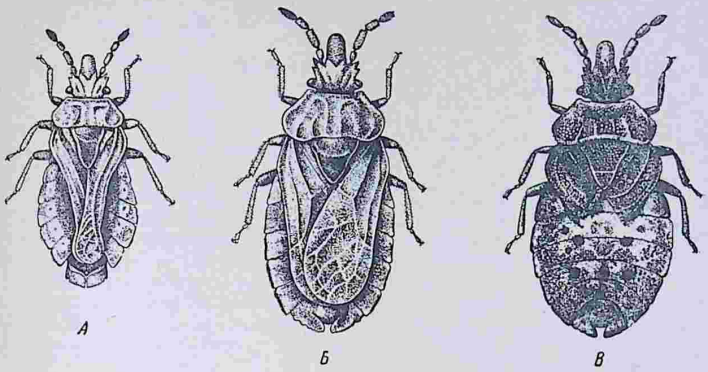


Рис. 68. Полиморфизм у соснового подкорного клопа (по Кириченко). *А* — самец; *Б* — длиннокрылая самка; *В* — короткокрылая самка

У уховерток наблюдается полиморфизм в степени развития и в форме клещей; у самки клещи устроены проще, чем у самца, а у последнего клещи могут быть двух форм — длинными (forma *macrolabia*) или короткими (f. *brachylabia*) (рис. 69). Как показали исследования, особи с короткими клещами более многочисленны в неблагоприятных условиях жизни. У жука-оленя (см. рис. 46, *Б*) наблюдается сильная индивидуальная изменчивость в длине верхних челюстей и в форме головы самца; по этим признакам особи этого вида могут быть подразделены на три формы — длинночелюстных, короткочелюстных и промежуточных.

Все рассмотренные случаи такого полиморфизма не имеют генетической природы и обусловлены воздействием внешних факторов. Однако отличия могут быть настолько разительными, что нередко принимались за видовые: разные особи одного полиморфного вида часто описывались ошибочно как самостоятельные виды.

Другим изменением экологического полиморфизма является *сезонный полиморфизм*. Своего высшего развития он достиг у тлей, среди которых есть особи обоих полов, бескрылые и крылатые партеногенетические самки и пр. Этот сезонный полиморфизм тлей и их сложный жизненный цикл программируется под воздействием сезонно-периодических факторов среды — длины фотопериода, температуры, биохимических свойств кормовых растений, но в появлении крылатых девственных самок важ-

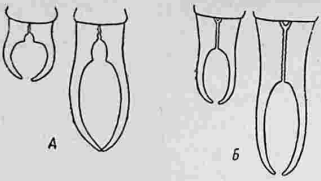


Рис. 69. Две формы клещей у самцов уховерток (по Бей-Биенко). *А* — обыкновенная уховертка; *Б* — огородная уховертка; слева форма с короткими, справа — с длинными клещами

ное значение имеет и повышение плотности особей в популяциях (см. стр. 224).

Своеобразной категорией экологического полиморфизма следует считать также образование стадной и одиночной форм. Впервые это явление было открыто Б. П. Уваровым у саранчовых, но затем было обнаружено у других прямокрылых — кузнечиков и сверчков, а также у гусениц некоторых бабочек; теоретически оно возможно и у других насекомых. Эти формы принято обозначать *фазами*, хотя данный термин здесь употребляется совсем в ином смысле, чем фазы развития насекомых. Соответственно сказанному, обе названные формы обозначаются как *стадная фаза* (phasis *gregaria*) и как *одиночная фаза* (ph. *solitaria*).

Эти фазы возникают вследствие *группового эффекта*, т. е. изменения плотности особей в популяциях. При низкой численности возникает более

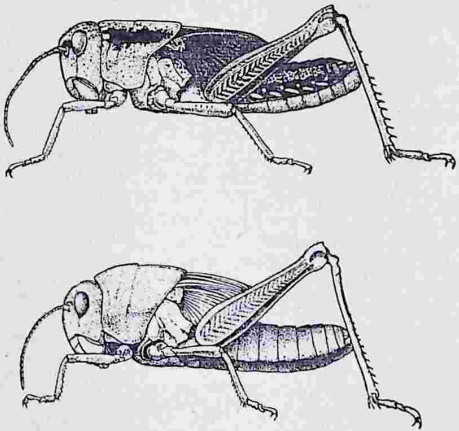


Рис. 70. Личинка стадной (сверху) и одиночной (снизу) фаз перелетной саранчи (по Бей-Биенко)

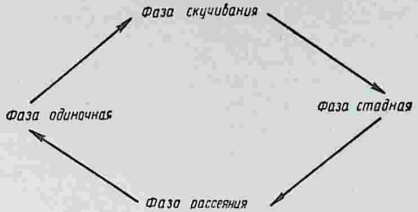


Рис. 71. Схема взаимоотношений между одиночной и стадной фазами (по Уварову и Золотаревскому). Стрелками показано направление процесса перехода одной фазы в другую

пассивная одиночная фаза, тогда как увеличение плотности особей усиливает взаимодействие между ними и отражается на деятельности нервной и эндокринной систем — стимулирует нейросекрецию, тормозит активность прилежащих тел и пр.; все это способствует повышению активности особей, ускоряет их развитие, изменяет окраску и иногда и строение тела и приводит к образованию стадной фазы (рис. 70).

Стадная и одиночная формы могут переходить одна в другую, образуя промежуточную форму; при переходе от одиночной к стадной фазе образуется фаза *скучивания* (ph. *congregans*), а при обратном процессе — фаза *рассеяния* (ph. *dissocians*) (рис. 71).

Отличия между стадной и одиночной формами нередко столь значительны, что эти формы принимались за самостоятельные виды. Применительно к вредным видам такое ошибочное толкование названных форм тормозило разработку эффективных мер борьбы. В настоящее время учение о фазах составляет важную сторону теории энтомологии, помогает совершенствовать меры борьбы с вредителями и должно учитываться при изучении биологии тех насекомых, которые способны образовывать плотные скопления особей.

Фазовая изменчивость у насекомых в природных условиях составляет свойство лишь ограниченного числа видов. Она открыта пока еще у немногих видов и бесспорно представляет собой богатое содержанием биологическое явление, заслуживающее всестороннего экспериментального и полевого исследования.

В целом явление группового эффекта и его последствие — образование в зависимости от плотности особей данного вида в популяциях стадной или одиночной фазы может рассматриваться как своеобразный регулирующий и переключающий биологический (точнее — эколого-фи-

зиологический) механизм, позволяющий некоторым видам насекомых при резком возрастании численности и плотности особей в популяциях избежать перенаселения и гибели. Эти регулирующие механизмы рассматриваются в разделе «Экология» (см. стр. 423—425).

Итак, полиморфизм, проявляется у насекомых разнообразно и в ряде случаев очень специфично для отдельных видов, семейств, отрядов и других систематических групп. И его следует рассматривать как одну из форм приспособления видов к внешней среде или как одну из форм видового ответа на изменчивость этой среды.

СИСТЕМАТИКА И КЛАССИФИКАЦИЯ

Natura in minimis maxime miranda
(природа наиболее удивительна в малом)

К. Линней

Невозмутимый строй во всем,
Созвучье полное в природе.

Ф. И. Тютчев

ВВЕДЕНИЕ В СИСТЕМАТИКУ

Насекомые — самая обширная группа организмов на Земле. Число известных видов насекомых достигает примерно 900 тыс. и превышает численность видов всех остальных животных и растений, взятых вместе. Более того, каждый год открываются тысячи новых для науки представителей этого класса и, несомненно, вскоре эта цифра достигнет миллиона. Однако в действительности на нашей планете существует, вероятно, не менее 1,5 млн. видов насекомых. Следовательно, предстоит еще открыть и описать многие десятки тысяч новых видов, особенно среди мало изученных групп, а также при тщательном изучении фауны мало освоенных человеком территорий, в особенности тропических и субтропических областей.

Научным средством овладения этим гигантским разнообразием форм жизни является систематика, или таксономия, — раздел биологии, разрабатывающий теорию классификации и распознавания животных и растительных организмов. Важнейшая задача систематики состоит в установлении родственных взаимоотношений между различными организмами и объединении их по степени родства в соподчиненные систематические категории, или *таксоны;* на этой основе разрабатывается классификация каждой конкретной группы организмов. Без систематики и ее конечного результата — классификации — все огромное разнообразие органических форм воспринималось бы как хаотическое нагромождение фактов и далеко не всегда было бы доступно пониманию, изучению и использованию в практической деятельности.

Прежде, вплоть до начала XX в., систематика основывалась почти исключительно на морфологическом критерии, т. е. установлении отличий и родственных взаимоотношений между различными организмами по особенностям строения их тела. Современная систематика интересуется всесторонним изучением видов и других таксонов и использует все доступные критерии их познания на самых различных уровнях проявления жизни — вплоть до молекулярного и клеточного (изучение особенностей биохимии, цитологии, физиологии, генетики различных организмов

и пр.). По существу, в наше время систематика — единственная биологическая дисциплина, которая столь всесторонне изучает организмы как целое и использует в своих научных целях столь обширный комплекс их свойств.

Применительно к классу насекомых как к гигантской группе организмов задачи систематики особенно сложны. Известно, что в зоологической систематике широко применяется следующий ряд таксонов: класс, отряд, семейство, род, вид. Однако применительно к насекомым этот ряд оказывается недостаточным, вследствие чего широко используются промежуточные систематические категории — подкласс, подотряд, подсемейство, подрод. Но и их в ряде случае не хватает; возникает ряд дополнительных таксонов — инфракласс, отдел, надотряд, надсемейство, триба и др. В целом в систематике насекомых применяется следующая многоступенчатая система таксонов (жирным шрифтом набраны основные, наиболее употребительные таксоны, в скобках даны их латинские наименования).

Класс (classis)
Подкласс (subclassis)
Инфракласс (infraclassis)
Отдел (divisio)
Надотряд (superordo)
Отряд (ordo)
Подотряд (subordo)
Надсемейство (superfamilia)
Семейство (familia)
Подсемейство (subfamilia)
Триба (tribus)
Род (genus)
Подрод (subgenus)
Вид (species)
Подвид (subspecies)

Основной таксономической единицей в систематике является *вид* — обособленная целостная система сходных особей, владеющих определенным географическим ареалом и дающих при скрещивании плодовитое потомство, удерживающее сходство с родителями. Сходство особей составляет одно из существенных свойств вида и прежде рассматривалось как самый важный или даже единственный его критерий; это нашло свое отражение в старинной трактовке вида как совокупности особей, различающихся между собой не более, чем дети от родителей.

Понятие о виде заимствовано в биологии из философии и логики; по Аристотелю — это истинная сущность вещи, не сводимая ни на что другое и делающая вещь тем, что она есть. Однако приведенное выше опре-

деление вида не охватывает всех его свойств, всю его «истинную сущность». В нем учитываются лишь некоторые критерии — морфологический (сходство особей), географический (заселение определенной части земной поверхности), физиологический (скрещиваемость) и генетический (сохранение сходства с родителями). В действительности же вид — бесконечно сложное биологическое явление, не поддающееся краткой формулировке. Он может быть уподоблен атому в физике и, как последний, неисчерпаем. Поэтому когда мы пытаемся дать определение вида, то касаемся лишь самых его общих признаков, не затрагиваем многих частностей и тем более не можем охватить все свойства всех существующих на Земле видов.

Прежде всего вид — это особый, «сверхиндивидуальный» уровень организации живого, одна из основных форм существования жизни; это биологически целостная система, слагающаяся из особей, но не простая их сумма (К. М. Завадский). Целостность вида обеспечивается системой внутренних связей — внутривидовых отношений; это половые связи, забота о потомстве, образование различных скоплений (кулиги, стаи и пр.), возникновение соответствия между особями, полезного для вида и не имеющего значения для жизни отдельных особей (одновременность полового созревания и сходство жизненного цикла в целом, приспособления для розыска и привлечения особей противоположного пола и пр.), конкурентные отношения между особями на почве перенаселения при недостатке пищи и пространства и т. д. Внешне целостность вида проявляется в том, что в природе он существует в форме популяций — групп особей, приспособленных к конкретным условиям жизни на небольшой более или менее однородной территории.

Вид обладает относительной устойчивостью своих свойств, т. е. является качественной определенностью, и может существовать в природе неопределенное по длительности геологическое время, нередко до многих миллионов лет. Важное качество вида — его историчность: он является в любое взятое время конечным этапом и объектом эволюции, продуктом развития во времени, т. е. всегда имеет эволюционное начало и конец; началом его может считаться отщепление от другого вида с преобразованием в качественно иной вид, а концом — либо вымирание, либо преобразование в другой вид.

Качественная определенность вида проявляется многообразно: морфологически и географически, о чем уже говорилось выше; биологически и экологически — вид имеет характерные черты образа жизни, связи со средой и участия в круговороте веществ в природе; генетически и физиологически — вид обладает характерными только для него наследственными признаками, биохимическими свойствами и обменом веществ и способен воспроизводить путем размножения особей, качественно сходных с родителями. Между истинными видами всегда есть качественный раз-

рыв, или *гиатус,* хотя бы по одному-двум признакам; наличие гиатуса даже между самыми близкими видами и придает им качественную определенность. Следовательно, обобщая сказанное выше, мы также можем определить вид как объективную реальность с неповторимым комплексом свойств, как качественную определенность, сохраняющуюся во времени и пространстве.

Но и сказанным не исчерпывается характеристика самых общих свойств вида. Одним из них является его существование как системы *внутривидовых форм,* т. е. его многоформие, или *политипичность.* Внутривидовые формы возникают под влиянием изменчивости среды; в соответствии с особенностями и глубиной этого влияния возникает целый ряд внутривидовых форм как показателей внутренней структуры вида; у одних видов эта структура более проста, у других, в том числе у более процветающих видов, она сложнее.

Разнообразие внутривидовых форм можно свести к следующим основным таксонам.

Подвид (subspecies)

Экотип (ecotypus) и морфа (morpha)

Популяция (populatio)

Подвид составляет географическое изменение (уклонение) вида и поэтому нередко называется также географической расой. Подвиды возникают при несовпадении условий существования вида в различных частях ареала. Они отличаются между собой устойчивыми, но часто нерезкими чертами морфологии, а также нередко и биологии и экологии; в местах соприкосновения ареалов различия между подвидами сглаживаются и исчезают. Такой постепенный переход одной географической формы вида в другую называют *клинальной изменчивостью;* если изменчивый ряд, или *клина,* привязан к узкой территории, подвиды оказываются хорошо разобщенными, если же клина сильно растянута на обширной территории — тогда, строго говоря, подвидов нет, а есть лишь постепенное изменение признаков у широко распространенных видов. Для обозначения подвидов применяется тройная, или тринарная, номенклатура; например, перелетная саранча *(Locusta migratoria* L.), распространенная по значительной части Восточного полушария, дает ряд подвидов: в нечерноземной полосе европейской части СССР — среднерусская саранча (*Locusta migratoria rossica* Uv. et Zol.), в Западной Европе — *L. migratoria gallica* Rem. и др. подвиды, в тропической Африке — тропическая перелетная саранча *(L. migratoria migratorioides* Reich. et Fairm.), в юго-восточной Азии — восточная перелетная саранча (*L. migratoria manilensis* Mey.), а основной подвид — азиатская саранча *(L. migratoria migratoria* L.) населяет умеренную зону Евразии. Однако подразделение на подвиды свойственно далеко не каждому виду; оно наблюдается главным образом у широко распространенных видов.

Следующей ступенью вниз является *экотип* — экологическая раса, возникающая при освоении видом новых условий жизни, в частности новых местообитаний. Экотипы одного и того же вида пространственно разобщены и не могут занимать местообитание другого экотипа; в этом отношении они сходны с подвидами, т. е. с географическими расами, но в отличие от последних заселяют небольшие, экологически сходные между собой участки, либо морфологически не обособлены. В связи со сказанным экотипы могут рассматриваться как экологические подвиды. В тех случаях когда экотипы морфологически явственно обособлены, их принято в зоологии и энтомологии называть *морфами;* таким образом, морфа есть лишь частный случай более широкого понятия экотип. Если же экотипы морфологически не обособлены, их в энтомологии нередко обозначали как биологические или экологические формы.

Примерами экотипов являются как называемые пищевые формы среди ряда видов насекомых. Так, кровяная тля, завезенная в начале XIX в. из Северной Америки в Европу, живет на новой родине на яблоне и уже утратила способность жить и развиваться на своем первичном кормовом растении — американском вязе; этим европейская кровяная тля существенно отличается от своих американских предков (см. стр. 224). Ивовый листоед (*Lochmaea capreae* L.) существует в двух экологических расах — ивовой и березовой; первая питается на иве и заселяет более увлажненные и тенистые станции, а вторая питается на березе, избирая более освещенные и несырые местообитания. В южном Закавказье мальвовая моль, живущая на диких мальвовых, перешла на хлопчатник, приспособилась к жизни на нем и образовала особую хлопковую форму, сильно вредящую этой культуре.

Ряд широко распространенных трансзональных видов характеризуется тем, что их северные формы отличаются от южных по характеру местообитаний или по реакции на длину фотопериода; первые обычно заселяют более сухие станции и являются длиннодневными, а вторые свойственны увлажненным, тенистым станциям и приобретают черты перехода к короткодневным видам. Если отличия между северными и южными формами ограничиваются лишь отмеченными эколого-физиологическими свойствами и не сопровождаются морфологической дифференцировкой, мы вправе считать их экотипами; при появлении морфологических отличий данные формы становятся уже подвидами.

Из сказанного выше вытекает, что экотип — это эколого-физиологическое изменение вида, ответная реакция вида на условия среды, форма приспособления вида к многообразным условиям в ареале.

В реальной природе виды существуют как *популяции,* т. е. группы близко родственных особей, образующих отдельные поселения. Популяции распределены на территории неравномерно, обычно отдельными пятнами и, следовательно, пространственно более или менее разобщены.

В целом популяция является основной единицей существования вида в природе.

Таким образом, подвиды, экотипы и популяции являются различными формами пространственного разобщения и размещения вида, различными формами его существования в изменчивой среде.

Помимо охарактеризованных выше пространственно разобщенных внутривидовых форм, изменчивость вида может проявляться и в сосуществующих вместе формах. Один из примеров такой изменчивости — полиморфизм, характерный для тлей, термитов, пчел, муравьев и других общественных, или колониальных, насекомых; однако в своей основе такой полиморфизм имеет иное содержание (см. стр. 161). Другое выражение полиморфизма — это стадная и одиночная фазы и сезонные формы.

Образование фаз, т. е. фазовая изменчивость, наблюдается у прямокрылых, гусениц некоторых бабочек и возможна у других насекомых; она является следствием так называемого группового эффекта (см. стр. 164). Групповое воздействие как фазообразующий фактор может рассматриваться как одно из проявлений среды, т. е. условий существования; следовательно, фазы, как и экотипы, являются эколого-физиологическим изменением вида, а их морфологическая обособленность (окраска и строение тела) сближает их с морфами.

Сезонные формы также близки к морфам и представляют собой эколого-физиологические изменения вида в течение сезона. Например, бабочка-двухцветница (*Araschnia levana* L.) развивается в двух поколениях в году — весеннем и летнем; весеннее поколение возникает из перезимовавших куколок и его бабочки окрашены в рыжий цвет (forma *levana*), а летнее поколение, развивавшееся при длинном дне и более высокой температуре, дает бабочек черного цвета (f. *prorsa*), но его потомство весной вновь образует весеннюю форму бабочек.

Как сезонные формы, так и фазы возникают не только в природе, но могут быть искусственно созданы в условиях лабораторного эксперимента и обладают способностью переходить одна в другую. Следовательно, эти проявления внутривидовой изменчивости имеют циклический характер, представляя собой изменение вида во времени, и могут существовать пространственно не разобщенными.

Одной из широко распространенных среди насекомых форм изменчивости являются цветовые отклонения от нормы — *аберрации*. Они известны среди бабочек, жуков-нарывников, божьих коровок, листоедов, крестоцветных клопов (*Eurydema*) и других насекомых с ярко окрашенным телом или крыльями. Их природа недостаточно ясна, но несомненно, что в ряде случаев они возникают под воздействием тех или иных факторов среды, например температуры, влажности, света, пищи и пр.

Итак, вид многообразен в своих проявлениях, представляет собой

сложное целое, существует в природе как система таксонов. Эта сложная структура вида, его внутривидовая изменчивость являются отражением гибкости системы, расширяют возможности вида, обеспечивают ему процветание и жизненный успех; в целом внутривидовые формы должны рассматриваться как формы существования вида в изменчивой среде.

Следует отметить, что виды не равноценны между собой, что их внутренняя структура может быть неодинакова у разных видов. Процветающие, широко распространенные виды могут обладать всем сложным набором внутривидовых форм — подвидами, морфами, другими эколого-физиологическими изменениями, тогда как виды менее процветающие, с более ограниченным ареалом могут быть представлены лишь серией популяций, а в крайних случаях — единственной популяцией.

К свойствам вида надо отнести и противоречивый характер его качеств. Вид — это общность и вместе с тем индивидуальность: все особи сходны между собой и вместе с тем не являются точной копией друг друга. Это также стабильность свойств и одновременно их изменчивость: первая сохраняет постоянство вида, вторая создает возможность для его эволюции и преобразования. Это биологическая отдельность — дискретность — и вместе с тем система форм — многообразие. Это порождение среды, в большой степени зависимое от нее и в то же время сохраняющее свои свойства на протяжении веков и тысячелетий.

Вид не утрачивает своей сущности до тех пор, пока его приспособительная изменчивость имеет обратимый характер, т. е. не выходит за определенные количественные рамки; как только он в приспособлении к среде перешагнет этот порог, он становится другим качеством, другим видом.

Таковы многообразные свойства вида, его главнейшие черты, рассмотренные здесь в самом кратком изложении и являющиеся элементами учения о виде или даже науки о нем — *эйдологии* (К. М. Завадский), одной из коренных проблем современной биологии.

Вид и все указанные выше систематические категории, т. е. все таксоны, как внутривидового уровня, так и надвидовые (род, семейство, отряд и т. д.) представляют собой не условности, а действительно существуют в природе как объективные реальности. Но нередко уровень наших знаний оказывается недостаточным для правильного истолкования и применения этих таксонов к конкретным группам насекомых; в этих случаях объективное становится субъективным. Очевидно, чем шире и глубже мы познаем свойства конкретных видов, родов, семейств, отрядов и других таксонов, тем ближе подойдем к построению естественной классификации, тем лучше поймем роль видов и их таксономических объединений в круговороте веществ в природе, тем больше у нас возникнет возможностей для использования добытых знаний в практических целях.

КЛАССИФИКАЦИЯ НАСЕКОМЫХ

Современная классификация насекомых является итогом исследований многих поколений ученых, высказавших ряд важных идей или сделавших крупные обобщения. Еще в начале XIX в. было установлено подразделение насекомых по способу превращения на два отдела — с прохождением четырех фаз развития и без этого; обе эти группы назывались в разное время по-разному, в настоящее же время они обозначаются как насекомые с полным превращением (*Holometabola*) и с неполным превращением (*Hemimetabola*).

Следующий важнейших этап — установление немецким ученым Ф. Брауэром (1885) гетерогенности бескрылых групп насекомых; одни из них никогда не имели крыльев (подуры, щетинохвостки и др). и были выделены в подклас первичнобескрылых (*Apterygogenea,* или по-современному *Apterygota*), а в отношении других (вши, пухоеды) было доказано, что они произошли от крылатых насекомых и, следовательно, должны вместе с ними объединяться в подкласс крылатых (*Pterygogenea,* или *Pterygota*).

В начале XX в. австрийский ученый А. Гандлирш произвел разделение прежних крупных отрядов — прямокрылых (*Orthoptera*), сетчатокрылых (*Neuroptera*) и др. на несколько самостоятельных отрядов, довел их общее число до 30 с лишним и произвел объединение родственных отрядов в надотряды. Следовательно, он ввел в систематику насекомых более дробное разделение на отряды, устранил прежние громоздкие отряды и сделал их более естественными объединениями.

В дальнейшем А. В. Мартынов (1925 и последующие годы) подразделил подкласс крылатых на два отдела — древнекрылых (*Palaeoptera*) и новокрылых (*Neoptera*); первые держат крылья в покое распластанными в стороны или приподнятыми вверх, а вторые плотно укладывают крылья вдоль тела, приобретая благодаря этому компактность и обтекаемость. Такое преобразование крылатых поставило их на новую, высшую ступень эволюционного развития (по принципу ароморфоза), открыв новые широкие возможности для использования и заселения новых, в том числе скрытых, местообитаний, и явилось стимулом для быстрого прогрессивного развития и дифференциации на многие отряды. Эти отряды новокрылых А. В. Мартынов объединил в три естественные группы: многожилковых (*Polyneoptera*), обладающих грызущими ротовыми органами и соответствующих надотряду ортоптероидных (*Orthopteroidea*); паранеоптер (*Paraneoptera*), соответствующих надотряду гемиптероидных (*Hemipteroidea*) и имеющих в большинстве колюще-сосущий ротовой аппарат; и маложилковых (*Oligoneoptera*), идентичных насекомым с полным превращением.

Однако в дальнейшем стало ясно, что древнекрылые не могут считаться предками новокрылых, а в недавнее время советский исследователь Б. Б. Родендорф высказался за перенесение группы паранеоптер в число потомков вымерших палеозойских древнекрылых, обладавших колюще-сосущими ротовыми органами. Это сближение паранеоптер, т. е. надотряда гемиптероидных, с древнекрылыми подкрепляется и особенностями их эмбрионального развития (см. стр. 122).

Очевидно, способность укладывать крылья вдоль тела возникла независимо как среди части потомков древнекрылых, так и у предков новокрылых, что заставляет отказаться от подразделения подкласса крылатых на названные отделы.

Стало также ясно, что однородность передних и задних крыльев как метамерных органов является первичным, примитивным состоянием. В 40-х годах Б. Б. Родендорф и Б. Н. Шванвич независимо показали, что эволюция крыльев как части летательного аппарата идет по пути преобладания одной пары над другой. В одних случаях ведущая роль при полете переходит к передней паре крыльев, а задняя пара нередко соединяется с передней различными сцепочными приспособлениями и уменьшается в размерах; в других случаях передние крылья приобретают (например, у тараканових) или даже усиливают (у жесткокрылых) покровную функцию, превращаясь в надкрылья, что переносит функцию полета на задние крылья. В целом совершенствование полета идет за счет возникновения функциональной двукрылости, которая в ряде случаев перерастает в морфологическую (например, у двукрылых — *Diptera*). Эта закономерность обозначена как принцип диптеризации, или принцип Родендорфа — Шванвича, представляет собой один из частных примеров известного принципа олигомеризации метамерных органов, или принципа Догеля, и является существенной стороной теории современной классификации крылатых насекомых.

Наконец, в последние десятилетия исследованиями ряда авторов было показано, что подкласс первичнобескрылых насекомых *(Apterygota)* не является однородным образованием. Среди них отряд щетинохвосток *(Thysanura)* имеет больше черт сходства с крылатыми насекомыми *(Pterygota)*, нежели три остальных отряда — бессяжковые *(Protura)*, подуры, или ногохвостки *(Podura-Collembola)*, и двухвостки *(Diplura)*; первые, подобно крылатым, характеризуются непогруженными ротовыми органами, т. е. эктогнатизмом, тогда как три остальных отряда обладают рядом специфических черт, в том числе энтогнатизмом — погруженностью ротовых органов. В связи с этим некоторые авторы выделяют названные отряды в отдельные подклассы или даже классы либо объединяют бессяжковых, подур и двухвосток в особый подкласс или класс *Entognatha*, иногда противопоставляемый всем остальным насекомым.

В итоге все эти идеи и исследования значительно углубили наши знания о взаимоотношениях отдельных отрядов и других высших таксонов и их филогенезе, что и служит теоретической основой для построения современной системы класса насекомых. Следует лишь отметить, что не все авторы едины в понимании таксономического уровня тех или иных высших групп, особенно таких, как подотряд, отряд и надотряд.

В целом классификация насекомых может быть представлена в таком виде:

I. Подкласс низшие, или первичнобескрылые — *Apterygota*
А. Инфракласс энтогнатные — *Entognatha*
1) Отряд протуры, или бессяжковые — *Protura*
2) Отряд подуры, или ногохвостки — *Podura*
3) Отряд диплуры, или двухвостки — *Diplura*
Б. Инфракласс тизануровые — *Thysanurata*
4) Отряд тизануры, или щетинохвостки — *Thysanura*
II. Подкласс высшие, или крылатые — *Pterygota*
Отдел с неполным превращением — *Hemimetabola*
Надотряд эфемероидные — *Ephemeroidea*
5) Отряд поденки — *Ephemeroptera*
Надотряд одонатоидные — *Odonatoidea*
6) Отряд стрекозы — *Odonatoptera*
Надотряд ортоптероидные — *Orthopteroidea*
7) Отряд таракановые — *Blattoptera*
8) Отряд богомоловые — *Manteoptera*
9) Отряд термиты — *Isoptera*
10) Отряд веснянки — *Plecoptera*
11) Отряд эмбии — *Embioptera*
12) Отряд гриллоблаттиды — *Grylloblattida*
13) Отряд палочники — *Phasmatoptera*
14) Отряд прямокрылые — *Orthoptera*
15) Отряд гемимериды — *Hemimerida*
16) Отряд кожистокрылые — *Dermaptera*
17) Отряд зораптеры — *Zoraptera*
Надотряд гемиптероидные — *Hemipteroidea*
18) Отряд сеноеды — *Psocoptera*
19) Отряд пухоеды — *Mallophaga*
20) Отряд вши — *Anoplura*
21) Отряд равнокрылые — *Homoptera*
22) Отряд клопы — *Hemiptera*
23) Отряд трипсы — *Thysanoptera*
Отдел с полным превращением — *Holometabola*
Надотряд колеоптероидные — *Coleopteroidea*

24) Отряд жуки — *Coleoptera*
25) Отряд веерокрылые — *Strepsiptera*

Надотряд нейроптероидные — *Neuropteroidea*

26) Отряд сетчатокрылые — *Neuroptera*
27) Отряд верблюдки — *Raphidioptera*
28) Отряд большекрылые — *Megaloptera*

Надотряд мекоптероидные — *Mecopteroidea*

29) Отряд скорпионовы мухи — *Mecoptera*
30) Отряд ручейники — *Trichoptera*
31) Отряд бабочки — *Lepidoptera*
32) Отряд перепончатокрылые — *Hymenoptera*
33) Отряд блохи — *Aphaniptera*
34) Отряд двукрылые — *Diptera*

ПОДКЛАСС I. НИЗШИЕ, ИЛИ ПЕРВИЧНОБЕСКРЫЛЫЕ (APTERYGOTA)

Бескрылые мелкие насекомые, никогда не обладавшие крыльями (т. е. бескрылость — первичное свойство). Брюшко хотя бы на части прегенитальных сегментов с придатками — остатками конечностей. Верхние челюсти у некоторых причленяются к головной капсуле в одной точке. Превращение примитивное, слабо выражено, типа протоморфоза, либо в виде анаморфоза. Взрослые особи у многих видов способны к линьке. Образ жизни преимущественно скрытный — в почве, под растительными остатками и пр.

Подразделяются на 2 инфракласса и 4 отряда.

А. ИНФРАКЛАСС ЭНТОГНАТНЫЕ (ENTOGNATHA)

Голова обычно без глаз. Ротовые органы колющие или грызущие, удлиненные, втянуты в голову, лишь их концевая часть, более или менее свободная, выступает; нижние и нередко верхние челюсти полые изнутри. Брюшко без церков либо с церками, но всегда без непарного членистого хвостого придатка.

Своеобразное строение ротового аппарата, погруженного в голову, резко отличает этот инфракласс от всех остальных насекомых, что давало повод для выделения энтогнатных в отдельный класс, параллельный классу насекомых. Однако расчленение тела энтогнатных на три отдела (голову, грудь и брюшко), трехчленистая грудь с тремя парами

ног и некоторые особенности внутреннего строения (сильное развитие грудной мускулатуры, наличие прилежащих тел и пр.) — специфичные для насекомых признаки, нигде более среди членистоногих не встречающиеся. Поэтому вряд ли целесообразно выделять *Entognatha* из класса насекомых в отдельный класс; можно ограничиться выделением их в особый инфракласс.

Подразделяются на 3 отряда: бессяжковых *(Protura)*, подур *(Podura)* и двухвосток *(Diplura)*, резко различающихся между собой по ряду специализированных признаков.

Отряд 1. Протуры, или бессяжковые (Protura, или Myrientomata)

Тело червеобразное, гибкое, голова прогнатическая, лишена усиков и глаз, ротовые органы колюще-сосущие, передние ноги длиннее остальных, брюшко во взрослом состоянии 11-члениковое, несет также хвостовой компонент — тельсон, первые три сегмента с рудиментами ног, яйцеклад и церки отсутствуют, превращение — анаморфоз.

Бессяжковые представляют собой очень мелких насекомых (0,5—2 *мм*) и соединяют в себе признаки весьма примитивные со специализованными — вторичными признаками. К первым относятся присутствие конечностей на трех первых сегментах брюшка, парная нижняя губа у взрослых, 11-члениковое брюшко, тельсон, непарный коготок на конце ног. Тип превращения — анаморфоз — также примитивный, характерный для низших членистоногих, и заключается в том, что вышедшая из яйца личинка имеет 8-члениковое брюшко, а три последующих членика возникают в течение постэмбрионального развития между VIII сегментом и тельсоном.

К числу несомненно вторичных признаков относится отсутствие усиков, которые функционально заменены направленными вперед длинными передними ногами; некоторые авторы считают рудиментами усиков так называемые ложные глаза (pseudoculi), расположенные по бокам головы, другие же гомологизируют их с постантеннальным органом подур. Признаками специализации служит также утрата глаз и церков. Потеря этих характерных черт насекомых, вероятно, явилась следствием скрытого образа жизни (в почве, под опавшей листвой, во мху, в гниющих стволах и пнях) и измельчения тела. Некоторые формы даже лишены трахей и дыхалец, и дыхание у них происходит через кожу; однако в семействе *Eosentomidae* они развиты.

Известно около 220 видов. В нашей фауне наиболее известен *Eosentomon transitorum* Berl. (рис. 72).

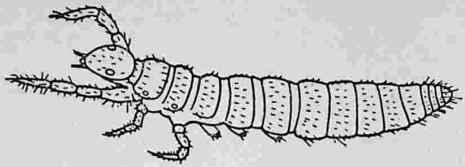


Рис. 72. Отряд бессяжковые *(Eosentomon transitorum)*, вид сбоку (по Стаху)

Отряд 2. Подуры, или ногохвостки (Podura, или Collembola)

Тело удлиненное или шаровидное, усики 4—6-члениковые, хорошо развитые, глаза есть или утрачены, ротовые органы грызущие или видоизмененные, колюще-сосущие, брюшко 6-члениковое, обычно с придатками трех типов — на I, III и IV сегментах, церки и яйцеклад отсутствуют, превращение типа протоморфоза.

Обычно мелкие (1—2 *мм*) насекомые, лишь изредка достигающие 5—10 *мм*, с весьма своеобразным сочетанием признаков. Брюшко состоит всего из 6 сегментов вместо 8—10, характерных для большинства насекомых, и несет три типа придатков: на IV сегменте — членистую прыгательную вилку, на III — так называемую зацепку и на I — брюшную трубку. Ноги уклоняющегося типа — со слитыми в общий членик голенью и тазиком (так называемый тибиотарсус — tibiotarsus), на конце несут непарный коготок, что характерно лишь для бессяжковых и личинок насекомых с полным превращением, а у взрослых крылатых наблюдается как исключение. Мальпигиевы сосуды отсутствуют, дыхательная система (трахеи и дыхальца) часто отсутствует или сокращена.

Голова у большинства прогнатическая, реже гипогнатическая. Позади основания усиков многие ногохвостки имеют особый орган чувств — постантеннальный орган; ему приписывается обонятельная или гигрометрическая функция. Ротовые органы обычно грызущие, с хорошо развитыми верхними и нижними челюстями, но некоторые питаются жидкой пищей и у них ротовой аппарат удлинен, приобрел колюще-сосущую функцию.

Несмотря на своеобразие, ногохвостки имеют некоторые общие черты с бессяжковыми; в частности, те и другие имеют неполное число сегментов брюшка на фазе личинки, но у ногохвосток это свойство сохраняется и во взрослом состоянии. Возможно, оно является следствием неотении, т. е. приобретения половозрелости в личиночном состоянии.

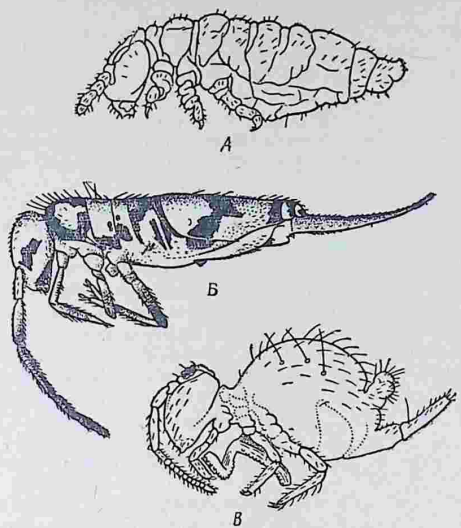


Рис. 73. Отряд подуры. *А* — грибная подура (*Cerato-physella armata*); *Б* — энтомобрия (*Entomobrya pul-chella*); *В* — зеленый сминтур (*Sminthurus viridis*) (по Бёрнеру и др.)

Характерный орган ногохвосток — прыгательная вилка — состоит из непарной основной части (рукоятка, или манубрий) и парной, именно вильчатой, вершинной части; последняя состоит из пары зубцов (денс) и концевого придатка (мукро). В спокойном состоянии прыгательная вилка подогнута под тело и удерживается зацепкой III сегмента брюшка. При прыжке это сцепление нарушается и прыгательная вилка совершает дуговидное движение, подбрасывая тело вверх. У типично почвенных обитателей прыгательная вилка сильно сокращена или полностью утрачена.

Ногохвостки — самый большой отряд среди первичнобескрылых: известно около 2000 видов, распространенных по всему земному шару. Встречаются в разнообразных условиях, но требовательны к влажности среды, некоторые держатся на воде; наиболее обильны в верхних

горизонтах почвы и в растительной подстилке, но есть и фитофилы — обитатели травостоя и кустарников. Обычно нетребовательны к теплу, поэтому многие виды активны при низких температурах, иногда в массе появляются на снегу и обильны в Арктике. Играют значительную роль в круговороте веществ в природе как потребители мертвых органических остатков, участвуя также в почвообразовательном процессе. Некоторые питаются растениями, спорами и мицелием грибов и могут быть вредителями.

Делятся на 2 подотряда — членистобрюхих *(Arthropleona)* с удлиненным телом, без следов слияния грудных и брюшных сегментов и слитнобрюхих *(Symphypleona)*, имеющих шаровидное тело со слитными сегментами груди и брюшка. Членистобрюхие ведут более скрытный образ жизни. Среди них грибная подура *(Ceratophysella armata* Nic., рис. 73, *А*) — типичное почвенное насекомое, не выходит на поверхность почвы, часто встречается в навозе и иногда вредит культуре шампиньонов; в почвенной подстилке и в нижних ярусах травостоя обычны контрастно окрашенные виды рода энтомобрия (*Entomobrya*, рис. 73, *Б*).

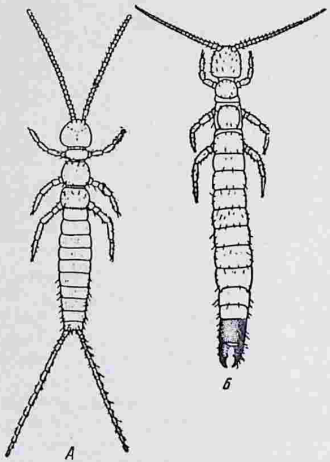


Рис. 74. Отряд двухвостки. *А* — камподеа *(Campodea plusiochaeta)*; *Б* — япикс *(Japyx confusus)* (по Леббоку и Стаху)

Слитнобрюхие обитают главным образом на растениях; например, зеленый сминтур *(Sminthurus viridis* L., рис. 73, *В*) обычен в травостое, является опасным вредителем люцерны в Австралии, но в Европе менее вредоносен; овощной сминтур *(Bourletiella lutea* Lubb.) вредит овощным и другим культурам.

Отряд 3. Диплуры, или двухвостки (Diplura)

Тело червеобразное, гибкое, голова с многочленистыми усиками и жующими ротовыми органами, глаза отсутствуют, все ноги равных размеров, лапки одночлениковые, с парными коготками, брюшко 11-члениковое, но XI сегмент очень мал, на всех или части прегенитальных сегментов по паре грифельков, церки всегда развиты, но непарный концевой придаток и яйцеклад отсутствуют, превращение упрощенное, типа протоморфоза.

Обычно мелкие или небольшие (2—8 *мм*), без покрова из чешуек, но с многочисленными хетами на теле и конечностях. Голова большая, шире I сегмента груди, прогнатическая. Грудь с 3—4 парами дыхалец. Часть стернитов брюшка обычно несет по паре выпячивающихся мешочков, расположенных рядом с грифельками.

Долгое время считались близкими к щетинохвосткам *(Thysanura)*, но резко отличаются от них втянутыми ротовыми частями и другими признаками. Очевидно, сходство имеет в значительной мере конвергентный характер и связано со сходными условиями жизни. Живут под камнями, в почве, среди опавшей листвы, в гниющей древесине. Растительноядны, либо сапрофаги или некрофаги, питающиеся остатками растений, почвенных насекомых и других животных; некоторые — хищники, нападают на мелких членистоногих в почве.

Известно около 400 видов, преимущественно в тропиках и субтропиках; у нас немного видов на юге. Широко распространены два семейства: камподеиды *(Campodeidae)* — с многочленистыми церками, например камподеа *(Campodea plusiochaeta* Silv., рис. 74, *А*) и япигиды *(Japygidae)* — с клещевидными одночленниковыми церками, например япикс (*Japyx confusus* Silv., рис. 74, *Б*).

Б. ИНФРАКЛАСС ТИЗАНУРОВЫЕ (THYSANURATA)

Голова обычно со сложными глазами. Ротовые органы расположены свободно, не втянуты в головную капсулу, грызущие. Брюшко на конце с тремя многочленистыми длинными выступами — парой церков и непарным хвостовым придатком — парацерком.

По свободным, не втянутым в голову ротовым органам и другим признакам представители этого инфракласса более близки к крылатым *(Pterygota)*, нежели энтогнатные — *Apterygota*. Известен один отряд.

Отряд 4. Тизануры, или щетинохвостки (Thysanura)

Тело удлиненное, гибкое, обычно покрыто чешуйками, усики многочленистые, ноги с 2—4-члениетыми лапками и парными коготками, брюшко с грифельками хотя бы на части стернитов, у самки с яйцекладом, превращение — протоморфоз.

Небольшие до средних размеров (8—20 *мм*), с веретеновидным телом. Голова у́же груди, усики длинные, состоят примерно из 30 или более члеников, глазки, как и глаза, есть или отсутствуют. Тазики средних и задних ног могут быть с грифельком; такие грифельки в типичных случаях свойственны также почти всем стернитам брюшка, например у махилиса (*Machilis*, рис. 75, *А*), но иногда их число сокращается до 2—3 пар. Брюшные грифельки являются остатками ходиль-

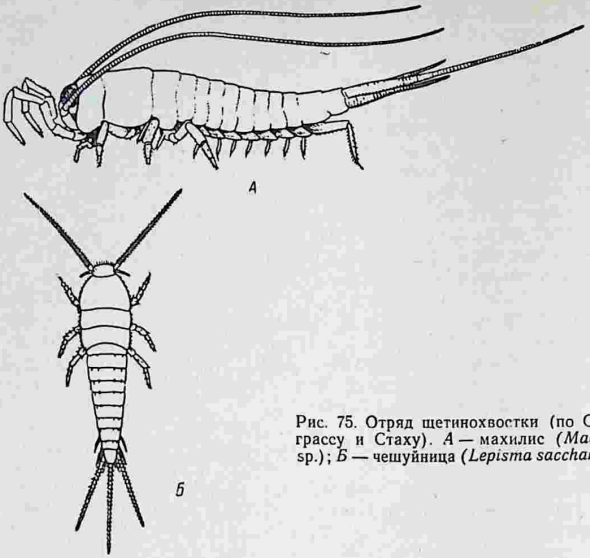


Рис. 75. Отряд щетинохвостки (по Снодграссу и Стаху). *А* — махилис (*Machilis* sp.); *Б* — чешуйница (*Lepisma saccharina*)

ных конечностей и у щетинохвосток также используются при движении. но лишь для уменьшения трения о субстрат — брюшко скользит на отогнутых грифельках, как на салазках; насекомые, следовательно, по характеру движения являются пресмыкающимися. Помимо грифельков, брюшные стерниты могут иметь по паре выпячивающихся мешочков. Яйцеклад самки состоит из двух пар членистых придатков, образованных VIII и IX стернитами брюшка. XI сегмент брюшка редуцирован, скрытый, несет три хвостовые многочленистые нити; из них боковые представляют собой церки, а срединная — непарный хвостовой придаток, называемый парацерком или также каудальным филаментом.

Живут под камнями, упавшими стволами деревьев, в лесной подстилке, иногда в почве и в гнездах муравьев и термитов; некоторые виды — чешуйница (*Lepisma saccharina* L., рис. 75, *Б*), термобия домашняя (*Thermobia domestica* Pack.) и др. обитают в теплых помещениях и могут вредить в библиотеках, запасам продуктов и пр. Известно до 400 видов, но в СССР пока найдено до 20 видов.

ПОДКЛАСС II. ВЫСШИЕ, ИЛИ КРЫЛАТЫЕ (PTERYGOTA)

Крылатые или утратившие крылья. Брюшко без придатков на прегенитальных сегментах. Верхние челюсти у взрослых причленены к головной капсуле в двух точках. Превращение полное или неполное, в последнем случае у бескрылых форм упрощенное, типа гипоморфоза.

Свойственны разнообразным условиям среды и сильно дифференцированы морфологически, биологически и систематически. Подразделяются на 30 отрядов, группирующихся в семь подотрядов и два отдела.

ОТДЕЛ I. НАСЕКОМЫЕ С НЕПОЛНЫМ ПРЕВРАЩЕНИЕМ (HEMIMETABOLA)

Развитие и превращение более простое, сопровождается лишь тремя фазами — яйцом, личинкой и имаго. Личинки типа нимф, т. е. сходны со взрослыми по строению и обычно по образу жизни, имеют фасеточные глаза. Крылья развиваются у личинок как наружные образования.

Сходство личинок, т. е. нимф, с фазой имаго резко подчеркивается тем, что крылья у них развиваются как наружные органы. Вследствие этого насекомые с неполным превращением иногда обозначаются термином *Exopterygota*, т. е. с наружными зачатками крыльев. Однако явственные зачатки крыльев обычно свойственны лишь старшим возрастам нимф; нередко только их и называют нимфами. Подразделяются на 4 надотряда — эфемероидных *(Ephemeroidea)* и одонатоидных *(Odonatoidea)* с одним современным отрядом каждый, ортоптероидных *(Orthopteroidea)* с 11 отрядами и гемиптероидных *(Hemipteroidea)* с 6 отрядами.

НАДОТРЯД ЭФЕМЕРОИДНЫЕ (EPHEMEROIDEA)

Крылья сетчатые, лишенные югальной области, в покое не способны укладываться плотно вдоль тела. Брюшко с парой длинных тонких членистых церков. Нимфы водные, типа наяд. Существует с каменноугольного периода как представитель филогенетического ствола древнекрылых *(Palaeoptera)*. До нас дошел лишь один отряд поденок, сохранивший ряд примитивных черт.

Отряд 5. Поденки (Ephemeroptera)

Тело удлиненное с мягкими покровами, ротовые органы редуцированы, крылья сетчатые, задняя пара короче передней или совсем отсутствует, брюшко, кроме пары длинных многочленистых церков, нередко

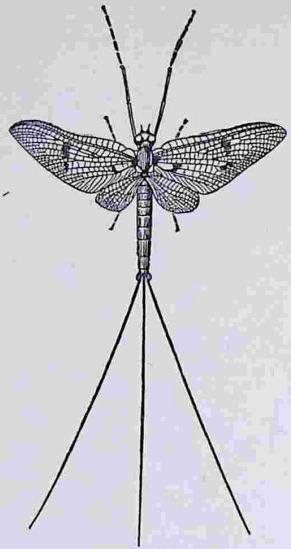


Рис. 76. Отряд поденки. Обыкновенная поденка *(Ephemera vulgata)* (по Иммсу)

со сходным с ними непарным хвостовым придатком-парацерком, личинки с метамерными наружными трахейными жабрами, имаго при переходе в половозрелое состояние линяет.

Преобладающая роль в полете принадлежит передним крыльям; при утрате задних крыльев (роды *Cloeon, Caenis* и др.) становятся морфологически двукрылыми. Атрофия ротового аппарата сопровождается у имаго сменой функции кишечника на аэростатическую; кишечник наполнен воздухом, поступление которого происходит через рот и регулируется мускулатурой пищевода. Очень своеобразна, примитивного типа половая система; у обоих полов сохранилось парное состояние выводных путей, вследствие чего развиты два половых отверстия.

Развитие личинок в воде продолжается 1—3 года и сопровождается большим числом (около 25) линек. Личинки типа наяд (рис. 55) живут в разнообразных пресных водоемах — от рек и быстротекущих горных протоков до прудов и болот; имеют вполне развитый грызущий ротовой аппарат, питаются преимущественно растительными остатками и мелкими водорослями. Из закончившей развитие личинки вначале выходит первая, неполовозрелая, крылатая стадия — субимаго, которая после линьки превращается в половозрелую стадию — имаго: жизнь последней продолжается очень короткое время — от нескольких часов до немногих дней, а у субимаго — еще меньше.

Лёт имаго нередко имеет характер роения и может быть массовым, у других он сопровождается своеобразными «танцами» — вертикальными взлетами и опусканиями. После спаривания и откладки в воду яиц взрослые отмирают и их тела иногда массами покрывают берега водоемов и поверхность воды. Служат пищей рыб, особенно личинки.

Среди современных крылатых насекомых поденки стоят на самой низкой ступени развития, что подчеркивается линькой во взрослой фазе, двойным половым аппаратом и присутствием, как у щетинохво-

сток, трех хвостовых нитей. Известно около 1600 видов, в том числе в СССР около 200. Один из обычных видов — обыкновенная поденка (*Ephemera vulgata* L., рис. 76).

НАДОТРЯД ОДОНАТОИДНЫЕ (ODONATOIDEA)

Крылья сетчатые, лишены югальной области, в покое распластаны в стороны или приподняты поверх тела, обе пары удлиненные. Брюшко с короткими церками и лишено парацерка. Нимфы водные, типа наяд. Существует с каменноугольного периода как представитель ствола древнекрылых. Единственный отряд стрекоз с тремя современными и несколькими вымершими подотрядами.

Отряд 6. Стрекозы (Odonatoptera, или Odonata)

Крупные стройные хищные насекомые с очень подвижной головой, грызущими ротовыми органами, двумя парами почти одинаковых сетчатых крыльев с богатым жилкованием, брюшко удлиненное, у самца со вторичным копулятивным органом на II—III стернитах, личинки, как правило, с ректальными или хвостовыми жабрами.

Стрекозы — высокоспециализированные насекомые. Их вторичный копулятивный аппарат у самца на II—III стернитах брюшка является единственным в своем роде и не имеет аналогов среди других насекомых; сперма переносится в него из истинного полового аппарата, находящегося на конце брюшка. Весьма своеобразна также, единственная в своем роде, крыловая мускулатура, состоящая из дорсовентральных мышц, т. е. без сильных продольных спинных мышц, свойственных всем остальным крылатым насекомым; на этом основании проф. Б. А. Шванвич предлагал выделить стрекоз в особый отдел прямомышечных (*Orthomyaria*), а всех остальных *Pterygota* объединял в отдел перекрестомышечных (*Chiastomyaria*). Личинки типа наяд, с сильно удлиненной нижней губой, превращенной в хватательный орган — маску; для захвата добычи она выбрасывается вперед, в покое — прикрывает голову снизу. Крупная, с огромными глазами, весьма подвижная голова имаго и совершенный полет также указывают на высокую специализацию.

Взрослые и личинки ведут хищный образ жизни. Первые хватают добычу на лету, истребляя комаров и многих других вредных насекомых; вторые питаются различными водными организмами, в частности личинками комаров, поденок, других видов стрекоз и пр., а крупные личинки семейства коромысел (*Aeschnidae*) нападают даже на головастиков и иногда на мальков рыб. В свою очередь, личинки стре-

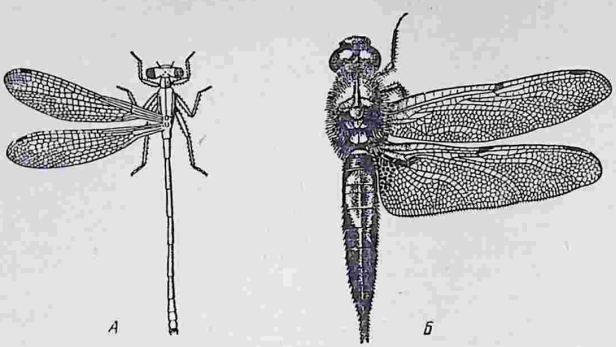


Рис. 77. Отряд стрекозы (по Богданову-Катькову и Веберу) *А* — лютка (*Lestes* sp.) без обозначения правой пары крыльев; *Б* — пятнистая стрекоза (*Leptetrum quadrimaculatum*) без левой пары крыльев

коз служат пищей рыб, чем приносят пользу. Существенный вред стрекозы могут приносить птицеводству, способствуя распространению опасного заболевания птиц — простогонимоза. Эта болезнь вызывается плоскими червями-сосальщиками (*Trematoda*) из рода *Prosthogonimus*, паразитирующими в теле личинок стрекоз и от них попадающими в тело птиц, особенно водоплавающих. Некоторые виды, особенно пятнистая стрекоза (*Leptetrum quadrimaculatum* L., рис. 77, *Б*), совершают массовые перелеты, принимаемые несведущими людьми за перелеты саранчи.

Известно свыше 4500 видов, особенно обильных в тропиках; в СССР 165 видов. Современные стрекозы делятся на 3 подотряда. Равнокрылые (*Zygoptera*) обычно небольших размеров, с поперечной головой и одинаковыми крыльями, личинки с тремя хвостовыми плоскими придатками, совместно или частью играющими роль трахейных жабр, на которых боковые являются видоизмененными церками, а срединная гомологична хвостовому придатку щетинохвосток и поденок; пример — род люток (*Lestes*, рис. 77, *А*). Неравнокрылые (*Anisoptera*) — более крупные, с громадными, часто соприкасающимися глазами и более широкими у основания задними крыльями, личинки дышат жабрами, смещенными в заднюю кишку (ректальные жабры); пример — приведенные выше пятнистая стрекоза и коромысла. Третий подотряд — своеобразные *Anisozygoptera*, обильные в мезозое, а ныне представленные единственным уцелевшим родом *Epiophlebia* с двумя видами из Японии

и Индии; совмещают признаки обоих вышеназванных подотрядов — взрослые имеют крылья, как у равнокрылых, а личинки сходны с неравнокрылыми.

НАДОТРЯД ОРТОПТЕРОИДНЫЕ (ORTHOPTEROIDEA)

Ротовой аппарат типично грызущий. Крылья с хорошо развитой югальной областью, в покое плотно укладываются вдоль тела. Задние крылья вполне преобладают над передними или с тенденцией к преобладанию, играют основную роль в полете, передние крылья обычно превращены в надкрылья. Брюшко с церками, у самки нередко с яйцекладом, у самца иногда с грифельками на IX стерните. Брюшная нервная цепочка со многими ганглиями, яйцевые трубочки паноистического типа. Превращение типично неполное, без усложнений.

По особенностям крыльев и тенденции к преобладанию мускулатуры задних крыльев над передними ортоптероиды являются в основном функционально двукрылыми, но заднемоторными насекомыми. Сохранение у них церков, первичного грызущего ротового аппарата и некоторых признаков метамерии характеризует их как низкоорганизованных крылатых. Подразделяется на следующие 11 отрядов, иногда объединяемых в 3—5 отдельных надотрядов.

Отряд 7. Таракановые (Blattoptera, или Blattodea, или Blattariae)

Тело плоское, голова резко гипогнатическая, прикрыта сверху большой переднеспинкой, ноги бегательные с 5-члениковыми лапками, брюшко с членистыми или утратившими членистость церками, у самца часто, у личинок обычно с грифельками на IX стерните.

Средние или крупные, иногда небольшие проворные насекомые обычно с щитинковидными усиками. Передние крылья превращены в явственные надкрылья, задние крылья складываются веерообразно или в семействе *Polyphagidae* подгибается только их задняя часть; нередко, особенно у самок, надкрылья и крылья в различной степени укорочены или полностью отсутствуют. Брюшко самца часто с пахучими железами различного строения и местоположения, IX стернит образует генитальную пластинку (гипандрий) обычно с грифельками; у самки брюшко заканчивается VII стернитом, нередко также называемым генитальной пластинкой. Гениталии самца асимметричны (рис. 78, *Б*).

Преимущественно ночные, скрытно живущие насекомые, обитающие под опавшей листвой, под камнями, иногда в почве и пр. Яйца обычно откладываются заключенными в оотеку — в виде пакета или мешочка.

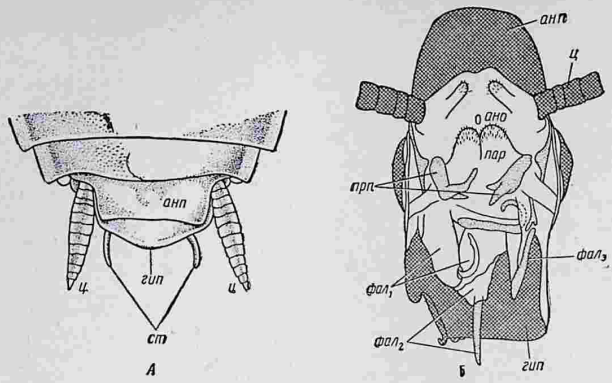


Рис. 78. Отряд таракановые. *А* — конец брюшка самца черного таракана сверху; *Б* — гениталии самца рыжего таракана (по Бей-Биенко и Вилле): *анп* — анальная пластинка, *ано* — анальное отверстие, *пар* — парапрокты, *прп* — их склеротизованные придатки, *фал* — фалломеры, *гип* — гипандрий (генитальная пластинка), *ц* — церки, *ст* — грифельки

Все развитие до взрослой фазы от 2—3 месяцев у одних видов до 3—4 лет у других. Питаются всевозможными органическими остатками и могут считаться всеядными; некоторые — гнилой древесиной, немногие могут вредить растениям. Отдельные виды широко развезены с товарами, живут в домах и других отапливаемых помещениях и являются не только докучливыми сожителями человека — синантропами, но и переносчиками болезней. Распространены повсюду рыжий таракан, или прусак (*Blattella germanica* L.), и черный таракан (*Blatta orientalis* L.). В Средней Азии и в странах Ближнего Востока к синантропам относится также туркестанский таракан (*Shelfordella tartara* Sauss.).

Древнейшие насекомые, известны с каменноугольного периода и очень многочисленны в древних отложениях земной коры, особенно палеозойских; в связи с этим ископаемые виды могут иметь значение в стратиграфии (определении возраста) отложений земной коры.

Около 3600 современных видов, особенно многочисленных в тропиках и субтропиках. В СССР 55 видов, из которых широко распространен лапландский таракан (*Ectobius lapponicus* L., рис. 79, *А*); на Дальнем Востоке в гнилой древесине аянской ели обычен реликтовый таракан (*Cryptocercus relictus* B.-Bien., рис. 79, *Б*).

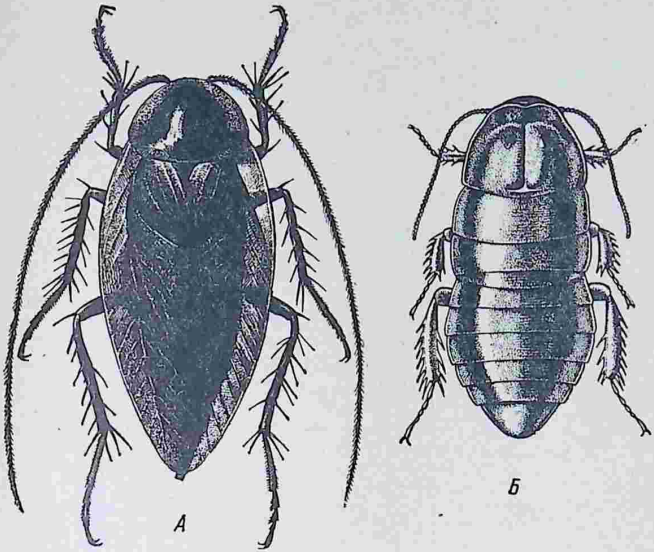


Рис. 79. Отряд тараканові (по Бей-Биенко). *А* — лапландский таракан (*Ectobius lapponicus*), самец; *Б* — реликтовый таракан (*Cryptocercus relictus*)

Отряд 8. Богомоловые (Manteoptera, или Mantodea)

Тело удлиненное, голова свободная, вполне подвижная, переднеспинка удлиненная, передние ноги очень длинные, вооружены сильными шипами, хватательные, брюшко с членистыми церками, у самца и личинок с грифельками на IX стерните.

Обычно крупные, вытянутые насекомые, сходные по строению крыльев и брюшка с таракановыми и нередко объединяемые с ними на правах подотряда в один общий отряд. Однако богомоловые резко отличаются подвижной головой с ротовыми органами, направленными вниз и лишь отчасти назад, вытянутой переднеспинкой, хватательными передними ногами и совершенно иным образом жизни. Это дневные теплолюбивые хищники-засадники, неподвижно подстерегающие добычу

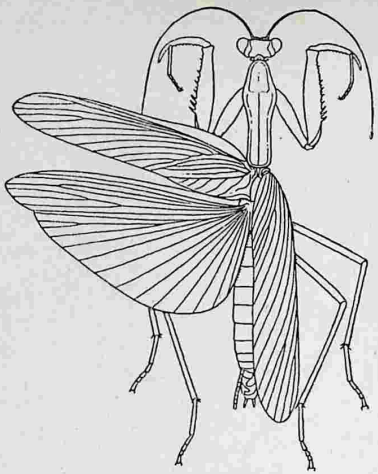


Рис. 80. Отряд богомоловые. Обыкновенный богомол *(Mantis religiosa)*, самец (по Бей-Биенко)

с наготове приподнятыми передними ногами вместе с переднегрудью. Питаются преимущественно насекомыми: молодые личинки — тлями, мухами и другими мелкими насекомыми, с возрастом — более крупными, например саранчовыми, бабочками и пр.: некоторые крупные тропические виды нападают даже на мелких птиц, лягушек, ящериц. Полезная роль богомолов как истребителей вредных насекомых изучена недостаточно и ослабляется тем, что они питаются также пчелами, наездниками и другими полезными насекомыми. Попытки использования богомолов для биологической борьбы с вредителями пока не дали результатов.

Обычно держатся на растениях и вследствие покровительственной окраски и неподвижности достигают высокого криптического эффекта. Яйца, подобно тараканам, откладываются в оотеке, которая имеет вид рыхлой пенистой массы, укрепляемой на ветках растений, на коре и пр. Весь жизненный цикл у наших видов продолжается примерно год.

Известно до 2000 видов, в СССР — немногим более 20. Наиболее широко распространенный у нас вид — обыкновенный богомол (*Mantis religiosa* L., рис. 80).

Отряд 9. Термиты (Isoptera)

Общественные насекомые с резко выраженным полиморфизмом, голова свободная, прогнатическая, переднеспинка небольшая, крылья перепончатые с остатками сетки жилок, длиннее тела, свойственны только способным к размножению самцам и самкам и опадают после спаривания, ноги однородные, ходильные, лапки обычно 4-члениковые, церки маленькие, 1—8-члениковые.

Несмотря на резкие отличия от тараканових по образу жизни и особенностям строения, термиты довольно близкие их родичи; они пере-

шли к подземному образу жизни и приобрели способность жить разросшимися семьями с разделением функций между особями. Обе пары крыльев большинства термитов сходны по форме и более или менее однородны по консистенции, т. е. без обособления передних крыльев в надкрылья; помимо того, задние крылья не имеют веера, свойственного тараканам. Однако в семействе *Mastotermetidae* (единственный вид из Австралии и ряд ископаемых форм из олигоцена Европы) крылья сохранили черты сходства с таракановыми, сильно дифференцированы на более узкие надкрылья и широкие с веером задние крылья. Очевидно, сходство обеих пар крыльев у всех остальных термитов имеет вторичное происхождение.

Разросшиеся семьи-колонии живут в земле или в древесине, некоторые виды устраивают надземные сооружения — термитники.

Полиморфизм проявляется в подразделении особей на ряд каст: способных к размножению самцов и самок с развитыми крыльями и бескрылых стерильных членов семьи, внешне сходных с личинками — рабочих и солдат (см. рис. 67). После роения крылья самцов и самок обламываются по косому базальному шву (в сем. *Mastotermetidae* он отсутствует и обламывание происходит неправильно), затем происходит спаривание. Вначале самка откладывает немного яиц — всего 15—50; вылупившиеся из яиц особи дают начало новой семье, которая с ростом продуктивности самки способна при благоприятных условиях к быстрому разрастанию.

Основную, наиболее многочисленную часть семьи составляют рабочие особи; они обычно лишены глаз, имеют слабо склеротизованное, мягкое светлоокрашенное тело; отсюда популярное название термитов — белые муравьи. Рабочие выполняют все основные функции — заботятся о яйцах и личинках, переносят их при опасности в другое, безопасное место, кормят и заботятся о самке, доставляют и заготовляют пищу. У низших групп термитов (сем. *Kalotermetidae*, вероятно, *Mastotermetidae* и др.) настоящие рабочие еще отсутствуют и замещены ложными, или псевдоэргатами — личинками. Солдаты отличаются очень большой

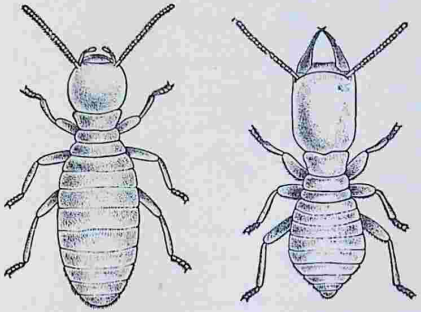


Рис. 81. Отряд термиты. Вредный термит (*Reticulitermes lucifugus*): слева — рабочий, справа — солдат (по Дехтяреву)

головой, мощными челюстями и являются наиболее специализированной кастой в колонии термитов; их функция — защита колонии от вторжения врагов.

Питаются термиты древесиной, сухими стеблями травянистых растений, различными растительными остатками, грибами и пр. Могут сильно вредить — портят деревянные сооружения (постройки, телеграфные столбы и пр.) и изделия, повреждают также старые и перестойные деревья и виноградную лозу, протачивая изнутри ходы.

Около 2500 видов, преимущественно в тропиках; в фауне СССР до 7 видов, из них на юге Украины, в Молдании и в Закавказье распространен вредный термит (*Reticulitermes lucifugus* Rossi, рис. 81), а в Средней Азии широко распространен и вредит постройкам и деревянным сооружениям туркестанский термит (*Acanthotermes turkestanicus* Jac., см. рис. 67).

Отряд 10. Веснянки (Plecoptera)

Тело удлиненное, мягкое, голова свободная, прогнатическая, с длинными многочленистыми усиками, ротовые органы слабые, редуцированные, часто не функционирующие, крылья сетчатые, в покое лежат плоско на брюшке и задняя пара веерообразно складывается, ноги ходильные с 3-члениковыми лапками церки длинные, нитевидные, многочленистые, реже сильно укорочены; личинки в воде, сходны со взрослыми.

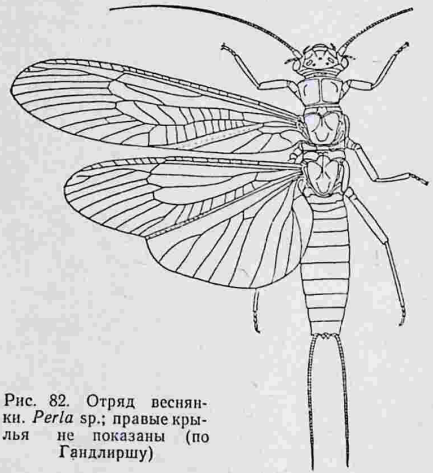


Рис. 82. Отряд веснянки. *Perla* sp.; правые крылья не показаны (по Гандлиршу)

Длинные многочленистые усики, гомономная грудь с ее более или менее одинаково развитыми сегментами и ногами, отсутствие дифференциации плейритов переднегруди на эпистерн и эпимер, длинные многочленистые нитевидные церки большинства форм — все это признаки примитивной организации, ставящие вес-

нянок, как и тараканових, у самого основания эволюционного ствола надотряда.

Они неважные летуны и поэтому держатся близ водоемов, где и проходит жизнь личинок. Летают днем, некоторые прячутся под камнями и пр. По степени развития крыльев у некоторых видов наблюдается половой диморфизм: самцы короткокрылые, самки с нормально развитыми крыльями. Немногие виды вполне бескрылы. Личинки, или наяды, обитают преимущественно в текучих богатых кислородом водах, где держатся на дне, обычно под камнями.

Развитие личинок продолжается 1—3 года и сопровождается многими линьками — до 20—30. Многие дышат трахейными жабрами, расположенными на различных частях тела; другие имеют кожное дыхание. Как личинки, так и взрослые служат пищей рыб и используются также в рыбной ловле на приманку. В целом веснянки имеют ряд сходных черт биологии с поденками.

Делятся на 2 главных подотряда: нитещупиковые *(Filipalpia)*, которые имеют функционирующие у взрослых ротовые органы и питаются во взрослой и личиночной фазах растительной пищей (одноклеточные водоросли, растительные остатки и пр.); и тонкощупиковые *(Setipalpia)*, не питающиеся во взрослой фазе и с хищными личинками. Известно до 2000 видов, свойственных преимущественно умеренным широтам северного полушария. В СССР найдено пока около 170 видов; широко распространен род *Perla* (рис. 82).

Отряд 11. Эмбии (Embioptera)

Тело удлиненное, мягкое, гибкое, с большой головой, лишенной глазков, ноги ходильные, с 3-члениковыми лапками, передняя пара с прядильными железами в сильно вздутом первом членике лапок, обе пары крыльев перепончатые, сходные между собой, развиты только у самца либо оба пола бескрылые, церки двучленистые, у самца разные.

Небольшая своеобразная группа насекомых, требовательная к влаге и теплу и свойственная преимущественно тропическим лесам; здесь эмбии живут под корой деревьев или в ее щелях. В умеренных странах отсутствуют, кроме их наиболее теплых частей; здесь также живут в лесах, а при недостатке влаги — обычно в почве, среди остатков растений, под камнями.

Очень своеобразны по способу жизни. Живут семьями в трубчатых, обычно разветвленных галереях с многочисленными отверстиями. Такие трубчатые гнезда ткутся из шелка, выделяемого железами передних лапок. Сюда же откладываются яйца; самки могут жить до полугода и более, поэтому живут совместно с вылупившимися личинками даже до полного завершения ими развития и наступления половой зрелости. На юге Европы в течение года одна генерация, зимуют личинки,

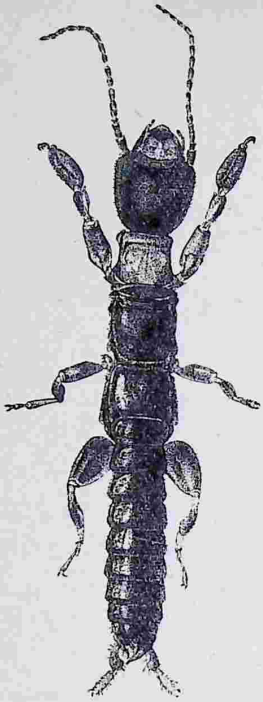


Рис. 83. Отряд эмбии. Средиземноморская эмбия *(Haploembia solieri)*, самец (ориг.) (по Н. Я. Кузнецову)

взрослые появляются в апреле—мае. Питаются растительной пищей, некоторые вредят растениям.

До 200 видов, в СССР только 2: средиземноморская эмбия *(Haploembia solieri* Ramb., рис. 83), распространенная от южного Крыма и западного Кавказа до Средиземноморья, и туркестанская эмбия *(Embia tartara* Sauss.) на юге Средней Азии.

Отряд 12. Гриллоблаттиды (Grylloblattida)

Бескрылые, с удлиненным гибким телом, голова прогнатическая, без глазков и без глаз, либо с редуцированными глазами, ноги однородные, ходильные, с 5-члениковыми лапками, церки длинные, гибкие, членистые, самка с торчащим яйцекладом.

Очень своеобразная, остаточная группа насекомых, представленная всего 10 видами, совмещающая черты различных отрядов *Orthopteroidea*. Вопрос об их систематическом положении явился предметом дискуссий. Членистые церки, строение ног, асимметричные гениталии самца сближают их с таракановыми; не противоречит этому и хорошо выраженный яйцеклад, известный и у некоторых ископаемых тараканов. Вместе с тем по присутствию яйцеклада, структуре скелета головы — тентория — и по другим признакам сходны с прямокрылыми и часто считались их подотрядом; некоторые авторы сближали их с вымершим палеозойским отрядом *Protorthoptera*.

Требовательны к влажности и невысоким температурам, живут в сырых местах под камнями, в пнях деревьев и пр., а также в пещерах. Активны ночью, всеядны и могут питаться насекомыми. Развитие продолжается несколько лет. Известны только из умеренных широт северного полушария — от Советского Приморья и Японии до Северной Америки. У нас в Приморье 2 вида, в том числе *Grylloblattina djakonovi* B.-Bien. (рис. 84), в горах запада Северной Америки — хорошо изученная *Grylloblatta campodeiformis* Walk. и другие виды.

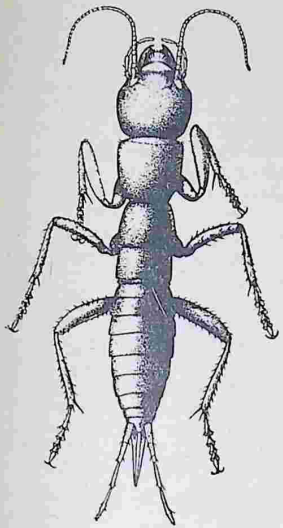
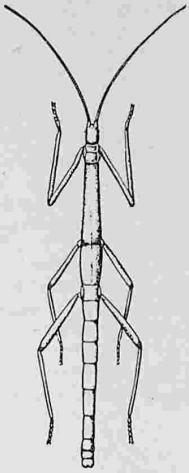
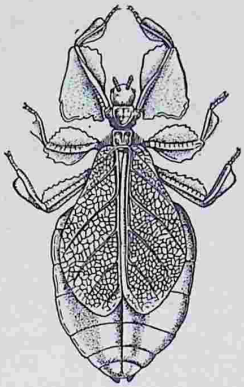


Рис. 84. Отряд гриллоблаттиды. *Grylloblattina djakonovi*), самка (по Бей-Биенко)



А



Б

Рис. 85. Отряд палочники (по Вествуду и Ленгроту). *А* — индийский палочник *(Carausius morosus)*; *Б* — листотел *(Phyllium)*

Отряд 13. Палочники (Phasmatoptera, или Phasmatodea)

Тело крупное, сильно удлиненное, тонкое, палочковидное, либо широкое, листообразное, голова прогнатическая, ноги ходильные, почти однородные, нередко очень длинные, крылья отсутствуют или передняя пара короче задней, церки одночлениковые, яйцеклад у самки выражен, но полускрытый, не выступает за конец брюшка, специальные органы слуха и стрекотания отсутствуют.

Усики нитевидные или щетинковидные, с небольшим (от 8 и более) или большим (свыше 100) числом члеников, короче или длиннее передних бедер, иногда длиной с тело. Переднегрудь короткая, с небольшой переднеспинкой, средне- и заднегрудь каждая обычно длиннее переднегруди. Заднеспинка плотно слита с первым брюшным тергитом, и гра-

ница между ними иногда стерта. Лапки почти всегда 5-члениковые, с присоской между коготками. Самые крупные насекомые, тело некоторых тропических видов достигает 25—33 *см*.

Растительноядные, малоподвижные насекомые, живут среди травостоя либо на деревьях и кустарниках. Способны впадать в состояние каталептической неподвижности, чем достигается большой криптический эффект: палочковидное или листообразное тело становится малозаметным среди растений. Яйца со сложной наружной скульптурой, похожи на семена растений, откладываются поодиночке. Ряд видов размножается партеногенетически.

Преимущественно в тропиках, известно до 2500 видов. В СССР только 7 видов — представители афро-азиатского рода *Ramulus* (= *Gratidia*) в Средней Азии, южном Казахстане и в Закавказье и один вид (*Baculum ussurianum* B.-Bien.), относящийся к тропическому индо-малайскому роду, на юге Советского Дальнего Востока. Помимо того, в лабораториях часто разводят завезенного индийского палочника (*Carausius morosus* Br., рис. 85, *А*). Своеобразно семейство листотелов (*Phylliidae*, рис. 75, *Б*) с широким расплющенным телом, распространено преимущественно в тропической Азии; внешне листотелы напоминают листья растений, что, вероятно, имеет биологическое значение как защитное приспособление.

Отряд 14. Прямокрылые (Orthoptera)

Обычно крупные или средних размеров с удлиненным телом. Голова часто гипогнатическая, грудь с крупной, свешивающейся по бокам переднеспинкой, задние ноги обычно удлиненные, прыгательные. Крылья, если развиты, явственно подразделены на более плотные надкрылья и широкую, веерообразно складывающуюся заднюю пару. Церки обычно нечленистые, яйцеклад, как правило, развитый, очень часто есть специальные органы слуха и стрекотания.

Самый обширный отряд среди ортоптероидов: известно свыше 20 тыс. видов, в том числе в СССР более 700. Большинство растительноядны, другие являются хищниками или имеют смешанное питание. Многим свойственны открытые местообитания — луга, поляны, степи, пустыни; лишь немногие живут в лесу. Крупные размеры, способность к прыжкам (отсюда другое их название: прыгающие — *Saltatoria*), открытый образ жизни и стрекотание делают прямокрылых характерным элементом многих ландшафтов. Выделяются два основных типа жизненных форм — фитофилы, или обитатели толщи растительного покрова, и геофилы, или обитатели поверхности и толщи почвы. Первые имеют гладкое, сжатое с боков, хорошо обтекаемое тело, окрашенное обычно в зеленоватые или желтоватые тона; геофилы, наоборот, сжаты

сверху вниз, обычно коренасты, часто с шероховатым телом и окрашены в землистые тона. Помимо названных двух типов, есть также землерои, характеризующиеся копательными ногами (медведки, триперсты), и хищники-засадники, сходные по поведению с богомолами (кузнечики из рода *Saga*).

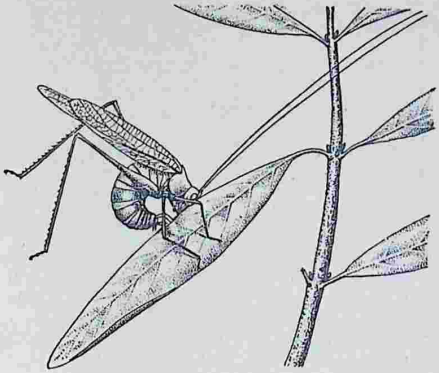


Рис. 86. Отряд прямокрылые. Откладка яиц кузнечиком пластинокрылом *(Phaneroptera)* в край пластинки листа (по Гойданичу из Бей-Биенко)

Для прямокрылых характерно наличие разнообразных звуковых органов, или органов стрекотания (стридуляции); стрекотание специфично для каждого вида, является половым сигналом и играет большую роль в биологии прямокрылых, обеспечивая сближение самца и самки в период половой зрелости. В связи с этим многие прямокрылые обладают тимпальными органами слуха — на голенях передних ног (кузнечиковые и сверчковые, см. рис. 40) или по бокам I сегмента брюшка (саранчовые, см. рис. 1); впрочем, есть формы, лишенные специального органа слуха и вместе с тем имеющие орган стрекотания.

Яйца откладываются поодиночке или группами в почву (см. рис. 90), в стебли растений, в листья (рис. 86) и пр. У наших видов генерация обычно одногодичная, их жизненный цикл примерно таков (рис. 87): зимовка в фазе яйца, весной — отрождение личинок, которые в последующем линяют обычно 4—6 раз и летом достигают взрослого состояния, но вначале еще неполовозрелы; после периода дополнительного питания наступает половозрелость, происходит спаривание и откладка яиц. Личинки разных возрастов различаются по величине тела, степени развития крыловых зачатков и деталями строения вершины брюшка. В старших возрастах крыловые зачатки перемещаются на спинную сторону; при этом зачатки надкрылий оказываются прикрытыми снаружи более широкими зачатками крыльев, что хорошо отличает личинок от короткокрылых взрослых особей (см. рис. 91).

Некоторые виды проявляют особую форму полиморфизма — фазовую изменчивость. При скученной жизни личинок возникает ярко окра-

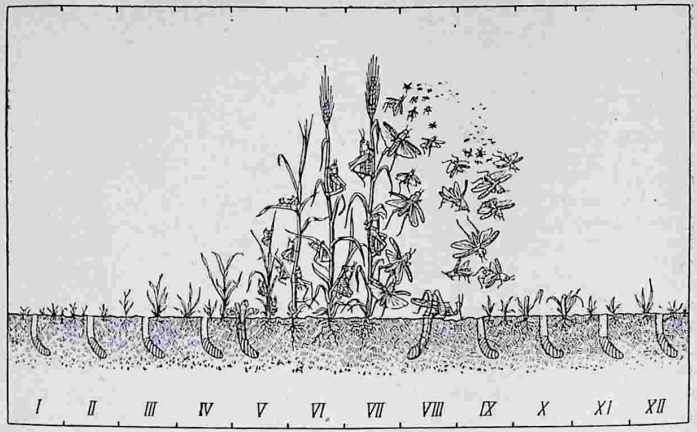


Рис. 87. Отряд прямокрылые. Схема годичного цикла итальянской саранчи. Римскими цифрами показаны месяцы года (по Бей-Биенко)

шенная, более активная стадная фаза (phasis *gregaria*), при рассеянной жизни личинок возникает однообразно окрашенная и более вялая одиночная фаза (ph. *solitaria*); обе фазы способны переходить одна в другую (см. рис. 70, 71).

Многие виды — опасные вредители сельского хозяйства, особенно саранчовые. Вред особенно ощутим от тех видов саранчовых, которые способны образовывать стадную фазу; все особи у таких стадных видов держатся и передвигаются массовыми скоплениями — кулигами — и могут быстро уничтожить посевы, а при окрылении совершают перелеты стаями.

Делятся на 2 подотряда: длинноусые *(Dolichocera)* с надсемействами кузнечиковых *(Tettigonioidea)*, лжекузнечиковых *(Gryllacridoidea)* и сверчковых *(Grylloidea)*, и короткоусые *(Brachycera)* с надсемействами саранчовых *(Acridoidea)*, тетригидовых *(Tetrigoidea)*, триперстовых *(Tridactyloidea)* и др.

Подотряд длинноусые *(Dolichocera)*. Усики щетинковидные, не короче, часто длиннее тела, из очень большого числа члеников. Орган слуха, если есть, расположен на голенях передних ног. Брюшко самки обычно с длинным торчащим яйцекладом, нередко имеющим

форму меча или сабли; поэтому часто употребляется другое название подотряда — *Ensifera*, что значит меченосные.

Надсемейство кузнечиковые (Tettigonioidea). Все лапки 4-члениковые. Церки твердые, у самца устроены сложнее, нежели у самки, и служат для удержания ее при спаривании. Генитальная пластинка самца часто с грифельками. Яйцеклад самки сжат с боков, серповидный, саблевидный или мечевидный. Надкрылья, если развиты, положены на теле кровлеобразно, у самца со звуковым аппаратом — органом стрекотания. Он расположен у основания надкрылья и состоит из зеркальца — прозрачной резонирующей мембраны, более развитой на правом крыле, и стридуляционной части — видоизмененной, на левом крыле снизу зазубренной, передней анальной жилки (A_1), которая проходит по переднему краю зеркальца. Левое надкрылье лежит всегда поверх правого и при горизонтальной вибрации зазубренный низ A_1 трется о ту же жилку на правом надкрылье; возникает стрекочущий звук, характерный для каждого вида кузнечика. Иногда надкрылья утрачивают летательную функцию, но при этом орган стрекотания не только ослабевает, а даже усиливается, надкрылья в целом превращаются в звуковой аппарат. В семействе *Bradyporidae* надкрылья превращены в орган стрекотания у обоих полов, сильно укорочены, скрыты под переднеспинкой.

Многие кузнечики растительноядны или имеют смешанное питание, некоторые — хищники. Отдельные виды являются вредителями травянистых растений, плодовых культур и древесных пород. Особенно многочисленны в горных странах и при развитой кустарниковой растительности. Основное семейство — кузнечики собственно *(Tettigoniidae)*; из них наиболее обычные виды — зеленый (*Tettigonia viridissima* L., рис. 88, *А*) и серый (*Decticus verrucivorus* L.) кузнечики, иногда вредят; на Кавказе и в Крыму многочисленны виды рода изофия (*Isophya*, рис. 88, *Б*), из них некоторые также вредят. Широко распространен на юге и в тропиках род пластинокрылов (*Phaneroptera*, рис. 88, *В*).

Надсемейство лжекузнечиковые (Gryllacridoidea). Лапки ног 4-члениковые. Церки гибкие, у обоих полов одинаковые, простые, в длинных сенсорных волосках. Яйцеклад самки, если развит, сжат с боков, состоит из 6 видимых створок. Орган стрекотания на надкрыльях самца образован кубитальной жилкой *(Cu)* либо полностью утрачен; нередко тело вполне бескрылое.

Почти исключительно тропическое надсемейство, совмещающее признаки кузнечиковых и сверчковых. В большинстве хищники, но в оранжереях иногда вредит растениям вполне бескрылый оранжерейный лжекузнечик (*Tachycines asynamorus* Adel.) родом из Китая. В пещерах и темных укрытых местах на Кавказе и в Средиземноморских странах водятся также вполне бескрылые пещерники (род *Dolichopoda*).

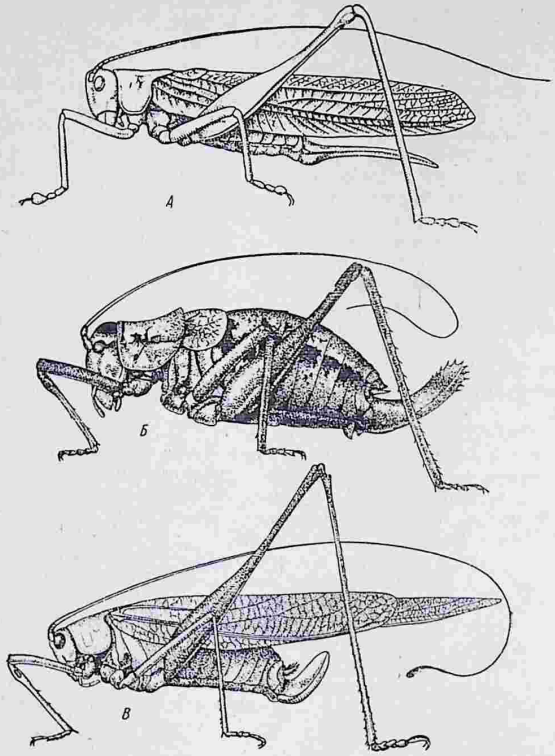


Рис. 88. Отряд прямокрылые, надсемейство кузнечиковые (по Бей-Биенко). *А* — зеленый кузнечик (*Tettigonia viridissima*), самка; *Б* — кубанская изофия (*Isophya gracilis*), самка; *В* — обыкновенный пластинокрыл (*Phaneroptera falcata*), самка

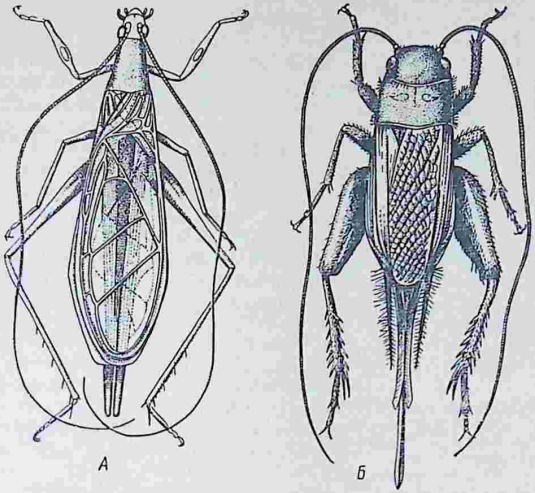


Рис. 89. Отряд прямокрылые, надсемейство сверчковые (по Бей-Биенко). *А* — стеблевой сверчок *(Oecanthus)*, самец; *Б* — степной сверчок *(Gryllus desertus)*, самка

Надсемейство сверчковые (Grylloidea). Лапки, хотя бы передние и средние, 3-члениковые. Церки как в предыдущем надсемействе. Яйцеклад самки, если развит, копьевидно расширен на вершине, состоит лишь из 4 развитых створок. Орган стрекотания на надкрыльях самца образован кубитальной жилкой, его стридуляционная жилка — *CuP*.

В умеренных странах менее многочисленны, чем кузнечиковые, обычно зимуют в фазе личинки или взрослого насекомого. Подразделяются на несколько семейств. Семейство сверчков *(Gryllidae)* имеют 3-члениковые лапки, передние ноги не копательные, голова гипогатическая, представители — домовый сверчок *(Acheta domesticus* L.), заселяющий дома в умеренных странах, но на юге Азии живет на воле и нередко сильно вредит растениям, и широко распространенный у нас степной сверчок *(Gryllus desertus* Pall., рис. 89, *Б)* также вредитель растений. Семейство медведок *(Gryllotalpidae)* отличается копательными передними ногами (см. рис. 14, *3*), прогнатической головой и отсутствием яйцеклада у самки; у нас 3 вида медведок *(Gryllotalpa)*, сильно

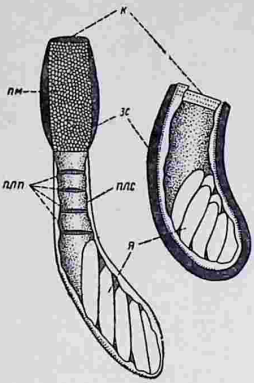


Рис. 90. Отряд прямокрылые, надсемейство саранчовые. Кубышки саранчовых из рода *Dociostaurus*. Слева — малая крестовичка *(D. brevicollis)*, справа атбасарка *(D. kraussi)* (по Зимину):

к — крышечка, *пм* — пенистая масса, *зс* — землистые стенки, *плс* — пленчатые стенки, *плп* — пленчатые перегородки, *я* — яйца

вредящих растениям в парниках, а на юге также в открытом грунте. Своеобразно семейство стеблевых сверчков *(Oecanthidae)*, формула их лапок 3—3—4; яйца откладываются в стебли и ветки растений, широко распространен род *Oecanthus* (рис. 89, *А*).

Подотряд короткоусые *(Brachycera)*. Усики обычно не длиннее половины тела не щетинковидные, состоят из 7—33 члеников. Орган слуха, если есть, расположен по бокам I сегмента брюшка. Брюшко самки с коротким яйцекладом из 4 развитых створок, они крючкообразны, в виде резцов, служащих для вырывания в почве ямки при откладке группы яиц. В связи с этой особенностью яйцеклада подотряд называют также *Caelifera*, что значит резценосные.

Надсемейство саранчовые (Acridoidea) — наиболее обширное в отряде, свыше 10 000 видов, в том числе в СССР около 500. Передние ноги не копательные, лапки 3-члениковые, церки одночлениковые, самки с явственным яйцекладом. Подразделяется на ряд семейств.

Яйца откладываются группами, обычно в почву в виде характерного земляного мешочка с яйцами — кубышки (рис. 90). В образовании кубышки существенную роль играют выделения придаточных половых желез; эти выделения цементируют приставшие частицы почвы и укрепляют стенки кубышки, заполняют ее пенистой массой и скрепляют между собой яйца.

Личинки разных возрастов (рис. 91) отличаются не только степенью развития крыловых зачатков, размерами тела и строением вершины брюшка, но также и числом члеников в усиках; с каждым возрастом оно увеличивается на 1—3. Все виды растительноядны, многие являются вредителями. По особенностям поведения и склонности к фазообразованию различают нестадных саранчовых, или кобылок, и стадные виды — саранчу. Последние немногочисленны, но особенно опасны как вредители, способны перелетать на далекие расстояния.

Семейство настоящие саранчовые *(Acrididae)* особенно богато видами, отличается, как правило, развитым органом слуха, способностью многих к стрекотанию, наиболее обычный его способ — трение внутреннего киля задних бедер об одну из продольных жилок надкрылий.

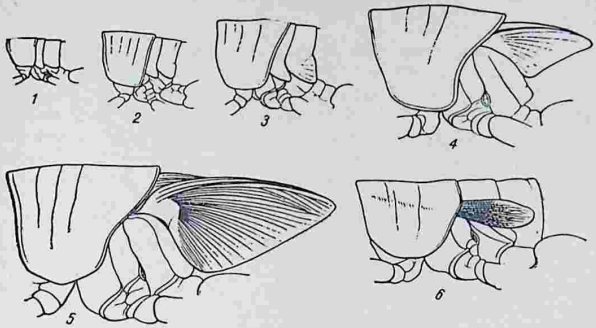


Рис. 91. Отряд прямокрылые, надсемейство саранчовые. Развитие крыловых зачатков у личинок в 1—5-м возрастах и короткокрылый вид (по Шопару):

1—5 — возраста личинок, *6* — грудь взрослого короткокрылого вида с лопастевидными надкрыльями

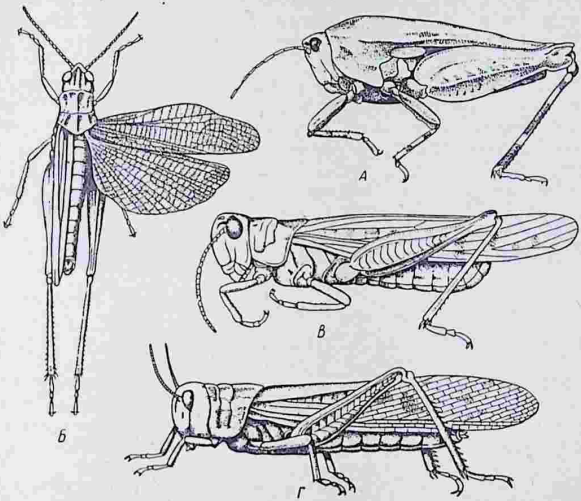


Рис. 92. Отряд прямокрылые, подотряд короткоусые (по Бей-Биенко). *А* — тонкоусый тетрикс *(Tetrix tenuiconis)*; *Б* — темнокрылая кобылка *(Stauroderus scalaris)*; *В* — мароккская саранча *(Dociostaurus maroccanus)*; *Г* — перелетная саранча *(Locusta migratoria)*

Сюда относятся многие вредные виды, в том числе такие стадные виды: перелетная саранча (*Locusta migratoria* L., рис. 92, *Г*) — распространена от Евразии до Африки и Австралии; мароккская саранча (*Dociostraurus maroccanus* Thnb., рис. 92, *В*) — вредит в Средней Азии, Закавказье, в Иране и Афганистане и средиземноморских странах; пустынная саранча (*Schistocerca gregaria* Forsk.) — наносит большой ущерб сельскому хозяйству в сухих районах Передней Азии, северо-западной Индии и Африки, иногда залетает на юг СССР; и широко распространенная в степях итальянская саранча (*Calliptamus italicus* L.). Из нестадных видов известными вредителями являются сибирская кобылка (*Gomphocerus sibiricus* L.), темнокрылая кобылка (*Stauroderus scalaris* F.-W., рис. 92, *Б*); в Казахстане и Средней Азии местами вредит атбасарка (*Dociostaurus kraussi* Ing.) и другие виды.

Своеобразно надсемейство тетригидовые (*Tetrigoidea*) с длинной, прикрывающей тело переднеспинкой, орган слуха отсутствует, надкрылья сильно укорочены, значительно короче задних крыльев, формула лапок 2—2—3. Встречаются преимущественно в тропиках, где обычны на сырых местах. Немногие наши виды зимуют во взрослом состоянии или личинками и могут быть неправильно приняты за вредные виды саранчовых. Наиболее распространен тонкоусый тетрик (*Tetrix tenuicornis* Sahlb., рис. 92, *А*).

Надсемейство триперстовые (Tridactyloidea) — обычно мелкие насекомые с копательными передними ногами, лапки 1—3-члениковые, брюшко на вершине, кроме 1—2-членистых церков, еще с парой удлиненных придатков — выростов парапроктов. Небольшая группа (около 100 видов, в СССР — 4), считавшаяся прежде родичами сверчков. Представители — виды рода триперстов (*Tridactylus*), живущие по берегам водоемов, делают во влажном грунте норки; некоторые в тропиках и субтропиках вредят рису и другим растениям. В СССР широко распространен обыкновенный триперст (*T. variegatus* Latr., рис. 93).

Отряд 15. Гемимериды (Hemimerida)

Бескрылые и безглазые эктопаразиты грызунов с несколько уплощенным телом, прогнатической головой и недлинными усиками, переднеспинка большая, сзади выемчатая, ноги специализированные, короткие, их голени на вершине снаружи с вдавлением для вкладывания лапок, брюшко заканчивается у самки VII стернитом, IX стернит самца асимметричен, несет грифелеподобный непарный выступ, церки длинные, мягкие, одночлениковые, в волосках.

Весьма своеобразные небольшие насекомые (длина без церков 8—14 *мм*), свойственны только тропической Африке, где они являются наружными паразитами грызунов из рода *Cricetomys*. По ряду призна-

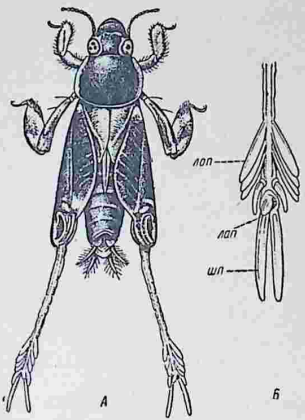


Рис. 93. Отряд прямокрылые, надсемейство триперстовые. *А* — обыкновенный триперст *(Tridactylus variegatus)*; *Б* — часть его задней голени и лапка (по Бей-Биенко):
лоп — лопастинки, *лап* — рудимент лапки, *шп* — шпоры

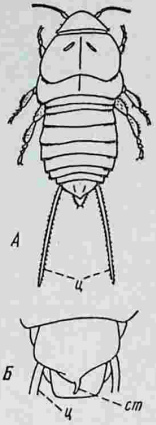


Рис. 94. Отряд гемимериды. *Hemimerus hanseni* *А* — вид сверху; *Б*—конец брюшка самца снизу (по Гансену и Рэну):
ц — церки, *ст* — стилевидный придаток генитальной пластинки

ков (3-члениковые лапки, строение вершины брюшка, двойной половой аппарат самца) сходны с уховертками *(Dermaptera)* и многими считаются лишь подотрядом последних.

Живут среди волосяного покрова грызунов, быстро скользя в нем подобно блохам. Питаются, видимо, производными кожного эпидермиса. Живородящи. Единственный род *Hemimerus* с 8 видами, среди которых более известен *H. hanseni* Sharp (рис. 94), распространенный в экваториальной Африке.

Отряд 16. Кожистокрылые, или уховертки (Dermaptera)

Тело удлиненное, гибкое, голова прогнатическая, переднеспинка небольшая, передняя пара крыльев превращена в короткие кожистые, лишенные жилок надкрылья, задняя пара перепончатая, в покое скла-

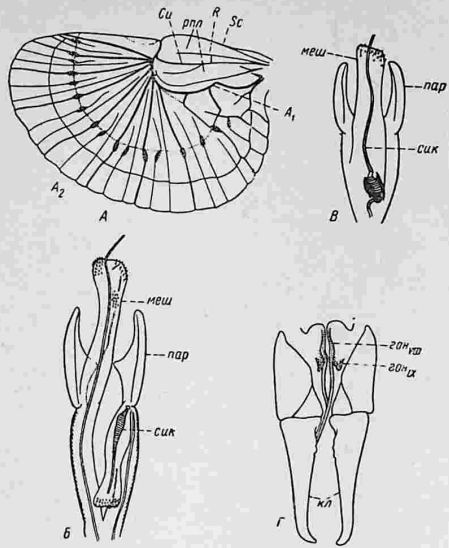


Рис. 95. Отряд кожистокрылые. *А* — заднее крыло обыкновенной уховертки; *Б* — парный копулятивный орган самца; *В* — непарный копулятивный орган самца; *Г* — конец брюшка снизу самки сем. *Pygidicranidae* с гонапофизами (из Бей-Биенко):

рпл — роговая пластинка, *меш* — выпячивающиеся мешочки (пенис) гениталий самца, *пар* — парамеры, *сик* — часть семяизвергательного канала, *гон* — гонапофизы VIII—IX стернитов самки, *кл* — клещи (церки)

дываются вдоль и поперек (но нередка полная бескрылость), ноги ходильные, брюшко самки заканчивается большим VII стернитом, IX стернит самца без грифельков, церки большие, одночлениковые, превращены в твердые клещи.

Своеобразная специализация церков, превращенных в орган защиты и нападения — клещи, сочетается с резкой дифференциацией и специализацией крыльев; оба эти признака совместно хорошо отличают уховерток от всех остальных насекомых. Задние крылья значительно больше передних и состоят из обширной перепончатой части и небольшой

твердой роговой пластинки, расположенной у основания крыла спереди (рис. 95, *А*). В покое задние крылья складываются продольно в виде веера и дважды поперек; в таком состоянии из-под надкрылий выглядывает только роговая пластинка. Нередко задние крылья совсем отсутствуют.

Своеобразной чертой уховерток является также парный копулятивный орган самца — с двумя выпячивающимися мешочками с выводным отверстием каждый (рис. 95, *Б*), но у высших форм (сем. *Forficulidae* и *Labiidae*) эта парность утрачена (рис. 95, *В*). Сегментация брюшка сходна с таракановыми *(Blattoptera)* — у самки брюшко заканчивается VII стернитом, а не VIII—IX, как у прямокрылых. У некоторых низших форм (сем. *Pygidicranidae*) скрытые под большим VII стернитом самки рудименты VIII и IX стернитов имеют по паре тонких отростков — гонапофизов, являющихся гомологами яйцеклада (рис. 95, *Г*).

Половой диморфизм обычно резкий — самец имеет более сложно устроенные клещи, нежели самка. Наблюдается также диморфизм самцов; одни из них, развивающиеся в худших условиях, имеют короткие клещи, другие — длинные (см. рис. 69). Яйца откладываются кучно, причем некоторые виды делают в земле гнездо (рис. 96), а самка проявляет инстинкт заботы о потомстве — остается в гнезде в течение всего эмбрионального периода и части постэмбрионального, охраняя яйца от врагов и, возможно, препятствуя поражению грибной и иной инфекцией. Личинки линяют 4—6 раз, причем увеличение числа члеников в усиках происходит за счет разделения только одного 3-го членика. У некоторых низших форм (например, тропический род *Diplatys* из сем. *Pygidicranidae*) личинки имеют многочленистые нитевидные церки, но с последней линькой все членики, кроме первого, обламываются и он превращается в клещи; в других семействах церки одночленисты не только у личинок, но и у эмбрионов. Ископаемая же юрская *Protodiplatys* имеет членистые церки и во взрослом состоянии.

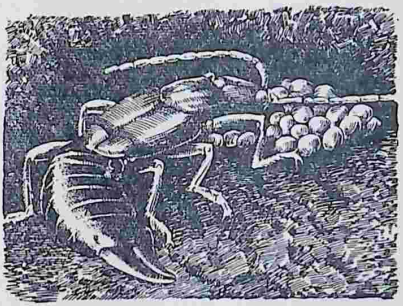


Рис. 96. Отряд кожистокрылые. Самка обыкновенной уховертки в гнезде с яйцами (по Фультону)

Уховертки влаголюбивы и теплолюбивы, ведут скрытый, преимущественно ночной, образ жизни, а днем прячутся в укромных местах — под камнями, опавшей листвой, в различ-

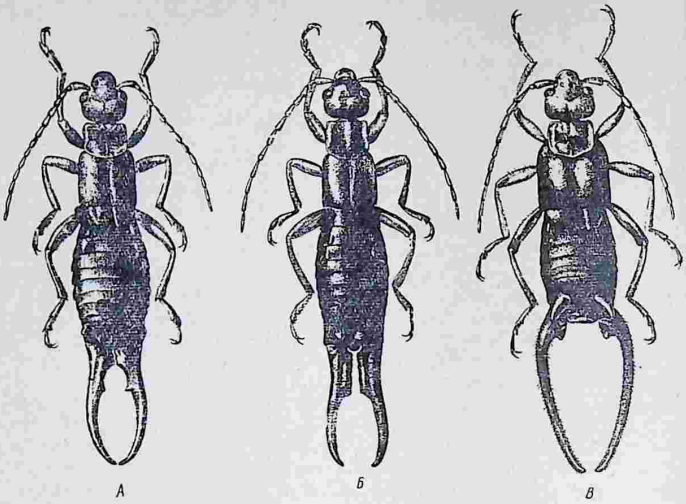


Рис. 97. Отряд кожистокрылые. Самцы уховерток (по Бей-Биенко): *А* — обыкновенная уховертка *(Forficula auricularia); Б* — огородная уховертка *(F. tomis); В*— уховертка Федченко *(Oreasiobia fedtschenkoi)*

ных щелях и др. Питаются животной и растительной пищей, различными остатками, могут истреблять мелких насекомых. Некоторые виды могут вредить растениям, иногда забираются в дома или вредят в ульях. Известно до 1200 видов, в том числе в СССР — 26. У нас наиболее распространены обыкновенная (*Forficula auricularia* L., рис. 97, *А*) и огородная (*F. tomis* Kol., рис. 97, *Б*) уховертки, иногда вредящие растениям; обыкновенная уховертка завезена в Северную Америку, Новую Зеландию, где сильно вредит, и в другие страны. В горах Средней Азии водится уховертка Федченко (*Oreasiobia fedtschenkoi* Sauss., рис. 97, *В*).

Отряд 17. Зораптеры (Zoraptera)

Мелкие бескрылые или крылатые насекомые с прогнатической головой и 9-члениковыми четковидными усиками, переднеспинка хорошо развита и обособлена, ноги с 2-члениковыми лапками, церки короткие, одночлениковые, яйцеклад отсутствует.

В большинстве бескрылые формы, длиной не более 3 *мм,* лишенные глаз и глазков, слабо пигментированные; но среди некоторых бескрылых попадаются и крылатые особи того же вида, имеющие более темное тело и развитые глаза и глазки. Обе эти формы способны к размножению и не могут быть уподоблены кастам термитов; сама же причина диморфизма особей остается неясной. Крылья, если развиты, могут, подобно термитам, сбрасываться путем надлома у основания; они в общем слабые, с упрощенным жилкованием, передняя пара имеет явственную птеростигму, задняя пара у́же и короче передней. Нервная система в отличие от всех остальных ортоптероидов специализирована, имеет черты олигомеризации: брюшная цепочка состоит всего лишь из 5 узлов, из которых только 2 брюшных (но из них лишь задний расположен в брюшке).

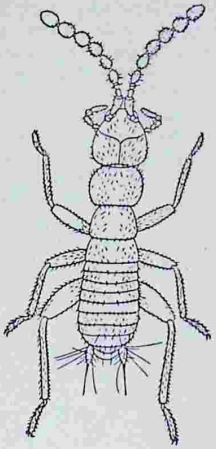


Рис. 98. Отряд зораптеры. *Zorotypus guineensis* Silv. из Африки (по Сильвестри)

По некоторым признакам (особенности жилкования, олигомеризованная брюшная нервная система и пр.) сходны с сеноедами, хотя по совокупности признаков (типично грызущие ротовые органы, присутствие церков и др.) являются несомненными ортоптероидами и ближе всего, вероятно, примыкают к таракановым и термитам.

Известно всего около 20 видов с единственным родом *Zorotypus* (рис. 98). Свойственны исключительно тропикам, в Европе отсутствуют. Ведут скрытный образ жизни, обитают под корой деревьев, в трухлявой древесине, растительных остатках и пр.; питаются, вероятно, спорами, мицелием грибов и клещами. Образуют скопления особей, но без признаков общественной жизни и разделения труда между особями.

НАДОТРЯД ГЕМИПТЕРОИДНЫЕ (HEMIPTEROIDEA)

Ротовой аппарат сосущий либо специализированный грызущий. Передние крылья с тенденцией к преобладанию над задними, нередко играют основную роль в полете, задние крылья со слабо развитой югальной областью или она имеет лишь одну югальную жилку. Брюшко без церков и грифельков. Брюшная нервная цепочка сконцентрирована, брюшко без ганглия или лишь с одним ганглием, яйцевые трубочки

политрофического или телотрофического типа (лишь у пухоедов паноистического типа), мальпигиевы сосуды в числе 2—6. Превращение иногда усложненное (гиперморфоз).

По тенденции к преобладанию в полете передних крыльев и их мускулатуре гемиптероидные являются в основном переднемоторными с тенденцией к функциональной двукрылости; в некоторых случаях задние крылья полностью утрачиваются (самцы кокцид) и насекомое становится морфологически двукрылым. Ротовые органы лишь в отрядах сеноедов *(Psocoptera)* и пухоедов *(Mallophaga)* еще грызущего типа, но уже с чертами специализации. Для всех характерно отсутствие глазков в фазе личинки, даже если глазки есть во взрослой фазе. Утрачена или ослаблена метамерия ряда органов; особенно это проявляется в строении ротового аппарата, в уменьшении числа члеников усиков, числа ганглиев брюшной нервной цепочки и числа мальпигиевых сосудов.

Наблюдаются и другие формы олигомеризации, например сокращение числа сегментов брюшка у самок кокцид.

Систематическое положение и филогения этого надотряда, иногда выделяемого на основе идей А. В. Мартынова в особую когорту *Paraneoptera*, остаются неясными. Названный исследователь относил его в отдел новокрылых. Однако по развитию зародыша (см. стр. 122) гемиптероидные сходны с древнекрылыми, к которым относятся и палеозойские *Palaeodictyoptera*, обладавшие развитым хоботком. Слабое развитие югальной области также уменьшает разрыв между древнекрылыми и гемиптероидными. Это и послужило основанием для недавней гипотезы Б. В. Родендорфа о происхождении надотряда (у него когорты *Paraneoptera*) от общих с древнекрылыми предков.

Подразделяется на следующие 6 отрядов: сеноеды, пухоеды, вши, равнокрылые, клопы, трипсы. Из них трипсов, с одной стороны, и сеноедов совместно с пухоедами и вшами — с другой, некоторые авторы выделяют в самостоятельные надотряды.

Отряд 18. Сеноеды (Psocoptera, или Copeognatha)

Небольшие или мелкие насекомые с нитевидными усиками из 12—50 члеников, выпуклым наличником и развитым V-образным швом на голове. Ротовой аппарат грызущий, но с удлиненными лациниями. Обе пары крыльев, если развиты, перепончатые, переднегрудь слабая, нередко полускрытая. Ноги бегательные, с 2—3-члениковыми лапками. Брюшко самки с полускрытым маленьким яйцекладом.

Ротовые органы с хорошо развитыми верхними челюстями и вместе с тем с сильно удлиненными, плотными внутренними лопастями ниж-

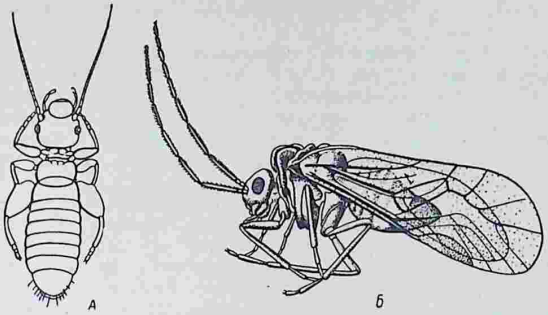


Рис. 99. Отряд сеноеды (по Бадоннелю): *А* — книжная вошь (*Liposcelis divinatorius*); *Б* — самец крылатого вида из рода *Amphigerontia*

них челюстей — лациниями, погруженными в голову; последние напоминают внутреннюю пару колющих щетинок равнокрылых (*Homoptera*) и полужесткокрылых (*Hemiptera*). Следовательно, у сеноедов ротовые органы совмещают в себе признаки двух надотрядов — ортоптероидных и гемиптероидных. Сходство с ортоптероидными сказывается также в многочленистости усиков у некоторых форм, в хорошо развитом V-образном эпикраниальном шве и в наличии яйцеклада.

Одни живут среди растений, особенно на деревьях и кустарниках, другие — в растительных остатках, на почве, под камнями, третьи — в домах, гнездах птиц и насекомых. Питаются растительными остатками, одноклеточными водорослями, плесневыми и другими грибами, лишайниками; отдельные виды вредят запасам продуктов, книгам, гербариям и коллекциям насекомых. Иногда встречаются в массе; бескрылые формы похожи на вшей, но быстро бегают. Некоторые, видимо, способны издавать звуки и имеют на задних тазиках шероховатую поверхность — терку — и рядом с ней площадку с тонкой кутикулой — зеркальце; это коксальный орган.

Известно свыше 1000 видов, особенно в тропиках и субтропиках; в СССР около 60 видов. Книжная вошь (*Liposcelis divinatorius* Müll., рис. 99, *А*) вредит в библиотеках. На деревьях обычны крылатые сеноеды из рода *Amphigerontia* (рис. 99, *Б*).

Отряд 19. Пухоеды (Mallophaga)

Бескрылые паразиты птиц и отчасти млекопитающих, с уплощенным телом, большой, шире груди, головой, редуцированными глазами или без глаз, короткими 3—5-члениковыми усиками, грызущими, но специализированными ротовыми органами, переднегрудь явственная, ноги небольшие, однородные, с 1—2-члениковыми лапками, заканчивающимися парой или одним коготком; питаются производными кожи или кровью хозяев.

Тело маленькое или небольшое (0,5—11 *мм*), обычно в щетинках. В строении ротовых органов есть черты своеобразия. Если верхние челюсти грызущего, вполне ортоптероидного характера, то нижние челюсти однолопастные, т. е. каждая из них не имеет разделения на пару жевательных лопастей; челюстные щупальца 4-члениковые или вполне отсутствуют, губные щупальца редуцированы до маленьких лопастей. Средне- и заднегрудь часто слиты в общий комплекс — птероторакс, так что грудь в целом кажется состоящей из двух сегментов. Дыхальца груди смещены на нижнюю сторону тела. Яйцевые трубочки паноистического типа, что отличает пухоедов от всех остальных гемиптероидных. По совокупности признаков сходны, с одной стороны, с сеноедами, с другой — со вшами.

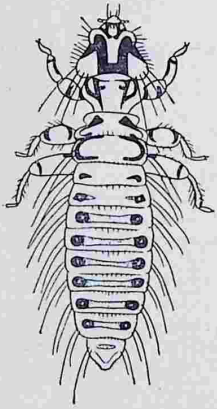


Рис. 100. Отряд пухоеды. Пухоед тринотон *(Trinoton luridum* N.*)* с утки (по Благовещенскому)

Живут на перьях или волосах либо на коже хозяев; отдельные виды живут даже в ротовой полости крупных птиц, становясь их эндопаразитами. Некоторые проворно бегают среди перьев. Яйца с крышечкой, открывающейся при вылуплении личинки; при откладке приклеиваются к частям пера или к волосу. Личинки линяют 3 раза, внешне сходны со взрослыми, но меньше размеров, слабее пигментированы и имеют иную хетотаксию. Весь цикл развития пухоедов завершается в 3—4 недели.

Питаются главным образом кожным эмидермисом и частицами пера, а также выделениями кожи и кровью, в частности, выступающей из ран. При сильном заражении причиняют беспокойство хозяину, ослабляют его и снижают устойчивость к заболеваниям; тем самым снижают продуктивность домашней птицы и других животных. Птицы стремятся избавиться от пухоедов путем «пыльных ванн». Собачий (*Trichodectes canis* Deg.) и кошачий (*T. subrostratus* N.) пухоеды могут быть переносчиками тыквовидного цепня,

встречающегося иногда и у человека. Заражение пухоедами происходит при контакте хозяев, а также с помощью двукрылых-кровососов, переносящих прикрепленных к ним личинок. Обычно строго специализированы на хозяевах или заражают лишь близко родственные виды.

Известно до 2600 видов, из них с млекопитающих только около 300; все остальные — паразиты птиц. Число видов в СССР не установлено, вероятно, не менее 400. Делятся на 2—3 подотряда и ряд семейств. На курах куриный менопон *(Menopon gallinae* L.) и другие виды; на утках и гусях виды рода тринотон (*Trinoton*, рис. 100). На домашних млекопитающих ряд видов из рода *Trichodectes*, в частности, бычий пухоед (*T. bovis* L.).

Отряд 20. Вши (Anoplura, или Siphunculata)

Бескрылые паразиты млекопитающих, с уплощенным телом, небольшой головой с редуцированными глазами или без глаз, короткими 3—5-члениковыми усиками и колюще-сосущими ротовыми органами, грудные сегменты слиты, ноги короткие, цепкие, с одночлениковой лапкой и непарным коготком; питаются кровью хозяев.

Тело маленькое (0,3—6 *мм*), покрыто волосками, щетинками и шипами. Ротовые органы в виде короткого хоботка, окружающего ротовое отверстие, через которое при сосании выдвигаются три колющие щетинки; в покое они втянуты в особую сумку, располагающуюся в нижней стороне головы под ротовой полостью и глоткой. Сам же хоботок имеет вид воротничка, образованного верхней губой, и снабжен изнутри по краю венчиком зубчиков.

При сосании окружность рта выворачивается, зубчики выдвигаются наружу и зацепляются за кожу хозяина; тем самым создается опора для проникновения колющих щетинок в кожу. При проколе в ранку проникает слюна, кровь разжижается, а сильная мускулатура глотки и ротовой полости обеспечивает их действие как насоса и всасывание крови. Ноги имеют специальное приспособление для фиксации на волосах хозяина: коготок сильный, подвижный и способен загибаться к концу голени, охватывая волос.

Генетически вши близки к пухоедам и часто объединялись с ними в общий отряд под различными названиями — ложнохоботных *(Pseudorhynchota)* и пр. Живут в волосяном покрове млекопитающих и питаются только кровью; платяная вошь может жить также на одежде человека. Яйца (гниды), как у пухоедов, также приклеиваются к волосам (или одежде) с помощью выделений придаточных половых желез. Личинки линяют 3 раза, сходны со взрослыми, отличаясь иной хетотаксией. Размножаются беспрерывно, все развитие у известных видов продолжается не менее 24 дней.

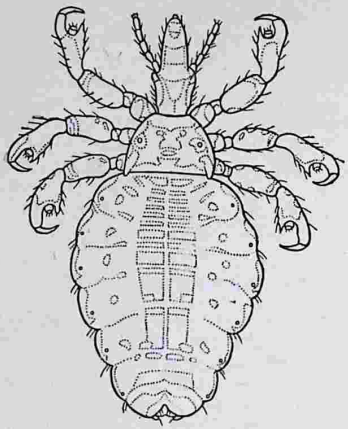


Рис. 101. Отряд вши. Свиная вошь *(Haematopinus suis)*, самка сверху (по Благовещенскому)

Роль вшей как паразитов двояка — они ослабляют хозяина и служат также переносчиками некоторых опасных болезней человека и животных. В отличие от остальных насекомых-паразитов теплокровных — клопов, блох и других — вши в течение всего цикла развития живут на хозяине, т. е. являются весьма специализированными, именно постоянными, или облигатными, паразитами, как правило, не могущими жить вне хозяина. Заражение вшами происходит обычно при контакте хозяев, а у человека также через одежду. Многие виды строго специализированы на хозяевах, другие могут жить на представителях разных родов.

Известны около 300 видов, в том числе в СССР до 40. Наиболее известный и изученный вид — человеческая вошь *(Pediculus humanus* L.), известная в двух формах: головной (*P. humanus capitis* Deg.), живущей только в волосах головы, и платяной (*P. h. humanus* L.) — в волосах туловища и на одежде. Долгое время они считались самостоятельными видами, но затем было показано, что отличия между ними не имеют абсолютного характера и связаны с условиями жизни; головная вошь, перенесенная на туловище и одежду, претерпевает изменения в сторону платяной; однако некоторые авторы оспаривают это. Человеческая вошь имеет большое эпидемиологическое значение как переносчик сыпного и возвратного тифа; она является спутником нищеты, голода, антисанитарных жилищных условий. Другой паразит человека — лобковая вошь, или площица (*Phthirus pubis* L.), живет обычно на волосах лобка, инфекций не передает. Свиная вошь (*Haematopinus suis* L., рис. 101) паразитирует на домашней свинье, является переносчиком сибирской язвы, а также лихорадки и чумы свиней. Ряд видов — паразитов грызунов — известны как переносчики туляремии.

Отряд 21. Равнокрылые (Homoptera)

Внешне разнообразные наземные насекомые с малоподвижной скошенной головой, колюще-сосущими, лишенными челюстных и губных

щупалец ротовыми органами в виде членистого хоботка, отходящего от задней части головы, крылья (если развиты) в покое сложены обычно крышеобразно, передняя пара, как правило, однородная, задняя пара иногда отсутствует; питаются клеточным соком растений, нередко образуют скопления, превращение может быть усложненным.

Сюда относятся цикадовые *(Cicadinea)*, листоблошки *(Psyllinea)*, алейродиды *(Aleyrodinea)*, тли *(Aphidinea)* и кокциды *(Coccinea)*. Все это внешне обычно несхожие насекомые, от мелких до крупных (певчие цикады). Хоботок обычно 3-члениcтый, но может быть и 1—2-члениcтым, подогнут под тело и направлен назад; его основание приближено к основанию передних ног и кажется, что он отходит из точки между ними или чуть перед ними (рис. 102, *А*). Сам хоботок является весьма специализированным органом и по строению сходен с хоботком клопов (рис. 10, *Б*). Он состоит из 4 длинных колющих щетинок, вложенных в желобообразную нижнюю губу, которая только и членистa. Колющие щетинки представляют собой видоизмененные верхние и нижние челюсти, плотно соединенные скользящими швами; снаружи располагаются верхние челюсти — мандибулы, внутри них — максиллы. Вдоль последних изнутри проходят два желоба, которые при складывании максилл образуют два канала — верхний для всасывания пищи, нижний для выделения слюны. Эти щетинки составляют деятельную колющую часть; прокол ткани растения совершается только ею, причем по нижнему желобу в ранку нагнетается слюна, производящая изменение вязкости клеточного сока растений. Нижняя губа не участвует в проколе и составляет опорную часть хоботка; при проколе она только упирается в покровы растения, сгибаясь коленообразно назад. У некоторых тлей и кокцид колющая часть значительно длиннее нижней губы и иногда всего тела. Верхняя губа короткая, слабо развита, не участвует в образовании хоботка.

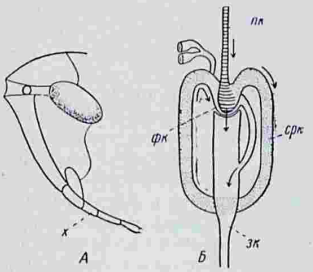


Рис. 102. Отряд равнокрылые. *А* — голова цикадки сбоку и расположение хоботка; *Б* — кишечник запятовидной щитовки (по Веберу и В. Кузнецову):

х — хоботок, *пк* — передняя кишка (заштрихована горизонтально), *фк* — фильтрационная камера, *срк* — средняя кишка (обозначена точками), *зк* — задняя кишка (белый фон); стрелками показаны два пути движения пищи

Среднегрудь развита сильнее остальных сегментов груди, у крылатых форм обычно с сильно развитым треугольным щитком. Задние ноги у цикадовых и листоблошек прыгательные, но их прыгательная мускулатура располагается в тазиках; у некоторых тлей прыгательными могут быть пе-

редние ноги. Иногда ноги сильно укорочены или даже недоразвиты (часть тлей и кокцид, личинки алейродид). Тело часто покрыто восковыми выделениями в виде белого или окрашенного порошка, нитей или пластинок, а у кокцид — нередко прикрыто сверху щитком.

Очень своеобразно строение кишечника: конец передней кишки слит с концом средней или началом задней кишки, вследствие чего средняя кишка образует как бы выключенную петлю (рис. 102, *Б*). В месте слияния образуется фильтрационная камера, через которую вода с раствором сахаров проникает в заднюю кишку, минуя среднюю, тогда как белки и другие высокомолекулярные соединения задерживатся и идут в среднюю кишку. Считается, что таким путем кишечник избавляется от водного балласта и излишка сахаров; сами же экскременты жидки и сладки, образуют на частях растений сладкий налет — медвяную росу, или падь. Последняя привлекает муравьев и пчел, а также сажистые грибки. Пчелы при сборе медвяной росы дают дурной падевый мед. Сажистые грибы покрывают листья черной пленкой — чернью, затрудняя дыхание и ассимиляцию у растений. Выделение медвяной росы особенно значительно в жарком сухом климате.

Очень многие равнокрылые являются существенными вредителями растений; пожалуй, ни в одном другом отряде насекомых нет такого обилия вредных видов. Вред проявляется разнообразно: 1) путем высасывания клеточного сока, что приводит к ослаблению растения, снижению его продуктивности, а иногда и гибели; 2) образованием галлов; 3) загрязнением листьев и других органов растений сладкими выделениями, способствующими развитию черни или склеиванию частей растений; 4) переносом при сосании вирусных и других заболеваний растений; 5) надпиливанием молодых побегов яйцекладом при откладке яиц, что вызывает отмирание побега выше повреждения.

Мировая фауна состоит не менее чем из 30 000 видов; в СССР водится более 4000. Отряд долгое время рассматривался лишь как подотряд общего с клопами отряда *Hemiptera*. Подразделяется на 6 подотрядов, объединяемых в 3 серии: колеоринхи (*Coleorrhyncha*) — архаичные древние равнокрылые с почти плоскими в покое надкрыльями, уцелевшие в числе немногих видов лишь в Южном полушарии; цикадовые (*Auchenorrhyncha*) — очень подвижные насекомые с кровлеобразно складывающимися крыльями и 3-члениковыми лапками; и стерноринхи (*Sternorrhyncha*) — менее активные, часто неподвижные или малоподвижные насекомые нередко с хорошо развитыми усиками, с 1—2-члениковыми лапками ног, подразделяются на 4 подотряда (листоблошки, алейродиды, тли и кокциды). Что касается первых двух серий, то каждая из них представлена единственным подотрядом.

Ниже дается характеристика лишь 5 основных подотрядов равнокрылых из серии цикадовых и стерноринхов.

Подотряд цикадовые (*Cicadinea*). Помимо очень коротких 3-члениковых усиков с концевой щетинкой и 3-члениковых лапок, отличаются еще прыгательными задними ногами и строением крыльев; они имеют не только продольные, но и поперечные жилки, а передняя пара нередко плотнее задней. Цикадовые весьма многочисленны среди травостоя разнообразных биоценозов, некоторые, например певчие цикады (сем. *Cicadiae*), часто держатся на деревьях и кустарниках. В СССР водится, вероятно, до 2 тыс. видов. Яйца обычно откладываются в стебли растений, которые для этой цели надпиливаются яйцекладом; тем самым растению причиняется вред. Личинки имеют 5 возрастов, сходны внешне и по образу жизни со взрослыми. У певчих цикад (и немногих других семейств) личинки живут в земле, имеют мощные роющие передние ноги и стадию покоя, возникающую перед переходом в фазу имаго. Личинки семейства пенниц (*Aphrophoridae*) живут на растениях в комке похожей на слюну пены («кукушкины слезы»).

Весь цикл развития продолжается обычно полгода — год, но у певчих цикад более длителен и у ряда североамериканских видов рода *Magicicada* достигает 17 лет, например у известной 17-летней цикады (*M. septendecim* L.). Певчие цикады отличаются также крупными размерами, имеют мощный звуковой аппарат на брюшке и также слуховой аппарат. Большинство других семейств представлено мелкими формами. Многие близкие виды и даже роды нередко различаются главным образом по строению гениталий самца.

Подразделяются на много семейств, объединяемых в 2 надсемейства: настоящие цикадовые (*Cicadoidea*) и фульгориды (*Fulgoroidea*). Первые отличаются отсутствием тегул, или наплечников — выпуклых образований, прикрывающих основание надкрылий; у фульгорид такие наплечники есть. К настоящим цикадовым относятся упоминавшиеся выше семейство певчих цикад (*Cicadidae*, рис. 103, *В*) и семейство пенниц (*Aphrophoridae*), а также наиболее многочисленное се-

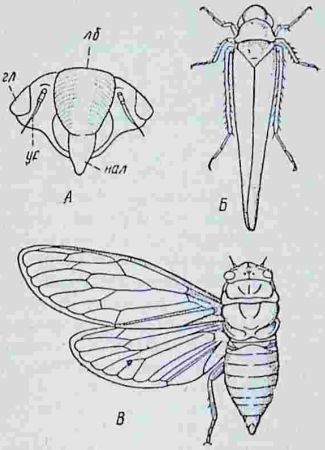


Рис. 103. Отряд равнокрылые, подотряд цикадовые. *А* — голова розанной цикадки спереди; *Б*—розанная цикадка сверху; *В* — певчая цикада из рода *Tibicina* (крылья справа удалены) (по Гаупту, Плотникову и оринг.):
лб — лоб, *гл* — фасеточный глаз, *ус* — усик, *нал* — наличник

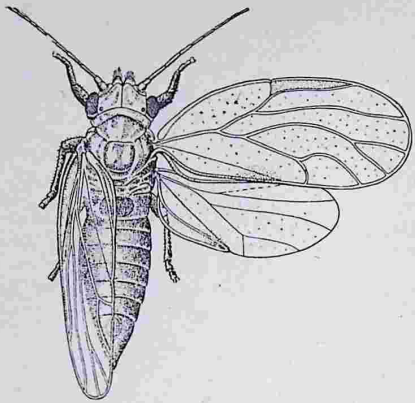


Рис. 104. Отряд равнокрылые, подотряд листоблошки. Грушевая медяница *(Psylla pyricola)* (по Гаупту)

мейство цикадок *(Cicadellidae)*, к которым относятся вредящие хлебам хлебные цикадки из рода *Psammotettix*, розанная цикадка *(Typhlocyba rosae* L., рис. 103, *А, Б*), живущая на нижней стороне листьев розоцветных и плодовых и др. Среди фульгорид семейство дельфацид *(Delphacidae)* связано со злаками; к нему относится известный переносчик вируса закукливания злаков — темная цикадка *(Calligypona striatella* Fall. *(marginata* F.). К семейству циксиид *(Cixiidae)* относятся широко известные цикадки из рода *Hyalesthes* — переносчики вируса столбура пасленовых.

Подотряд листоблошки, или псиллиды *(Psyllinea)*. Усики длинные, обычно 10-члениковые, крылья без поперечных жилок, но передняя пара с утолщенной жилкой по краю, ноги с утолщенными бедрами, короткие, с 2-члениковыми лапками и парой коготков на конце, тело маленькое (1,5—5 *мм*); способны прыгать. Сравнительно небольшой подотряд; на земном шаре около 1500 видов, в СССР около 300, но псиллиды изучены пока еще недостаточно. Личинки уплощены, с крыловыми зачатками уже с I возраста, внешне мало сходны со взрослыми; имеют 5 возрастов, отличающихся не только размерами тела и величиной крыловых зачатков, но и числом члеников в усиках: в I возрасте их только 2, в V — может быть 7. Яйца у известных видов на коротком стебельке. В году развивается в зависимости от вида 1—5 поколений.

Нередко образуют на растениях массовые скопления. Большинство видов отличается узкой пищевой специализацией, являясь монофагами или узкими олигофагами. Некоторые виды сильно вредят. Личинки яблонной медяницы *(Psylla mali* Schm.) весной и в начале лета сосут на молодых побегах яблони, выделяют медвяную росу, сильно угнетая растение; на юге сходным образом вредит грушам грушевая медяница *(P. pyricola* Frst., рис. 104) и еще несколько видов. Другие виды могут

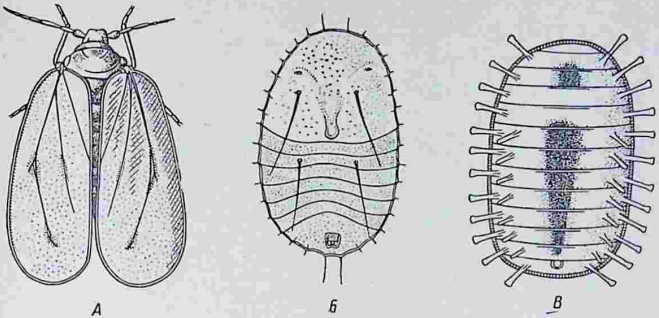


Рис. 105. Отряд равнокрылые, подотряд белокрылки (по Гаупту). *А* — взрослая белокрылка *Aleyrodes* sp.; *Б* — личинка кленовой белокрылки *(Aleurochiton aceris); В* — пупарий *Siphonius dubiosus*

повреждать травянистые растения, некоторые образуют галлы на листьях и стеблях ряда древесно-кустарниковых пород, отдельные виды переносят вирусные заболевания.

Подотряд алейродиды, или белокрылки *(Aleyrodinea)*. Усики 3—7-члениковые, крылья непрозрачные, ноги с тонкими бедрами, удлиненные, тело очень маленькое (обычно менее 2 *мм*), покрыто белой мучнистой пыльцой; внешне похожи на микроскопических молей, обычно не прыгают. Держатся чаще на нижней стороне листьев, особенно во влажных и тенистых местах; образуют скопления.

Мало изученная группа равнокрылых, ближе всего стоящая к листоблошкам. Развитие усложненное, типа гиперморфоза. Яйца на стебельке, укрепляемом на субстрате. Личинка имеет 4 возраста; в I возрасте она подвижна, с ногами и усиками, присасывается к растению, в последующих возрастах— неподвижна, имеет рудиментарные ноги и усики (рис. 105, *Б*). В IV возрасте личинка претерпевает сильные изменения — становится выпуклой, непрозрачной, покрывается сверху восковыми выделениями и часто называется куколкой, а ее покров — пупарием (рис. 105, *В*). Вначале эта «куколка» питается, но затем прекращает питание, приобретает зачатки имагинальных органов и после линьки превращается в крылатое, снабженное усиками и ногами взрослое насекомое (рис. 105, *А*). В течение года развивается одно или несколько поколений.

Виды белокрылок различаются главным образом по строению пупария. Мировая фауна изучена плохо и очевидно многие виды еще не

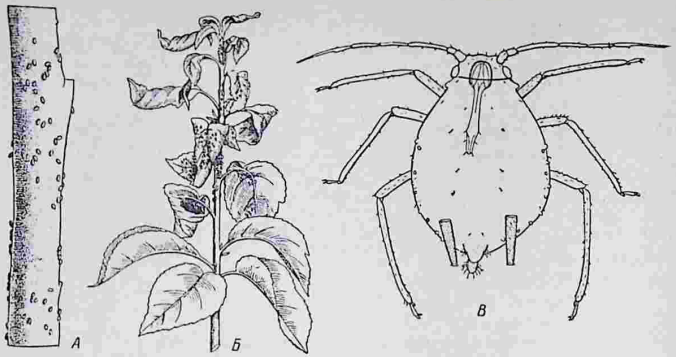


Рис. 106. Отряд равнокрылые, подотряд тли. Зеленая яблонная тля (*Aphis pomi*) (по Невскому и Шапошникову). *А* — зимующие яйца на побеге яблони; *Б* — побег яблони с колонией тли и поврежденными листьями; *В* — бескрылая девственная самка

открыты, особенно в тропиках. В СССР, вероятно, не менее 30—40 видов, из них некоторые относятся к вредителям растений. Тепличная белокрылка (*Trialeurodes vaporariorum* Westw.) с зеленовато-белым пупарием вредит тепличным и комнатным растениям, а цитрусовая белокрылка (*Dialeurodes citri* R. et How.) сильно вредит цитрусовым на Черноморском побережье Кавказа, куда завезена из юго-восточной Азии.

Подотряд тли (*Aphidinea*). Усики 3—6-члениковые, их вершинный членик заканчивается острием, или шпицем, крылья, если есть, прозрачные, задняя пара меньше передней, брюшко по бокам V сегмента нередко с тонкими выступами — сосковыми трубочками, тело нежное, маленькое (0,5—6 *мм*); живут колониями, часто бескрылы. Наряду с цикадовыми самая многочисленная группа равнокрылых; в СССР водится не менее 1500 видов, но известно пока около 1000.

Замечательны своей необычной биологией. В отличие от других равнокрылых характеризуются резко выраженным полиморфизмом, сложным циклом развития с чередованием девственных поколений с обоеполым, живорождения с яйцерождением и миграциями крылатых особей с одного растения на другое. В изучение биологии и систематики тлей выдающийся вклад внес русский исследователь А. К. Мордвилко.

В цикле развития немигрирующих, т. е. однодомных тлей, различают следующие особенности: 1) зимовка обычно в фазе яйца на многолетних растениях или двулетниках (рис. 106, *А*); 2) весной отрождается бескры-

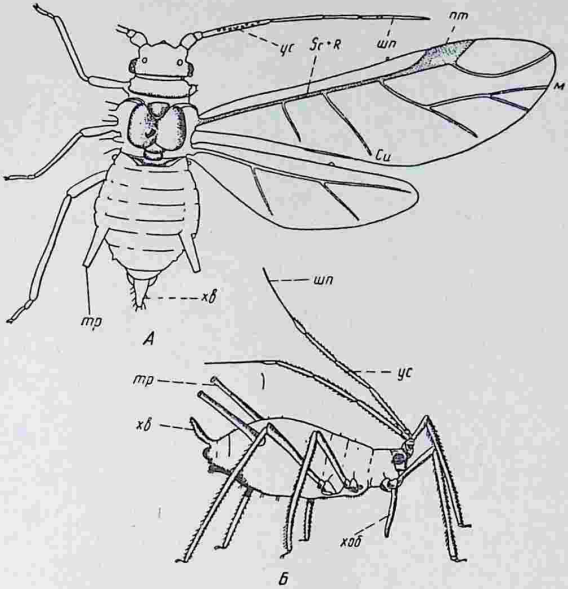


Рис. 107. Отряд равнокрылые, подотряд тли. *А* — крылатая девственная самка-расселительница; *Б* — бескрылая девственная самка (по Мордвилко):

ус — усик, *шп* — его шпиц, *пт* — птеростигма, *тр* — сосковые трубочки, *хв* — хвостик, *хоб* — хоботок

лая девственная самка-основательница, рождающая до 50—70 личинок, которые вскоре достигают взрослого состояния; 3) взрослые особи 2-го и ряда последующих поколений также бескрылы, также размножаются партеногенетически и живорождением, составляя поколения бескрылых девственниц (рис. 107, *Б*); 4) в дальнейшем среди летних поколений появляются крылатые девственницы, или расселительницы (рис. 107, *А*), переселяющиеся на другое одноименное и родственное растение, образуя путем живорождения новую колонию тлей; 5) осенью из личинок возникает уже обоеполое поколение — самцы и яйцекладущие самки, последние откладывают несколько зимующих яиц.

Следовательно, самка-основательница и последующие поколения бескрылых девственниц быстро создают на растении, где происходила зимовка яйца, обширную колонию тлей, сильно угнетающих растение, а крылатые расселительницы основывают такие колонии на других растениях. Имея, так сказать, разные жизненные задачи, бескрылые и крылатые девственницы в течение 10—20 летних поколений совместно создают огромную массу быстро расселяющихся тлей, заражающих все новые и новые растения. Как показали исследования, бескрылые и крылатые девственницы появляются при длинном фотопериоде и высокой температуре, а короткий фотопериод и пониженная температура, что бывает осенью, стимулируют появление яйцекладущих самок вместе с самцами. Завершение роста растений или истощение их массами бескрылых тлей сопровождается уменьшением содержания белков в клеточном соке и другими биохимическими изменениями; это обстоятельство, а также повышение плотности тлей на растениях стимулирует образование крылатых расселительниц. Такой цикл развития характерен для капустной тли *(Brevicoryne brassicae* L.), зеленой яблонной тли *(Aphis pomi* Deg., рис. 106) и многих других однодомных видов.

Другую биологическую группу образуют мигрирующие, или разнодомные тли. На первичном растении-хозяине, где тот или иной вид существовал с самого начала своей эволюции, откладываются оплодотворенные зимующие яйца, из которых весной отрождается основательница и далее развивается 1—2 поколения девственниц; последнее из них — крылатые эмигранты, переселяющиеся на вторичное растение, где возникает ряд летних поколений девственниц-переселенцев; затем осенью здесь появляются крылатые самки-полоноски, возвращающиеся на первичные растения, где они дают обоеполое поколение, и цикл завершается откладкой оплодотворенных яиц. К числу мигрирующих тлей относятся бобовая, или свекловичная тля *(Aphis fabae* Scop.), вначале развивающаяся на бересклете и калине, а летом — на конских бобах, свекле и других растениях; черемуховая тля *(Rhopalosiphum padi* L.) вначале развивается на черемухе, а летние девственные поколения — на злаках.

Особую группу образуют те мигрирующие тли, у которых выпал первичный хозяин и их развитие протекает исключительно на вторичных растениях, т. е. девственным путем; такие тли получили название неполноциклых или аналоцикличных. К их числу у нас относится серьезный вредитель яблони — кровяная тля *(Eriosoma lanigerum* Hausm.), завезенная в Европу из США около 150 лет назад. У себя на родине — это мигрирующий двудомный вид; его основное растение — американский вяз, с которого летом происходит миграция на яблоню и другие плодовые. В Европу были завезены с яблоней летние девственные поколения, а обоеполое зимнее поколение выпало вследствие отсутствия американского вяза; вид стал в Европе неполноциклым. Другой вид — табачная,

или персиковая, тля *(Myzodes persicae* Sulz.), на юге, где произрастает персик, является двудомным видом; зимнее обоеполое поколение развивается на персике, а летние девственные поколения — на многих травянистых растениях. В более северных местах, где нет персика, а также в теплицах и домах обоеполое поколение выпадает, и вид представлен только девственными переселенцами. Очевидно, что зимовка этих видов происходит не в фазе яйца, а во взрослом или личиночном состоянии.

Помимо указанных трех биологических циклов тлей, возможны и другие циклы либо переходные состояния. Например, упомянутая выше свекловичная, или бобовая, тля не является строго мигрирующим видом и может закончить весь годичный цикл на первичном растении — жасмине; следовательно, этот вид может быть и факультативно мигрирующим. У очень опасного вредителя — виноградной филлоксеры *(Viteus vitifolii* Fitch; прежде была известна под названием *Phylloxera vastatrix* Planch.) вместо смены растений-хозяев происходит миграция с надземных частей на корни виноградной лозы; на корнях развиваются только девственные самки, часть из них выходит на поверхность, откладывает яйца, из которых развивается обоеполое поколение, дающее зимние оплодотворенные яйца; весной из этих яиц развивается ряд летних девственных поколений, образующих галлы на листьях, но часть особей уходит в землю и дает начало корневой форме. Такой цикл возможен только на американских видах лоз, являющихся коренными кормовыми растениями филлоксеры на ее родине в США; на европейских лозах она никогда до завоза ее в Европу не жила и не дает листовой формы.

Тли ряда видов выделяют через кожные железы воскоподобное вещество, покрывающее тело в виде порошка или нитей. Но особенно характерны для тлей сладкие экскременты, покрывающие зараженные части растений. Тли заселяют на растениях обычно молодые растущие побеги и листву, клеточный сок которых богат белками, немногие виды живут на корнях, другие образуют галлы. Нередко тли образуют массовые скопления и в этом случае причиняют большой вред растениям — сильно угнетают их, ослабляют рост и снижают продуктивность; образование черни еще более ухудшает состояние растений. На хлопчатнике хлопковая (*Doralis frangulae* Kalt.) и другие виды тлей осенью переходят с вегетативных частей на коробочки, загрязняют и склеивают волокна сладкими выделениями, что привлекает сажистые грибки и бактерий; последние вместе с грибками начинают разрушать и волокно, возникает особая болезнь — шира хлопчатника; резко снижается качество волокна, создаются затруднения при его переработке на заводах.

Подотряд делится на 2 надсемейства; собственно тлей *(Aphidoidea)* и хермесовых *(Adelgoidea);* к первому относятся все упомянутые виды, кроме филлоксеры. Некоторые авторы считают эти надсемейства лишь семействами. Среди хермесовых различают семейство филлоксер *(Phyl-*

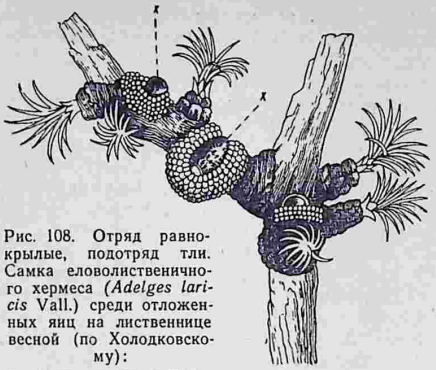


Рис. 108. Отряд равнокрылые, подотряд тли. Самка еловолиственничного хермеса (*Adelges laricis* Vall.) среди отложенных яиц на лиственнице весной (по Холодковскому):
x — самка хермеса среди отложенных яиц

loxeridae), к которому относится и виноградная филлоксера, а также семейство хермесов *(Adelgidae);* последние живут только на хвойных (рис. 108).

Подотряд кокциды, или червецы и щитовки (*Coccinea*). Отличаются резким половым диморфизмом: самцы с одной парой крыльев и хорошо развитыми усиками и ногами, самки бескрылы, часто с редуцированными ногами, нередко прикрыты щитком или покрыты восковыми выделениями, лапки ног у обоих полов с одним коготком.

Самая специализированная группа в отряде равнокрылых, отличающаяся малой подвижностью или даже полной неподвижностью личинок и самок; многие виды в течение большей части жизни живут как неподвижные, присосавшиеся к растению паразиты. Вследствие этого тело самок кокцид претерпело сильную деградацию: сегментация тела частью утрачена и исчезло ясное подразделение на голову, грудь и брюшко, утрачены также крылья, ноги имеют на лапках лишь по одному коготку и нередко вместе с усиками претерпевают различную редукцию — иногда у щитовок ноги отсутствуют, а усики сведены к одночлениковому бугорку. Ротовой аппарат самки и личинок сдвинут назад и расположен между первой парой ног; его колющие щетинки длинные, образуют петлю и нередко длиннее тела. Брюшко у большинства семейств кокцид лишено дыхалец, и тогда на теле сохраняется всего лишь две пары грудных дыхалец. Разнообразны на теле воскоотделительные железы, секрет которых идет на образование защитного покрова или яйцевого мешка. Например, представители семейства мучнистых червецов *(Pseudococci-*

dae, рис. 109) покрыты порошкообразным налетом, напоминающим муку.

В период яйцекладки самки из семейств мучнистых и гигантских червецов *(Margarodidae)*, а также из семейства ложнощитовок *(Coccidae)* выделяют ватообразный или иного типа яйцевой мешок; он иногда прикрывает все тело (рис. 110, *В*) или значительную его часть. У представителей семейства ложнощитовок верхняя часть тела выделяет восковое пластинчатое образование, неотделимое от тела, либо их спина сильно уплотняется. Наконец в семействе щитовок (*Diaspididae*, рис. 110, *Г*) тело прикрыто легко отделяющимся щитком, образованным обычно из 1—2 личиночных шкурок с добавлением секреторной части. Виды тропического семейства лаковых червецов *(Lacciferidae)* выделяют в обилии лак, играющий также роль защитного покрова.

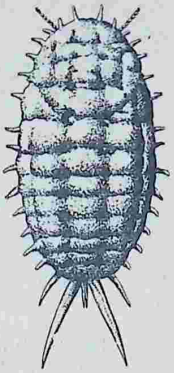


Рис. 109. Отряд равнокрылые, подотряд кокциды. Цитрусовый мучнистый червец *(Pseudococcus gahani)*, взрослая самка (по Борхсенниусу)

Что касается самцов, то они малы, лишены ротовых органов и, следовательно, во взрослой фазе не питаются. Весьма своеобразной их чертой является двукрылость, так как задние крылья редуцированы, превращены в жужжальца (рис. 110, *А*).

В связи с этими половыми отличиями развитие самца и самки протекает неодинаково. Самцам свойственно избыточное неполное превращение: их личинки имеют 4—5 возрастов и в двух последних из них имеют зачатки крыльев, вследствие чего предпоследняя стадия иногда неправильно называется предкуколкой, а последняя — куколкой. Самка личинкообразна, развивается упрощенно, ее личиночная фаза имеет на два возраста меньше, чем у самца, и лишена зачатков крыльев. Все это свидетельствует о неотении, т. е. возникновении способности к размножению в личиночном состоянии, что характерно для кокцид в целом.

В отличие от тлей большинство кокцид имеет в году всего лишь 1—3 поколения. Яйца откладываются в яйцевой мешок либо под тело или щиток. Личинка I возраста, или бродяжка, очень мала, легко подхватывается и переносится ветром, имеет хорошо развитые ноги и усики, подвижна и ползает по растению, разыскивая подходящее место для присасывания к субстрату — путем погружения колющих щетинок; присосавшись, она становится у многих видов неподвижной и в таком состоянии достигает взрослой фазы.

Многие виды — серьезные вредители плодовых культур, древесно-кустарниковых пород и декоративных растений, особено в теплом клима-

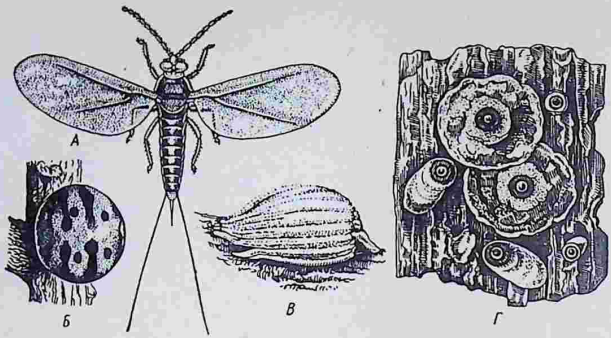


Рис. 110. Отряд равнокрылые, подотряд кокциды (по Борхсениусу): *А* — самец северного кермеса (*Kermococcus quercus* L.); *Б* — его самка; *В* — австралийский желобчатый червец (*Icerya purchasi*), самка с яйцевым мешком; *Г* — колония калифорнийской щитовки (*Diaspidiotus perniciosus*) на коре дерева (круглые щитки — самки, овальные — самцы)

те; ряд видов в умеренном климате живет и вредит растениям только в оранжереях, теплицах и домах. Вред усугубляется обильным выделением червецами и ложнощитовками сладких экскрементов, что благоприятствует развитию черни. Содержание сахаров в экскрементах манного червеца (*Trabutina mannifera* Ehr.) из Синайской пустыни в Аравии достигает 80%; при высыхании экскременты превращаются в съедобные крупинки — манну, упоминавшуюся уже в библейских сказаниях.

К полезным относятся лишь немногие виды. Например, лаковый червец (*Laccifer lacca* Kerr.) используются в Южной Азии, особенно в Индии, для получения ценнейшего технического продукта — шеллака; успешные попытки разведения у нас лакового червеца делаются в субтропической части Грузинской ССР. Некоторые виды дают красную краску кармин, например польская кошениль (*Porphyrophora polonca* L.) из семейства гигантских червецов.

Наиболее обильны червецы и щитовки в тропиках и субтропиках; в СССР известно более 500 видов. Подразделяются кокциды на ряд семейств, частью уже называвшихся выше. Наиболее существенные вредители растений — широко распространенные в умеренной зоне ивовая (*Chionaspis salicis* L.) и запятовидная (*Lepidosaphes ulmi* L.) щитовки, сильно вредящие плодовым деревьям, ягодникам и парковым насаждениям. На юге сильно вредит калифорнийская щитовка (*Diaspidiotus*

perniciosus Comst., рис. 110, *Г*), завезенная из других стран. В субтропиках Закавказья и в оранжереях вредит цитрусовым и другим культурам австралийский желобчатый червец, или ицерия (*Icerya purchasi* Mask., рис. 110, *В*), из семейства гигантских червецов; ицерия происходит из Австралии и была развезена с посадочным материалом во все субтропические страны мира. Среди представителей семейства мучнистых червецов большое число видов принадлежит роду *Pseudococcus*, которому относятся многие вредители: червец Комстока (*P. comstocki* Kuw.), распространенный во многих странах мира и завезенный к нам в Среднюю Азию и Южный Казахстан, где он вредит шелковице и другим деревьям; в субтропиках и в оранжереях обычен цитрусовый мучнистый червец (*P. gahani* Green, см. рис. 109), вредящий многим культурам. Из семейства ложнощитовок повсюду на комнатных растениях, в оранжереях и в субтропиках обычна мягкая ложнощитовка (*Coccus hesperidum* L.). Своеобразно небольшое семейство кермесов (*Kermococcidae*) с единственным родом *Kermococcus* (рис. 110, *А*, *Б*); все виды кермесов по пищевому режиму строго специализированы и живут только на дубах.

В борьбе с кокцидами наряду с химическими мерами борьбы используют также божьих коровок и паразитических хальцид. Существенное значение имеет карантинный надзор за посадочным материалом и плодами при их перевозках, что предупреждает проникновение вредных видов в новые районы и хозяйства.

Отряд 22. Полужесткокрылые, или клопы (Hemiptera, или Heteroptera)

Внешне разнообразные наземные или водные насекомые с колюще-сосущими ротовыми органами в виде членистого хоботка, отходящего от передней части головы; усики, как правило, 4—5-члениковые; крылья в покое сложены на спине обычно плоско, передняя пара чаще неоднородная, превращена в полунадкрылья с перепончатой вершинной частью и более плотной, кожистой остальной частью (иногда крылья укорочены, очень редко вполне отсутствуют), заднегрудь снизу у взрослых часто с пахучими железами; питаются клеточным соком растений либо хищники или кровососы.

По особенностям строения ротовых органов (см. рис. 10), с членистым хоботком (нижняя губа обычно состоит из 3—4 члеников), и по некоторым другим признакам — таким, как телотрофический тип яйцевых трубочек, присутствие всего лишь 4 мальпигиевых сосудов и пр., клопы близки к равнокрылым и нередко объединяются с ними в общий отряд на правах подотряда. Однако есть и существенные отличия: они заключаются в неоднородности передних крыльев, ином прикреплении хоботка (рис. 111, *А*), в сильном развитии переднеспинки, в присутствии пахучих

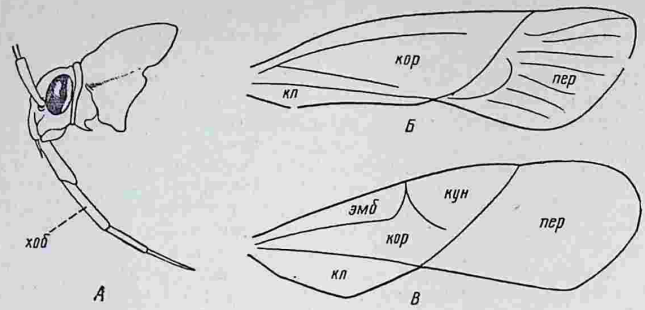


Рис. 111. Отряд полужесткокрылые. *А* — голова клопа-слепняка *Lygus* сбоку и расположение хоботка; *Б* — полунадкрылья клопа-щитника с подразделением на кориум, клавус и перепоночку; *В* — полунадкрылья с подразделением на эмболиум, кунеус, клавус и перепоночку (по Богданову-Катькову и Найту):

хоб — хоботок, *кор* — кориум, *кл* — клавус, *пер* — перепоночка, *эмб* — эмболиум, *кун* — кунеус

чих желез, в строении кишечника, лишенного фильтрационной камеры, и в других признаках. Поэтому большинство современных авторов считает клопов самостоятельным отрядом.

Очень характерно строение передних крыльев, называемых полунадкрыльями, или гемиэлитрами, либо даже надкрыльями. Их вершинная, обычно прозрачная часть составляет перепоночку, а остальная кожистая непрозрачная часть подразделена косым швом на кориум и клавус (рис. 111, *Б*); кориум — это наружный, прилегающий к костальному краю, а клавус — внутренний, прилегающий к анальному краю участок. Нередко кориум подразделен надломом на вершинный участок — конеус, а иногда также на наружный край — эмболиум (рис. 111, *В*). Строение полунадкрылий имеет существенное значение в классификации и диагностике клопов. Характерно для клопов сильное развитие переднегруди, прикрытой сверху обычно крупной переднеспинкой; в целом переднегрудь сочленена с остальной частью груди слегка подвижно. Среднегрудь сверху, при сложенных полунадкрыльях, представлена треугольным щитком; он вклинивается между обоими клавусами надкрылий, и задним краем переднеспинки, обычно небольшой, но у клопов-черепашек простирается назад почти до конца брюшка. Ноги обычно бегательные

или ходильные, но могут быть и специализированными — плавательными (задние ноги у ряда водных клопов) или хватательными передними, подобно богомолам (в сем. *Nepidae*).

Характерные для клопов пахучие железы расположены у взрослых и личинок различно. У взрослых они открываются на заднегрудке близ задних тазиков, тогда как у личинок выводные отверстия находятся между некоторыми тергитами брюшка. Считается, что издаваемый запах имеет защитное значение; действительно, очень крупный, встречающийся в Юго-Восточной Азии *Tessarotoma papillosa* Dr. из семейства щитников *(Pentatomidae)* способен даже выбрызгивать ядовитый секрет этих желез на 10—15 *см*, который может вызвать сильное раздражение кожи и повредить глаза. Но выделения этих желез могут иметь значение и химического сигнала, обеспечивающего встречу или концентрацию особей одного и того же вида.

Биологически и экологически клопы очень разнообразны; большинство принадлежит к наземным формам, но много и водных. Среди наземных — одни живут открыто на растениях, другие — под корой, третьи — в растительной подстилке или в почве и пр. Среди водных часть живет в воде, например гладыши *(Notonectidae)*, другие — на поверхности воды — такие, как водомерки *(Hydrometridae)*. Очень многие клопы растительноядны — большинство слепняков *(Miridae)*, кружевниц *(Tingitidae)*, щитников *(Pentatomidae)* и другие семейства; но много также и хищников, как, например, большинство водных клопов и семейство хищнецов *(Reduviidae)*, питающихся кровью насекомых и других мелких беспозвоночных. Некоторые также питаются кровью млекопитающих, птиц и человека; таковы клопы-паразиты *(Cimicidae)*, к которым относится постельный клоп, и некоторые представители семейства хищнецов. Многие водные клопы, особенно гладыши, истребляют также мальков рыб и головастиков лягушек. В связи с особенностями пищевого режима среди клопов есть как вредители, так и полезные насекомые; к первым относятся многие вредители культурных растений, а также паразиты человека, а ко вторым — истребители вредных насекомых.

Большинство клопов развивается в году в одном поколении. Яйца откладываются на поверхность растения или другого субстрата либо погружаются в ткани растения (слепняки); их характерной особенностью является крышечка на верхнем полюсе, которая открывается при выходе личинки. У некоторых водных клопов яйца откладываются на спинную сторону тела самца и находятся здесь до вылупления личинок; эта черта биологии может рассматриваться как своеобразный пример забот о потомстве. Личинки ведут сходный со взрослыми образ жизни и линяют обычно 5 раз; крыловые зачатки появляются с III возраста. Зимовка происходит обычно во взрослой фазе (щитники и другие семейства), но у слепняков преимущественно в фазе яйца.

На земном шаре известно около 40 тыс. видов, из них в СССР найдено свыше 2 тыс. Отряд подразделяется на 2 подотряда — скрытноусые *(Cryptocerata)* и свободноусые *(Gymnocerata)*.

Подотряд скрытноусые *(Cryptocerata)*. Усики сильно укороченные, скрытые, пахучие железы не развиты; образ жизни водный, большинство хищники. Небольшое число семейств, среди которых интересно семейство гладышей (*Notonectidae*); гладыши имеют гребные (плавательные) задние ноги и обтекаемое тело с выпуклой верхней стороной, плавают на спине, напоминая крошечную лодку. Пример — обыкновенный гладыш *(Notonecta glauca* L., рис. 112, *А*), заселяющий преимущественно стоячие водоемы. К семейству водяных скорпионов *(Nepidae)* относится курьезный *Nepa cinerea* L., называемый по-русски также водяным скорпионом; он отличается плоским телом, хищными передними ногами и дыхательной трубкой сзади.

Подотряд свободноусые *(Gymnocerata)*. Усики нормально развитые, длиннее головы; преимущественно наземные, но есть и водные формы. Известно свыше 40 семейств. Семейство водомерки *(Hydrometridae)* — отличаются длинным, тонким, палочковидным телом, быстро бегают по поверхности воды. Некоторые представители близкого семейства ложных водомерок *(Gerridae)* — обитатели поверхности морей и океанов; среди них морская водомерка *(Halobates)* попадается на расстоянии тысячи километров от суши.

Семейство клопы-паразиты (Cimicidae) — отличаются плоским телом и сильно укороченными в виде боковых чешуек передними крыльями; на-

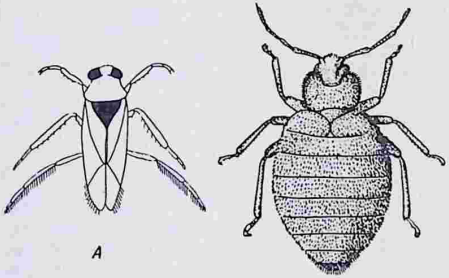


Рис. 112. Отряд полужесткокрылые (по Иммсу):
А — гладыш обыкновенный *(Notonecta glauca)*;
Б — постельный клоп *(Cimex lectularius)*

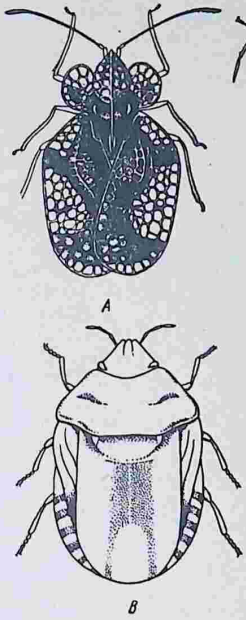


Рис. 113. Отряд полужесткокрылые (по Балашовскому, Знаменскому и ориг.): *А* — грушевый клоп *(Stephanitis pyri)*; *Б* — люцерновый клоп *(Adelphocoris lineolatus)*; *В* — вредная черепашка *(Eurygaster integriceps)*

ружные паразиты теплокровных, кровью которых питаются. Живут в гнездах птиц, в дуплах и пещерах, заселяемых летучими мышами и пр. Один из видов — постельный клоп *(Cimex lectularius* L., рис. 112, *Б*) проник в жилища человека и стал его докучливым паразитом; инфекций не передает.

Семейство хищнецы (Reduviidae) — имеют дугообразно изогнутый, не прилегающий к телу, а опущенный вниз 3-члениковый хоботок; заднегрудные пахучие железы отсутствуют. Более 3 тыс. видов; особенно распространены в тропиках, у нас более многочисленны на юге. Нападают на других насекомых, высасывая их кровь; пойманные могут сильно уколоть человека. Некоторые могут питаться кровью человека, из них *Rhodnius prolixus* St. и виды *Triatoma* в Южной Америке — обитатели жилищ, способны переносить патогенных трипанозом, вызывающих тя-

желые заболевания человека (детский паралич); один из видов *Triatoma* завезен в южную Азию и на Мадагаскар, где живет в домах.

Семейство кружевницы (Tingitidae) — отличаются маленьким телом, надкрылья и обычно бока переднеспинки имеют ячеистую или сетчатую структуру, переднеспинка сзади вытянута в большой треугольный отросток. Растительноядны, некоторые виды вредят, например грушевый клоп (*Stephanitis pyri* F., рис. 113, *А*).

Семейство слепняки, или мириды *(Miridae),* — удлиненные, с бегательными ногами, хрупкие клопы, без глазков, усики и хоботок 4-члениковые, полунадкрылья с конеусом; преимущественно растительноядны. Самое большое семейство — известно до 5 тыс. видов, в том числе около 700 из СССР. Встречаются всюду, где есть растительный покров; очень подвижны, нередко многочисленны, яйца откладывают в ткани растений. Многие виды как у нас, так и в других странах — серьезные вредители растений, например, свекловичный (*Polymerus cognatus* Fieb.) и люцерновый (*Adelphocoris lineolatus* Goeze., рис. 113, *Б*) клопы. Среди полезных хищников интересен клещевой слепняк (*Blepharidopterus angulatus* Fall.), истребляющий красного плодового клеща (*Metatetranychus ulmi* Koch).

Семейство красноклопы (Pyrrhocoridae) — сюда относится широко распространенный клоп-солдатик (*Pyrrhocoris apterus* L.), отличающийся красным телом с черными брюшком и пятнами на полунадкрыльях. Держится на поверхности почвы, нередко образует скопления.

Семейство подкорники (Aradidae) — клопы отличаются вытянутой вперед между усиками головой, простых глазков нет, усики короткие, 4-члениковые. Широко распространен по всему земному шару род *Aradus,* к которому относится и известный вредитель — сосновый подкорный клоп (*A. cinnamomeus* Panz., см. рис. 68). Питаясь под корой сосны, подкорный клоп вызывает задержку роста деревьев, усыхание вершины и постепенное отмирание всего дерева.

Семейство щитники (Pentatomidae) — клопы с 5-члениковыми усиками и большим щитком, простирающимся сзади до середины брюшка или еще больше; растительноядные, немногие — хищники. Известно около 4 тыс. видов, из них в СССР до 300 видов. Из числа вредителей широкую известность получила вредная черепашка (*Eurygaster integriceps* Put., рис. 113, *В*), наносящая большой ущерб хлебам; как губитель урожая она издавна известна в странах Передней Азии, местами арабы ее называли «матерью несчастья». В СССР она также сильно вредит, что требует дальнейшего всестороннего ее изучения. Некоторые авторы выделяют черепашек в особое семейство *Scutelleridae,* что мало обосновано. Капуста, горчица и родственные культуры страдают от ряда видов крестоцветных клопов (род *Eurydema*). В странах Юго-Восточной Азии тропическим плодовым деревьям вредит очень крупный с сильно ядовитыми вы-

делениями *Tessarotoma papillosa* Dr. (стр. 231). Из хищников интересен американский клоп *Perillus bioculatus* F., истребляющий колорадского жука; акклиматизация этого клопа в Европе является мерой биологической борьбы с названным вредителем, который также происходит из Америки.

Отряд 23. Бахромчатокрылые, или трипсы (Thysanoptera)

Мелкие узкотелые насекомые с 6—10-члениковыми усиками, колюще-сосущими асимметричными ротовыми органами с развитыми челюстными и губными щупальцами, ноги ходильные с пузыревидной присоской на конце лапок, крылья, если развиты, очень узкие с редуцированным жилкованием, по краям с бахромой из длинных ресничек, превращение усложненное.

Тело стройное, длиной 0,5—5 *мм*, покрыто редкими щетинками. Лоб сильно скошен, снизу и сзади переходит в ротовой конус с ротовыми органами (рис. 114) и направлен назад. Этот ротовой конус образован нижней и верхней губами, внутри него находятся концевые части трех колющих щетинок своим основанием они втянуты в голову, причем нижняя пара соответствует лациниям нижних челюстей и, складываясь вместе, образует сосательную трубку. Асимметричность ротовых органов состоит в том, что из мандибул развита лишь левая верхняя челюсть, образующая непарную колющую щетинку, а верхняя губа имеет неодинаковую длину по правому и левому краям, вследствие чего нижняя граница наличника неправильная. В целом асимметрия ротовых органов и лицевой части головы у трипсов составляют единственную в своем роде особенность. Прокол пищевого субстрата производится примерно так же, как у равнокрылых и клопов, т. е. колющими щетинками, тогда как ротовой конус остается снаружи.

На члениках усиков, кроме основных и вершинных, располагаются особые органы чувств — трихомы; они имеют вид волосков или чешуйки. Переднегрудь хорошо развита, подвижно сочленена с го-

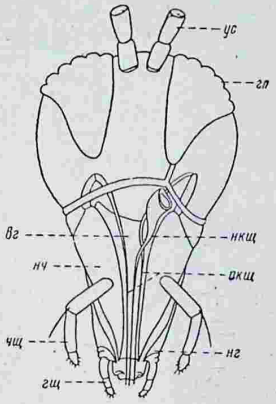


Рис. 114. Отряд трипсы. Голова полосатого трипса *(Aeolothrips fasciatus)*, спереди (по Обенбергеру):

ус — основание усика, *гл* — глаз, *вг* — верхняя губа, *нч* — нижняя челюсть, *нкщ* — непарная колющая щетинка, левая мандибула, *пкщ* — парные колющие щетинки, *чщ* — челюстный щупик, *гщ* — губной щупик, *нг* — нижняя губа

ловой и среднегрудью. Особо характерны ноги: их 1—2-члениковая лапка заканчивается втяжным пузырьком; отсюда одно из названий трипсов — пузыреногие *(Physopoda)*. В покое этот пузырек скрыт, но при движении он выпячен и удерживает трипса на любом субстрате. Бахрома из длинных ресничек по краям обеих пар крыльев увеличивает их гребную поверхность за счет сокращения самой крыловой мембраны; это сильно облегчает крыловой механизм. Жилкование редуцировано до 2—3 продольных жилок, включая костальную (подотряд яйцекладные — *Terebrantia*), или практически отсутствует (подотряд трубкохвостые — *Tubulifera*). Нередко крылья укорочены или отсутствуют; некоторые виды представлены двумя или тремя формами особей — длиннокрылыми, короткокрылыми и бескрылыми, иногда эти отличия связаны с полом. Брюшко суживается к концу, состоит из 11 сегментов, но первый редуцирован, а вершинные уменьшены и модифицированы. Самки яйцекладных несут на конце брюшка снизу короткий, прижатый к телу ортоптероидный яйцеклад, но у трубкохвостых он отсутствует и брюшко у обоих полов заканчивается трубкой.

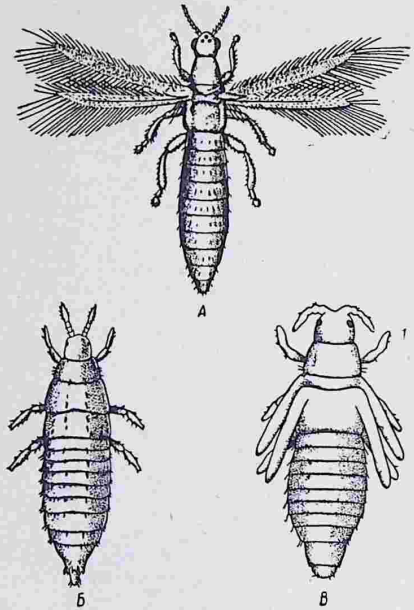


Рис. 115. Отряд трипсы. Табачный трипс *(Thrips tabaci)* (по Богданову-Катькову). *А* — взрослый трипс; *Б* — бескрылая нимфа; *В* — нимфа последнего возраста

Яйца откладываются либо в ткань растения — в надрезанную яйцекладом ранку (яйцекладные), либо открыто на различные части растений. Личинки имеют 4—5 возрастов. Личинки первых 2—3 возрастов имеют направленные вперед усики и лишены зачатков крыльев; личинки последующих 2 возрастов снабжены крыловыми зачатками, имеют загнутые назад усики, не

питаются, неподвижны или малоподвижны, поэтому часто сравниваются с куколкой (рис. 115). Следовательно, для трипсов характерно избыточное превращение — гиперморфоз.

Подотряд яйцекладных характеризуется всего 4 личиночными возрастами — 2 бескрылыми нимфами и 2 нимфами с зачатками крыльев. В подотряде трубкохвостых бескрылых нимф уже 3 возраста, поэтому общее число личиночных возрастов 5. Многие виды трипсов являются моновольтинными, но некоторые могут дать до 7—9 поколений в году.

Трипсы часто держатся на цветках, а также на листьях и других частях растений; некоторые живут в растительных остатках, среди мхов и лишайников, отдельные виды — в теплицах, нимфы старших возрастов у многих видов — в почве. Большинство трипсов растительноядны, питаются клеточным соком растений; среди них есть и вредители растений, снижающие их продуктивность; отдельные виды также способны распространять вирусные болезни растений. Некоторые являются хищниками, например полосатый трипс (*Aeolothrips fasciatus* L.); эти виды истребляют тлей, клещей и другие виды трипсов, чем могут быть полезными.

Известно около 1500 видов, но из них в СССР до 230. Подразделяются на 2 подотряда, уже охарактеризованные выше — яйцекладных (*Terebrantia*) и трубкохвостых (*Tubulifera*). К числу первых относятся полосатый трип (см. выше), а также широко распространенный вредитель — табачный трипс (*Thrips tabaci* Lind., рис. 115). Среди трубкохвостых в степной зоне обычен пшеничный трипс (*Haplothrips tritici* Kurd.); его красные личинки живут в зеленых колосьях пшеницы и вызывают щуплость зерна.

ОТДЕЛ II. НАСЕКОМЫЕ С ПОЛНЫМ ПРЕВРАЩЕНИЕМ (HOLOMETABOLA)

Развитие и превращение более сложное, сопровождаются 4 фазами — яйцом, личинкой, куколкой и имаго. Личинки истинные, резко различаются от взрослых строением тела и образом жизни, лишены фасеточных глаз. Крылья развиваются у них как скрытые внутренние образования.

Несходство личинок со взрослой фазой дополняется еще тем, что крылья у них развиваются под кожей и лишь с фазы куколки становятся наружными образованиями. Вследствие этого насекомые с полным превращением нередко называются также *Endopterugota*, т. е. с внутренними зачатками крыльев.

Отдел подразделяется на 3 надотряда — колеоптероидных (*Coleopteroidea*), нейроптероидных (*Neuropteroidea*) и мекоптероидных (*Mecopteroidea*); первый из них состоит из 2 отрядов, второй — из 3 и третий — из 6 отрядов. Иногда, впрочем, отряд перепончатокрылых (*Hymenoptera*) выделяется из мекоптероидных в отдельный надотряд гименоптероидных (*Hymenopteroidea*).

Ротовые органы типично грызущие. Задние крылья вполне преобладают над передними и выполняют летательную функцию, передние крылья превращены в непрозрачные надкрылья или редуцированы. Брюшко лишено церков и первичного яйцеклада. Личинки всегда без брюшных ног, червеобразные или камподеовидные.

Колеоптероидные сходны с ортоптероидными по грызущим ротовым органам и преобладанию задних крыльев и их мускулатуры над передними, но лишены церков, ортоптероидного яйцеклада и имеют полное превращение. В целом колеоптероидные являются функционально двукрылыми заднемоторными насекомыми. Подразделяются только на 2 отряда — жесткокрылых и веерокрылых.

Отряд 24. Жесткокрылые, или жуки (Coleoptera)

Ротовые органы грызущие, передние крылья лишены явственных жилок, превращены в непрозрачные твердые роговые или кожистые надкрылья, в покое складываются с образованием продольного спинного шва, переднеспинка большая, подвижная, личинки червеобразные или камподеовидные, куколка свободная, неподвижная.

Самая большая, в полном смысле гигантская, группа насекомых, насчитываются до 250 тыс. видов. Внешне и по размерам весьма разнообразны, от мельчайших (0,3—1 *мм*) перокрылок *(Trichopterygidae)* до некоторых гигантских пластинчатоусых *(Scarabaeidae)*, достигающих 100—155 *мм*. Тело обычно сильно склеротизовано, мягкие покровы наблюдаются нечасто.

Ротовые органы типично грызущие, приспособлены к питанию твердой пищей. У представителей семейства долгоносиков *(Curculionidae)* голова спереди вытянута в головотрубку, внешне иногда сходную с хоботком, но на конце ее располагаются вполне грызущие, лишь измельченные ротовые органы. Надкрылья, или элитры, обычно достигают вершины брюшка и тогда прикрывают его сверху полностью; но у ряда семейств, как зерновки *(Bruchidae)* и многие пластинчатоусые *(Scarabaeidae)* и др., конец брюшка, или пигидий, остается неприкрытым. Иногда надкрылья, как в отряде уховерток, сильно укорочены, а задние крылья многократно сложены и спрятаны под ними, например в семействе короткокрылых, или стафилинид *(Staphylinidae)*. Наружный край надкрылий обычно подогнут вниз, образуя эпиплевру; при сложенных надкрыльях обе эпиплевры налегают на боковой край тела, прикрывая его плевры. У основания сложенных надкрылий располагается хорошо заметный треугольный щиток — срединный склерит среднеспинки.

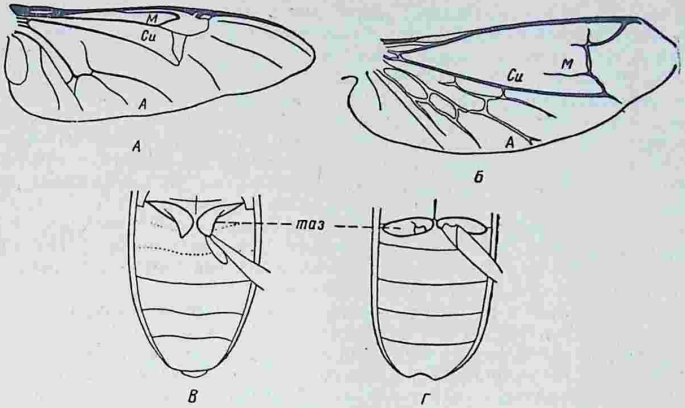


Рис. 116. Отряд жесткокрылые (по Богданову-Катькову и Рейхардту). *А* — карабоидный тип жилкования задних крыльев (жужелица); *Б* — кантароидный тип (чернотелка); *В* — задние тазики (таз) у плотоядных *(Adephaga)*; *Г* — то же у разноядных *(Polyphaga)*

Задние крылья перепончатые, обычно значительно длиннее надкрылий, в покое складываются продольно и поперек; их жилкование поэтому видоизменено. Различают 3 типа жилкования задних крыльев (рис. 116): карабоидный (название произведено от семейства жужелиц — *Carabidae*) — наиболее примитивный тип, сохранивший все главные продольные и часть поперечных жилок; стафилиноидный (от названия семейства короткокрылых — *Staphylinidae*) — поперечные жилки отсутствуют; кантароидный (от названия семейства мягкотелок — *Cantharidae*) — также без поперечных жилок, помимо того, концевые части медиальной (*M*) и кубитальной (*Cu*) жилок сливаются, образуя общую жилку. Жилкование задних крыльев — важный критерий в систематике жесткокрылых. Перед полетом надкрылья приподнимаются, крылья развертываются и выдвигаются из-под надкрылий. Однако некоторые жуки лишены крыльев и не способны летать; в этих случаях надкрылья срастаются по шву, что наблюдается у многих жужелиц *(Carabidae)* и чернотелок *(Tenebrionidae)*.

Ноги у большинства бегательные или ходильные, но у некоторых специализированы — роющие (у многих пластинчатоусых и некоторых жужелиц), плавательные, т. е. гребные (задняя пара в семействе плавун-

цов — *Dytiscidae* и др.) или прыгательные (задняя пара в подсемействе земляных блошек — *Halticinae*). Лапки имеют разное число члеников — от 3 до 5. При наиболее примитивном состоянии все лапки 5-члениковые, т. е. формула лапок 5—5—5; это характерно для жужелиц, плавунцов, пластинчатоусых и др. В других случаях все лапки могут состоять из 4 или 3 члеников либо кажутся такими вследствие сильного уменьшения или исчезновения 1—2 члеников; например, листоеды *(Chrysomelidae)*, долгоносики *(Curculionidae)* и родственные семейства имеют формулу лапок 4—4—4. Наконец, большую группу составляют так называемые разночлениковые жуки *(Heteromera)*, у которых формула лапок 5—5—4, т. е. обе передние пары лапок 5-члениковые, а задняя — 4-члениковая; сюда относится ряд семейств, например чернотелки, нарывники *(Meloidae)* и др. Из сказанного видно, сколь большое значение имеет строение лапок в систематике и диагностике жуков.

Брюшко снизу и на боках обычно сильно склеротизовано, тогда как его прикрытая надкрыльями верхняя сторона мягкая. Число сегментов в нем различно и не всегда легко определимо; их I, а иногда II—III стерниты могут быть редуцированы. Самки в ряде семейств имеют на вершине вторичный телескопический яйцеклад, образованный из вкладывающихся друг в друга измельченных сегментов.

Особенности внутреннего строения также отражают разнообразие свойств жуков. Пищеварительная система характеризуется сильным развитием зоба и присутствием мышечного желудка; средняя кишка снабжена большим числом мелких выростов и у хищников способна изрыгать пищеварительный сок на добычу, обеспечивая этим внекишечное пищеварение. Мальпигиевы сосуды в числе 4—6, их число и строение используются в систематике. Нервная система в ряде низших групп состоит из 3 грудных и 6—8 брюшных узлов нервной цепочки, но в других случаях претерпевает большую или меньшую концентрацию; число брюшных ганглиев сокращается до 2—3 (некоторые листоеды, божьи коровки и др.) либо все они объединяются в один крупный узел вместе с заднегрудным узлом (некоторые пластинчатоусые), либо, наконец, все грудные и брюшные узлы объединяются в один мощный ганглий. Дыхательная система претерпевает у водных форм существенные изменения; многие наземные виды имеют воздушные мешки. Яичники самки в подотряде плотоядных *(Adephaga)* имеют политрофические трубочки, тогда как разноядные *(Polyphaga)* характеризуются телотрофическими яйцевыми трубочками.

Большинство жуков имеет одно поколение в году, реже 2—3 поколения; некоторые, особенно связанные с почвой виды, развиваются медленно и требуют 3—5 лет для завершения одного поколения, например щелкуны *(Elateridae)*, майские хрущи *(Melolontha)* и др. Зимовка у многих происходит во взрослой фазе, другие зимуют в фазе куколки, некоторые также в фазе личинки. Виды, зимующие во взрослой фазе, весной

нуждаются в дополнительном питании и могут в это время сильно вредить, например, многие долгоносики и листоеды, майские хрущи и пр. Личинки жужелиц и других семейств подотряда плотоядных *(Adephaga)* подвижны, имеют окрашенное и уплощенное тело, ведут обычно хищный образ жизни, т. е. типично камподеовидны; этот же тип личинок характерен и для тех семейств подотряда разноядных *(Polyphaga)*, которые в этой фазе ведут открытый и подвижный образ жизни, как стафилины, кожееды *(Dermestidae)*, многие божьи коровки *(Coccinellidae)* и др. Но у большинства разноядных личинки живут в почве или тесно связаны с растениями, малоподвижны, часто не окрашены; это червеобразные личинки, снабженные грудными ногами (пластинчатоусые, щелкуны, чернотелки, листоеды и др.) или вполне безногие (долгоносики). Окукление происходит обычно в почве, реже на растениях.

Биологически жесткокрылые весьма разнообразны. Среди них есть хищники, растительноядные, сапрофаги, некрофаги, наземные, почвенные, водные формы и пр. Нередко биологическая специализация сопровождается подчеркнутой морфологической специализацией; в этих случаях вышеназванные биологические группы приобретают характер четко выраженных жизненных форм. Жуки встречаются всюду и имеют существенное значение в круговороте веществ в природе. Среди них очень многие виды вредят растениям; некоторые живут в помещениях, повреждая запасы, мебель, книги, коллекции и пр. Отдельные хищные виды, особенно среди божьих коровок и частью среди жужелиц, используются в биологической борьбе с вредителями растений.

В целом жуки достигли высокого морфологического совершенства и бесспорно представляют собой высшую ступень эволюционного развития среди заднемоторных насекомых. Этим и может быть объяснено их необычайное видовое богатство и широкое распространение по всему земному шару.

Систематика жесткокрылых ввиду многообразия форм имеет свои трудности. Отряд подразделяется более чем на 100 семейств, объединяемых в 2 основных подотряда — плотоядных и разноядных. В СССР известно более 20 тыс. видов.

Подотряд плотоядные *(Adephaga)*. Тазики задних ног длинные, неподвижные, простираются назад через весь I стернит брюшка (рис. 116, *В*). Формула лапок 5—5—5. Жилкование задних крыльев карабоидное. Семенники в виде простой, свернутой в клубок трубки, яйцевые трубки политрофического типа; мальпигиевы сосуды из 4 трубок. Личинки камподеовидные, их ноги с явственной лапкой и обычно с 2 коготками. Жуки и личинки хищные, лишь немногие формы вторично растительноядные. Подотряд подразделяется на небольшое число семейств, частью водных.

Семейство жужелицы (Carabidae). Громадное семейство, известно

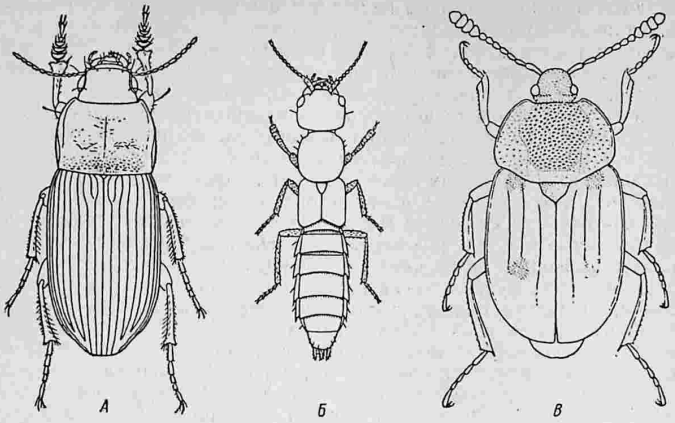


Рис. 117. Отряд жесткокрылые (по Шарпу и др.): *А* — хлебная жужелица (*Zabrus tenebrioides*); *Б* — стафилин *Ocypus*; *В* — древесный мертвоед (*Xylodrepa quadripunctata*)

более 20 000 видов. Наземные, с бегательными ногами; окрашены обычно в черный цвет, нередка также металлическая окраска. Обычны на сухих местах ярко окрашенные скакуны (*Cicindela*), выделявшиеся раньше в отдельное семейство; широко распространен род крупных жужелиц — карабусов (*Carabus*), в горах Крыма и Кавказа обитают крупные (до 50 *мм*) улиткоеды (*Procerus*). Красотелы (*Calosoma sycophanta* L. и близкие виды) полезны истреблением гусениц на деревьях. Многие виды также полезны как враги вредных насекомых. Отдельные виды сменили хищный образ жизни на растительноядный; среди них серьезный вредитель — хлебная жужелица (*Zabrus tenebrioides* Goeze, рис. 117, *А*). Своеобразен жук-бомбардир (род *Brachinus*) (см. стр. 82).

Семейство плавунцы (Dytiscidae). Водные формы с плавательными ногами и обтекаемым телом, дыхальца смещены под надкрылья. Запас воздуха периодически возобновляется жуками через щель между концом надкрылий и брюшка, выставляемого на поверхность воды. Жуки способны быть на суше и могут перелетать из одного водоема в другой. Питаются жуки и личинки водными беспозвоночными, крупные формы жуков могут нападать на мелких рыбок. Самый обычный вид — плавунец окаймленный (*Dytiscus marginalis* L., см. рис. 46, *А*).

Подотряд разноядные *(Polyphaga)*. Тазики задних ног не достигают заднего края I стернита брюшка, подвижные (рис. 116, *Г*). Формула лапок разнообразная. Жилкование задних крыльев стафилиноидное или кантароидное. Семенники более сложные, состоят из нескольких трубочек или мешочков, яичники с телотрофическими трубками; мальпигиевы сосуды разнообразные. Личинки камподеовидные или червеобразные, их ноги без явственной лапки, с одним коготком. Подразделяется на ряд надсемейств и большое число семейств.

Надсемейство стафилиноидные (Staphylinoidea). Надкрылья нередко оставляют вершину брюшка непокрытой, задние крылья стафилиноидного типа. Личинки камподеовидные. Семейство короткокрылые, или стафилиниды *(Staphylinidae)*, отличается сильно укороченными надкрыльями, подвижным брюшком (рис. 117, *Б*). Громадное семейство, известно около 20 000 видов. В большинстве хищники, истребляют насекомых и клещей, многие взрослые и личинки живут в различных гнющих органических веществах, в навозе, под камнями и пр.

Семейство мертвоедов (Silphidae) характеризуется более развитыми надкрыльями, усики булавовидные или утолщены к концу. Взрослые и личинки большинства видов питаются падалью, из них могильщики (род *Necrophorus*) зарывают трупы позвоночных в землю, откладывая на их яйца. Некоторые встречаются в навозе и растительных остатках, отдельные виды, например мертвоед матовый (*Aclypea opaca* L.) и др., растительноядные и могут вредить культурным растениям; есть также немногие хищные виды, например древесный мертвоед *(Xylodrepa quadripunctata* L., рис. 117, *В*) истребляет гусениц.

Семейство перокрылки (Ptiliidae) (=Trichopterydidae) — одни из самых мелких насекомых (длина тела 0,25—2 *мм*); из-под надкрылий торчат узкие крылья с бахромой из длинных волосков.

Надсемейство скарабеоидные (Scarabaeoidea). Усики с пластинчатой или гребневидной булавой, формула лапок 5—5—5, тело нередко крупное или очень крупное. Личинки толстые, С-образно изогнутые с 3 парами ног, нередко называются скарабеоидными; живут в почве, в навозе или в органическом растительном субстрате (рис. 56, *Д*).

Семейство пластинчатоусые (Scarabaeidae) отличается пластинчатыми усиками и обычно невыдающимися верхними челюстями. Очень многочисленное семейство, особенно в теплом климате; известно около 20 тыс. видов. Разделяется на ряд подсемейств, которые могут быть объединены в две большие, довольно естественные биологические группы — хрущеобразных растительноядных жуков и навозников, питающихся в большинстве пометом и другими разлагающимися веществами. Среди первых широко распространены и вредят июньский хрущ *(Amphimallon solstitialis*, L., рис. 118, *А*), майские хрущи *(Melolontha)* и хлебные жуки (*Anisoplia*, рис. 118, *Б*). К навозникам относятся священный скарабей

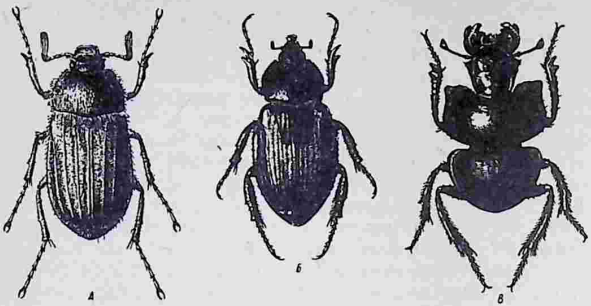


Рис. 118. Отряд жесткокрылые, семейство пластинчатоусые (по Медведеву): *А* — июньский хрущ *(Amphimallon solstitialis); Б* — хлебный жук-кузька *(Anisoplia austriaca* L.); *В* — кравчик обыкновенный *(Lethrus apterus* Laxm.)

(Scarabaeus sacer L.*),* катающий шары из навоза и известный еще древним египтянам, а также многие другие роды и виды; сюда же относятся и кравчики (*Lethrus,* рис. 118, *В*), личинки которых питаются скомканной массой зеленых растений (подобие силоса), заготовленных жуками. Гигантскими тропическими представителями семейства являются жук-голиаф *(Goliathus)* из Африки и пальмовый носорог *(Oryctes rhinoceros* L.), сильно вредящий в Южной Азии; его личинка достигает 12 *см* длины. У нашего обычного жука-носорога (*О. nasicornis* L., рис. 46, *В*) личинка живет в навозе и достигает 8 *см* длины. Ряд пластинчатоусых отличается резким половым деморфизмом, например, у жука-носорога самец имеет сильный вырост на лбу в виде рога, тогда как у самок этот рог отсутствует.

Семейство рогачей (Lucanidae) отличается по гребенчатой булаве усиков и чрезвычайно мощным верхним челюстям самца. Пример — жук-олень (*Lucanus cervus* L., рис. 46, *Б*), живущий в дубовых лесах; его самец вместе с челюстями достигает 7,5 *см*.

Серия кантароидные, или разноусые *(Cantharoidea) (=Diversicornia).* Усики простые, без пластинчатой булавы, формула лапок 5—5—5, иногда 4—4—4 или 3—3—3, лишь очень редко 5—5—4; задние крылья кантароидного типа. Личинки камподеовидные или червеобразные. Весьма разнообразные жуки со множеством семейств, нередко объединяемых в несколько надсемейств.

Семейство щелкуны (Elateridae) — тело удлиненное, переднегрудь сочленена с остальной частью туловища очень подвижно, переднеспинка

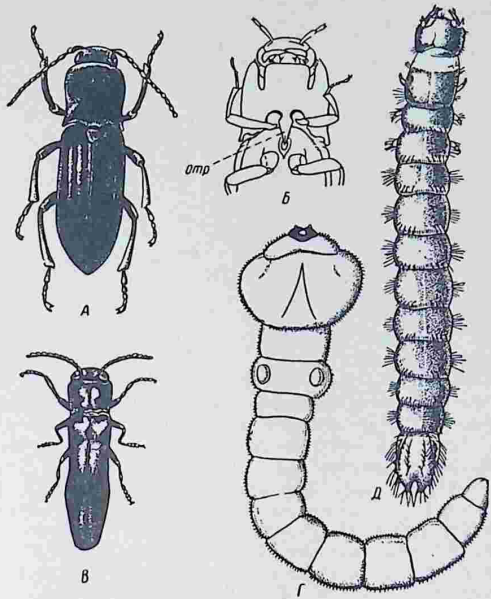


Рис. 119. Отряд жесткокрылые (по Балашовскому, Знаменскому и Рихтеру): *А* — полосатый щелкун *(Agriotes lineatus)*; *Б* — передняя часть тела жука-щелкуна снизу с отростком *(отр)* на переднегрудке; *В* — узкотелая златка *(Agrilus)*; *Г* — личинка златки *Anthaxia*; *Д* — личинка щелкуна — проволочник

с вытянутыми и заостренными задними боковыми углами, формула лапок 5—5—5. Личинки с твердым тонким телом, называются проволочниками (рис. 119, *Д*), обычно живут в земле и у некоторых видов сильно вредят подземным частям растений. Жуки имеют характерный прыгательный орган: переднегрудка несет между передними тазиками направленный назад выступ, упирающийся в выемку на среднегрудке (рис. 119, *Б*); жук имеет короткие ноги и, оказавшись на спине, может перевернуться только с помощью названного аппарата — путем резкого

отгибания переднегруди вниз, когда выступ соскакивает с выемки на переднегрудке, что создает толчок и сопровождается звуком в виде легкого щелчка. Некоторые виды из тропической Америки имеют орган свечения в виде пары желтых пятен на переднеспинке и одного пятна на брюшке снизу; у крупного, в 30—40 *мм*, кукухо (*Pyrophorus noctilucus* L.) свечение столь сильно, что достаточно ночью для чтения. Развитие щелкунов медленное, продолжается 3—5 лет. Наиболее обычные вредные виды — широкий щелкун (*Selatosomus latus* F.) и ряд видов из рода *Agriotes*, например полосатый щелкун (*A. lineatus* L. рис. 119, *А*).

Семейство златки (Buprestidae) близко к щелкунам, но представители этого семейства лишены прыгательного органа, переднеспинка сзади по бокам без заостренных выступов, тело веретеновидное, нередко металлически окрашено, личинки безногие, спереди расширенные (рис. 119, *Г*). Особенно многочисленны в теплых странах. В большинстве связаны с лесными биоценозами, личинки многих видов живут и делают ходы в древесине, некоторые сильно вредят лесным породам и плодовым деревьям, например многие виды узкотелых златок (род. *Agrilus*, рис. 119, *В*). Некоторые златки могут заселять спиленный лес и делают его непригодным для поделок и строительных целей. Немногие виды связаны с травянистыми растениями, например крупная зеленая юлодис (*Julodis variolaris* Pall.) встречается в пустынях Казахстана и Средней Азии на верблюжьей колючке.

Семейство мягкотелки (Cantharidae). Тело удлиненное, его покровы и надкрылья мягкие, формула лапок 5—5—5. Личинки несколько уплощены, камподеовидные, кажутся бархатными от покрова из тонких коротких волосков, живут открыто. Жуки встречаются всюду, нередки на растениях и не боязливы; личинки живут в почве или на почве, некоторые под корой или в гнилой древесине. Сами мягкотелки и их личинки ведут хищный образ жизни. Особо интересны светляки, теперь выделяемые в самостоятельное семейство *(Lampyridae)*; они имеют органы свечения на вершинных сегментах брюшка, самки вполне бескрылы, личинкообразны. Широко распространен обыкновенный светляк (*Lampyris noctiluca* L.).

Семейство точильщики (Anobiidae) — мелкие жуки с выпуклым цилиндрическим телом, голова прикрыта сверху переднеспинкой наподобие капюшона, формула лапок 5—5—5. Личинки С-образно изогнутые, белые, с грудными ногами, скарабеоидные; многие живут в мертвой древесине, несколько видов портят пищевые запасы и различные предметы. Некоторые виды жуков издают звуки, постукивая головой, что напоминает тиканье часов. Обычен в домах хлебный точильщик (*Stegobium paniceum* L., рис. 120, *А*), повреждающий всевозможные запасы (сухари, макароны, муку, сухие лекарства и пр.), мебель, обои, книги, коллекции насекомых и растений; он является также опасным обитателем музеев,

библиотек, архивов, и про него говорят, что он «ест все, кроме железа». Личинка мебельного точильщика (*Anobium domesticum* Geoffr.) портит в домах мебель и деревянные части построек; мелкие круглые дырочки — признак заселения древесины этим вредителем.

Семейство кожееды (Dermestidae) — мелкие или небольшие жуки с короткими булавовидными усиками, голова втяжная, опущена вниз, ноги короткие, формула лапок 5—5—5. Личинки покрыты волосками, жесткие, подвижные с 3 парами грудных ног, более или менее камподеовидные; питаются сухими веществами животного происхождения — мехом, шкурами, коллекциями животных, ветчиной, сыром и пр. Обычны в домах ветчинный кожеед (*Dermestes lardarius* L.) и близкие виды; в музеях также вредит коллекциям музейный жук (*Anthrenus museorum* L.).

Семейство блестянки (Nitidulidae) — обычно мелкие (1—6 *мм*) жуки со свободной головой и короткими булавовидными усиками, тело выпуклое, блестящее, формула лапок обычно 5—5—5, но может быть 4—4—4 или у самца даже 5—5—4. Представители рода цветоедов *(Meli-*

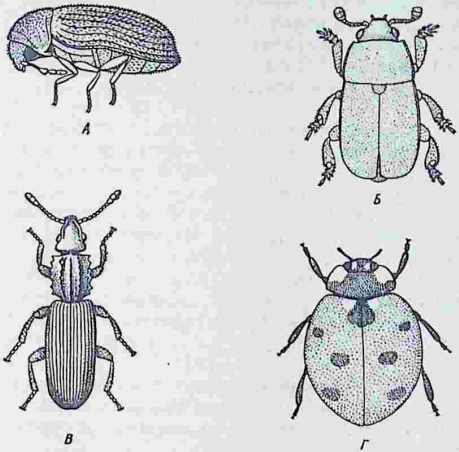


Рис. 120. Отряд жесткокрылые (по Богданову-Катькову, Иммсу и ориг.): *А* — хлебный точильщик *(Stegobium paniceum)*; *Б* — рапсовый цветоед *(Meligethes aeneus)*; *В* — суринамская плоскотелка *(Oryzaephilus surinamensis)*; *Г* — семиточечная божья коровка *(Coccinella septempunctata)*

gethes) обычны в цветах; рапсовой цветоед (*E. aeneus* F., рис. 120, *Б*) вредит семенникам крестоцветных культур.

Семейство плоскотелки (Cucujidae) — маленькие или небольшие жуки (1,5—6 *мм*) с плоским узким телом и свободной головой, усики нитевидные или булавовидные, формула лапок 5—5—5 или у самца иногда 5—5—4. Небольшое семейство, большинство видов живет под корой и в древесине. Жуки и личинки хищны, истребляют короедов и других вредителей, некоторые виды живут на складах и могут вредить, например рыжий мукоед (*Laemophloeus ferrugineus* St.); тем же обычна суринамская плоскотелка (*Oryzaephilus surinamensis* L., рис. 120, *В*).

Семейство божьи коровки, или *кокцинеллиды (Coccinellidae),* — небольшие округлые, сверху выпуклые жуки, нередко ярко окрашенные, формула лапок 4—4—4, но 3-й членик мал и скрыт, поэтому все лапки кажутся 3-члениковыми. Личинки живут открыто на растениях, подвижные, камподеовидные, покрыты мохнатыми бородавками, ведут, как и жуки, хищный образ жизни; лишь представители подсемейства *Epilachninae* растительноядны; их личинки покрыты длинными разветвленными волосками. Окукление происходит на растениях, куколка висит вниз головой. Хищные виды истребляют тлей, листоблошек, кокцид и паутинных клещей, приносят большую пользу; личинки могут съедать в день до 30—50 и больше личинок тлей, жуки обычно не менее прожорливы.

Полезные виды используются в биологической борьбе с вредителями растений двумя основными способами — путем ввоза и акклиматизации иноземных видов для подавления завезенных вредителей и путем охраны и содействия размножению местных видов. Австралийский вид родолия (*Rodolia cardinalis* Muls.) активно истребляет австралийского же по происхождению желобчатого червеца (*Iceria purchasi* Mask.), завезенного во многие цитрусовые районы мира; акклиматизация родолии в Калифорнии, у нас в Закавказье и в других странах в известной мере спасла здесь культуру цитрусовых. Среди местных полезных видов обычны семиточечная коровка (*Coccinella septempunctata* L., рис. 120, *Г*) и двухточечная адалия (*Adalia bipunctata* L.), истребляющие тлей и отчасти кокцид.

Из растительноядных видов в Средней Азии сильно вредит бахчевым культурам бахчевая коровка (*Epilachna chrysomelina* F.), а на Дальнем Востоке повреждает насленовые и тыквенные картофельная коровка (*E. vigintioctomaculata* Motsch.).

Серия тенебриоидные, или разночлениковые *(Tenebrioidea) (=Heteromera).* Формула лапок 5—5—4, задние крылья кантароидные. Личинки червеобразные, лишь в I возрасте иногда камподеовидные. Целый ряд семейств, из которых рассматриваются только немногие.

Семейство майковые, или *нарывники (Meloidae)*, отличается мягкими покровами и надкрыльями, нередко яркой окраской, коготки лапок рассечены до основания на две ветви. Развитие сопровождается избыточным превращением, или гиперметаморфозом (см. рис. 57): из яиц вылупляется мелкая подвижная камподеовидная личинка — триунгулин, которая проникает в кубышку саранчового или взбирается на цветы и на теле пчел попадает в гнездо; там триунгулин линяет, превращается в червеобразную личинку, которая поедает яйца саранчовых или пищевой запас пчел, несколько раз линяет, претерпевая ряд дальнейших изменений.

Следовательно, майковые — паразиты саранчовых и пчел; в первом случае они полезны, во втором — становятся вредителями пчеловодства и одиночных пчел. Жуки растительноядны, отличаются медлительными движениями, содержат в крови кантаридин и не поедаются хищниками; прежде один из видов — металлически зеленая шпанская мушка (*Lytta vesicatoria* L.) — использовался для изготовления нарывного пластыря, действующим началом которого был кандаридин. При массовом появлении шпанской мушки она может сильно объедать листья древесно-кустарниковых пород и причинять заметный вред; личинки ее паразитируют в гнездах пчел, а скопления жуков легко обнаруживают по характерному резкому запаху. В степных местах обычны шпанки *(Epicauta)* и нарывники (*Mylabris,* рис. 121, *А*); личинки некоторых из них известны как паразиты кубышек саранчовых, но жуки шпанок могут вредить свекле и другим растениям.

Семейство чернотелки (Tenebrionidae) — отличается твердыми покровами тела, обычно черным цветом, острыми боковыми краями переднеспинки и простыми коготками лапок; надкрылья у многих видов срастаются вдоль шва и тогда задних крыльев нет. Личинки длинные, червеобразные, двух основных типов. Одни из них более влаголюбивы, с менее склеротизованными покровами тела и с парой выростов на последнем сегменте брюшка; это тенебриоидные личинки — обитатели преимущественно лесных биоценозов, где живут в гнилой древесине, под корой и пр., питаются растительными и животными остатками или хищники. Другую группу образуют сухолюбивые с плотными покровами личинки, лишенные пары выростов на конце брюшка; живут в почве, внешне сходны с личинками щелкунов и называются ложиопроволочниками, от проволочников отличаются более сильно развитой передней парой ног и выпуклой головой с развитой верхней губой. Известно более 15 тыс. видов, особенно многочисленных в сухих степных и пустынных областях; в СССР наиболее обильны в Средней Азии. Жуки обычно медлительны, некоторые виды при тревоге или прикосновении к ним принимают характерную позу — поднимают брюшко кверху, а голову опускают вниз; таковы нередкий в подвалах медляк-вещатель, или вонючка (*Blaps mortisaga* L.), и вредящий в степях широкогрудый медляк (*B. lethifera*

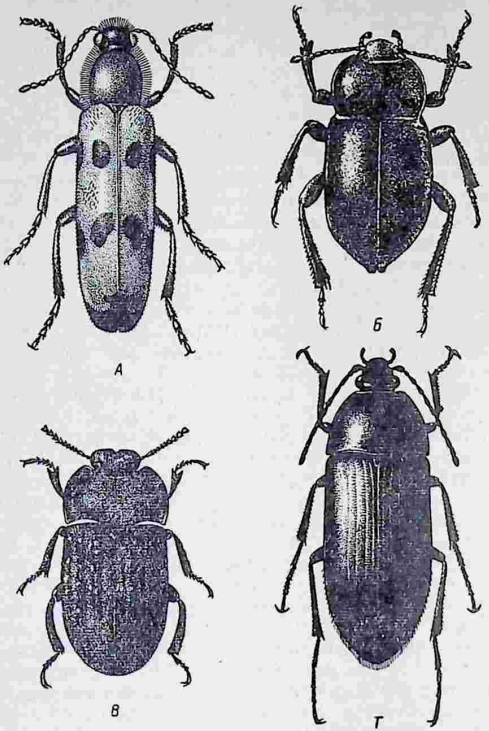


Рис. 121. Отряд жесткокрылые (по Богданову-Катькову и Знаменскому): *А* — нарывник четырехточечный *(Mylabris quadripunctata* L.); *Б* — широкогрудый медляк *(Blaps lethifera); В* — песчаный медляк *(Opatrum sabulosum); Г* — дагестанский пыльцеед *(Podonta daghestanica)*

Marsch., рис. 121, *Б*) и др. Многие виды ведут ночной образ жизни и на день прячутся в укрытия — под камнями, кучками травы и пр. В степях высеянным семенам и подземным частям растений вредят личинки — ложнопроволочники ряда видов, а всходы и молодые растения страдают от жука песчаного медляка (*Opatrum sabulosum* L., рис. 121, *В*). На складах, мельницах и в домах муке и другим продуктам вредят личинки мучного хрущака (*Tenebrio molitor* L.) и малых хрущаков (*Tribolium confusum* Duv., *T. destructor* U.).

Семейство пыльцееды (Alleculidae) — отличается от чернотелок коготками лапок, внутренний край которых мелко зазубрен. Жуки обитают часто на цветах, личинки-ложнопроволочники у многих видов живут в почве, некоторые могут вредить подземным частям растений (хлебов, сахарной свеклы и др.), например пыльцеед дагестанский (*Podonta daghestanica* Rtt., рис. 121, *Г*).

Серия растительноядные (*Phytophaga*). Формула лапок 4—4—4 (на самом деле все лапки 5-члениковые, но их 4-й членик очень мал и незаметен), 3-й членик нередко двулопастной. Личинки червеобразные, с грудными ногами или без них. Огромная группа исключительно растительноядных жуков, насчитывающих более 90 тыс. описанных видов. Подразделяются на семейства усачей, листоедов, зерновок, долгоносиков, трубковертов, короедов и др.; первые три семейства современная систематика объединяет в надсемейство хризомелоидных, или листоедовых (*Chrysomeloidea*), а остальные составляют надсемейство куркулиоидных, или долгоносиковых (*Curculionoidea*).

Семейство усачей или *дровосеков (Cerambycidae)*, — отличается удлиненным телом и длинными усиками, которые могут отгибаться назад только поверх тела. Личинки толстые, мягкие, со вздутой переднегрудью и погруженной в нее головой, грудные ноги отсутствуют или очень маленькие, рудиментарные (рис. 123, *Б*). Известно свыше 17 тыс. видов, особенно обильных в тропиках; в СССР около 850 видов. Связаны преимущественно с лесами, где личинки могут сильно вредить, делая ходы в стволах и ветвях деревьев; таков черный сосновый усач (*Monochamus galloprovincialis* Germ., рис. 122, *А*) и другие виды этого рода. Некоторые виды портят лесоматериалы и даже деревянные части построек. Немногие виды повреждают полевые культуры, например, личинки подсолнечниковых усачей (*Agapanthia dahli* Richt. и другие виды этого рода) точат стебель подсолнечника. Крупнейшими видами нашей фауны являются большой дубовый усач (*Cerambyx cerdo* L.) на Украине и прилежащих территорий и реликтовый дровосек (*Callipogon relictus* Sem.) на Дальнем Востоке; первый достигает 5, а второй почти 10 *см* длины.

Семейство листоеды (Chrysomelidae) — в большинстве имеют короткое тело, часто металлически окрашенное, усики чаще короче половины тела, реже немного длиннее, у живых жуков направлены вперед и могут

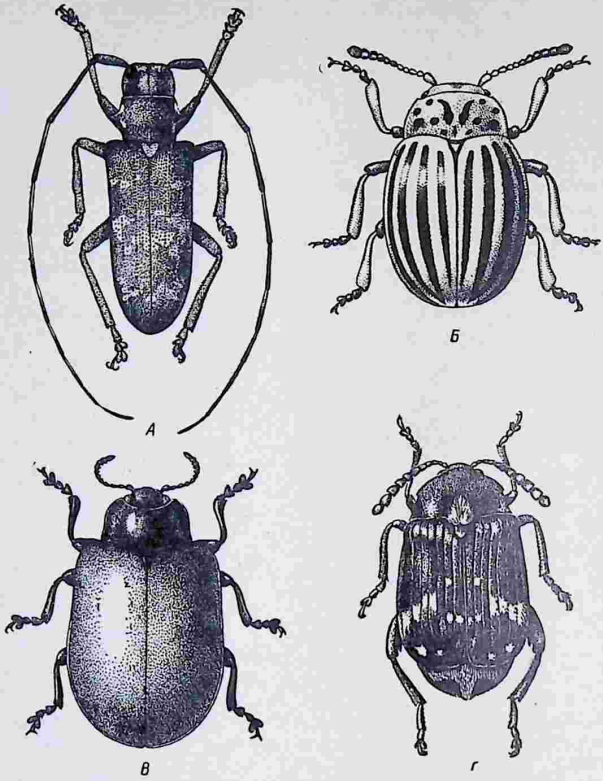


Рис. 122. Отряд жесткокрылые (по Л. Арнольди, Балашовскому и Тер-Минасян): *А* — черный сосновый усач *(Monochamus galloprovincialis)*; *Б* — колорадский жук *(Leptinotarsa decemlineata)*; *В* — краснокрылый тополевый листоед *(Melasoma populi)*; *Г* — гороховая зерновка *(Bruchus pisorum)*

быть только подогнуты, но не закинуты назад на спину. Личинки вальковатые, с развитыми грудными ногами (рис. 123, *В*), обычно окрашенные и покрыты бородавками или разветвленными волосками, в большинстве ведут открытый образ жизни на листьях растений. Открыто живущие личинки обычно и окукляются тут же на растениях, куколка повисает вниз головой, как у божьих коровок. Известно свыше 30 тыс. видов, связанных преимущественно с травянистыми растениями, но, вероятно, существует более 50 тыс. видов. Жуки и личинки питаются листьями; многие личинки при этом скелетирут листья, т. е. выедают паренхиму с нижней стороны, оставляя нетронутыми верхний эпидермис и жилки. Большой вред картофелю причиняет колорадский или картофельный, жук (*Leptinotarsa decemlineata* Say,рис. 122, *Б*), завезенный в Европу из США; в Европе он широко распространился, проник в западные области СССР и у нас против его дальнейшего расселения приняты строгие карантинные меры. Широко растространен и вредит листьям тополя и ивы краснокрылый тополевый листоед (*Melasoma populi* L., рис. 122, *В*). Своеобразны представители подсемейства щитоносок (*Cassidinae*) — жуки имеют распластанное тело и прикрытую сверху голову; свекловичная щитоноска (*Cassida nebulosa* L.) вредит свекле. Подсемейство земляных блошек (*Halticinae*) отличается маленьким телом и прыгательными задними ногами; многие виды сильно вредят полевым и овощным культурам, широко растространены огородные блошки (род *Phullotreta*, рис. 123, *А*).

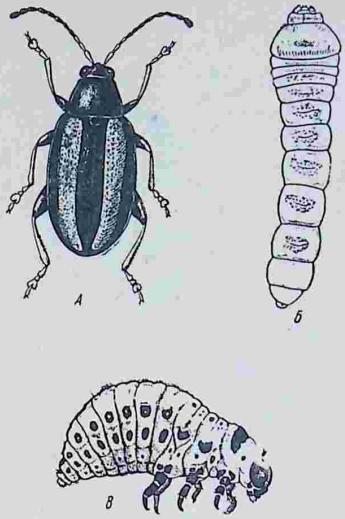


Рис. 123. Отряд жесткокрылые (по Балашовскому и Богданову-Катькову): *А* — огородная блошка (*Phyllotreta nemorum* L.); *Б* — личинка усача; *В* — личинка листоеда

Семейство зерновки (Bruchidae) — мелкие жуки, сходные с листоедами, но голова несколько вытянута (зачаток головотрубки), надкрылья несколько укороченные, оставляют неприкрытым конец брюшка — пигидий. Личинки толстые, изогнутые, вначале с короткими ногами, с после-

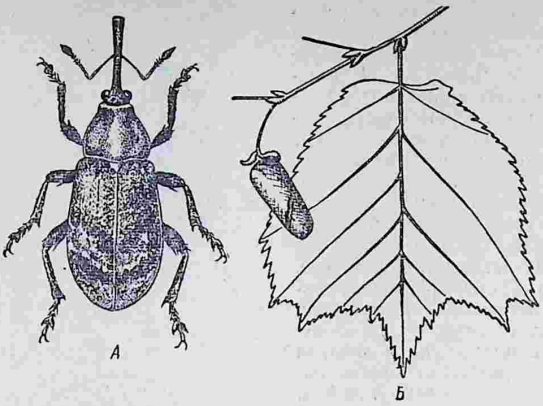


Рис. 124. Отряд жесткокрылые (по Богданову-Катькову и Дюкину): *А* — яблонный цветоед (*Anthonomus pomorum*); *Б* — лист лещины, свернутый ореховым трубковертом (*Apoderus coryli*)

дующими линьками, как у долгоносиков, безногие. Личинки и куколки развиваются в семенах цветковых растений, преимущественно мотыльковых; многие виды — монофаги или олигофаги. Гороховая зерновка (*Bruchus pisorum* L., рис. 122, *Г*) сильно вредит гороху; фасолевая зерновка (*Acanthoscellides obtectus* Say) родом из Южной Америки вредит фасоли и другим бобовым, широко распространена с зараженным зерном и известна также в Европе и на юге СССР. В мировой фауне известно около 1 тыс. видов зерновок, некоторые из них являются объектами внешнего карантина, например китайская зерновка (*Callosobruchus maculatus* F.).

Семейство долгоносики, или *слоники (Curculionidae),* — жуки с вытянутой головой, образующей головотрубку, и обычно коленчатыми булавовидными усиками; головотрубку иногда называют хоботком, что неверно. Личинки мясистые, изогнутые, белого цвета, безногие (рис. 125, *Б*), куколки узнаются по обычно явственной головотрубке. Огромное семейство, известно до 40 тыс. видов; очень многие — существенные враги сельского и лесного хозяйства. По длине головотрубки и биологии различают две группы — длинноходотные и короткохоботные. Первые имеют длинную, цилиндрическую головотрубку, с помощью которой многие виды

погружают яйца в ткани растений, где и развиваются личинки. К длиннохоботникам относятся известные вредители — яблонный цветоед (*Anthonomus pomorum* L., рис. 124, *А*), клеверные семяеды (род *Apion*), вредящий желудям дуба желудевый долгоносик (*Curculio glandium* L., рис. 125), амбарный долгоносик (*Calandra granaria* L.), свекловичный долгоносик (*Bothynoderes punctiventris* Germ,); последний, однако, по биологии напоминает короткохоботников и, подобно им, откладывает яйца в почву, где живут и личинки. К короткохоботникам относятся клубеньковые долгоносики (род *Sitona*); их личинки питаются азотсобирающими клубеньками на корнях бобовых и тем самым снижают накопление азота в почве и в растении.

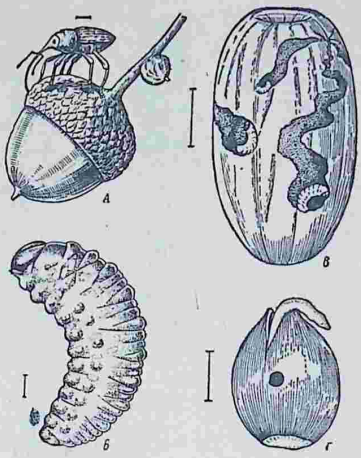


Рис. 125. Отряд жесткокрылые. Желудевый долгоносик (*Curculio glandium*) (по Воронцову): *А* — жук на желуде; *Б* — личинка; *В* — ход личинки в желуде; *Г* — выходное отверстие личинки

Семейство трубковерты (Attelabidae) — сходны с долгоносиками и прежде считались их подсемейством, отличаются неколенчатыми усиками, тело блестящее, голое, надкрылья с явственными эпиплеврами, почти четырехугольные. Личинки живут в свернутых в трубку листьях древесных пород, включая и плодовые (рис. 124, *Б*), в плодах и побегах. Черный березовый трубковерт (*Deporaus betulae* L.) свертывает листья березы в трубку, предварительно разрезав с боковых сторон пластинку листа до жилки по сложно изогнутой кривой; свертывается часть листа ниже надреза и в образовавшуюся трубку откладывается яйцо. Как оказалось, только при такой кривой надреза свернутая трубка не развернется; жук «решает» задачу из высшей математики — «построить эволюту по данной эвольвенте». Широко распространен ореховый трубковерт (*Apoderus coryli* L.), свертывающий в пакеты листья лещины, березы, ольхи (рис. 124, *Б*); личинка развивается в таких пакетах. В садах сильно вредят виды рода ринхитов — казарка (*Rhynchitus bacchus* L.), вишневый слоник (*Rh. auratus* Sc.) и другие представители рода. Казарка при откладке яйца вносит в плод споры гриба-возбудителя плодовой гнили,

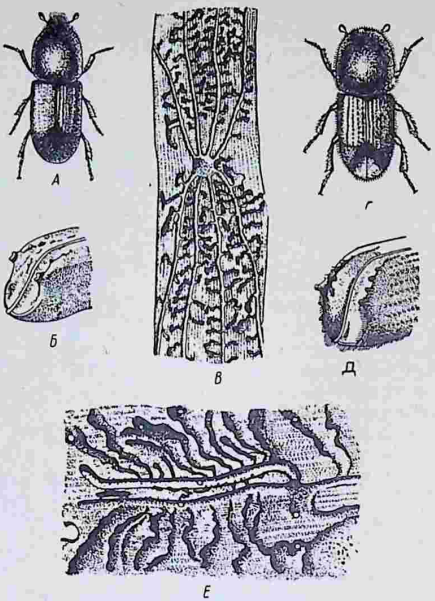


Рис. 126. Отряд жесткокрылые, семейство короеды (по Воронцову): *А* — вершинный короед *(Ips acuminatus)*; *Б* — его тачка; *В* — его ходы; *Г* — большой сосновый короед *(Ips sexdentatus)*; *D* — его тачка; *Е* — его ходы

способствуя распространению этой болезни; пораженные гнилью плоды имеют сниженный тургор и только в них возможно развитие личинки казарки.

Семейство короеды (Ipidae) — очень близко к долгоносикам и иногда считается лишь подсемейством последних, но резко отличается своей биологией и строением; тело цилиндрическое, усики с очень крупной булавой, головотрубка короткая, широкая или не выражена, переднеспинка большая, часто длиннее трети тела. Личинки безногие, изогнутые, мясистые, маленькие, обычно живут в ходах под корой деревьев, реже в их

древесине или толще коры, лишь немногие — в травянистых растениях. Для откладки яиц жуки прогрызают в коре отверстие, некоторые виды при этом выгрызают брачную камеру, где и происходит спаривание; в дальнейшем самка делает маточный ход, по бокам которого откладываются яйца, а вышедшие личинки делают свои, личиночные ходы, диаметр которых увеличивается с ростом личинки и удалением ее от маточного хода. Личиночные ходы заканчиваются куколочной колыбелькой, где происходит окукление и вылупляются жуки; многие виды для выхода наружу проделывают отверстие. Так возникают характерные ходы короедов, которые у разных видов отличаются своими деталями: числом маточных ходов, присутствием или отсутствием брачных камер, степенью заглубления в ствол дерева и пр. (рис. 126, *В, Е*). По ходам можно определять не только виды короедов, но и то, когда произошло заражение — на корню или уже срубленного, т. е. лежащего, дерева; по этому вопросу видный ученый энтомолог И. Я. Шевырев однажды выступал на суде как эксперт, что им описано в замечательной книге «Загадка короедов».

Многие виды жуков-короедов снабжены особым приспособлением для удаления из ходов образующейся при прокладке маточных ходов буровой муки: задний конец тела жука имеет широкое углубление с зазубренными краями — тачку (рис. 126, *Б, Д*), с помощью которой жук поднимает буровую муку вверх по маточному ходу и высыпает наружу через входное отверстие. Проделывая ходы, короеды сильно истощают и губят деревья, причиняя тем самым большой вред лесному хозяйству и в старых плодовых садах. Обычно короеды нападают уже на ослабленные деревья и нередко считаются вторичными вредителями, но могут заражать и вполне здоровые деревья. Борьба с ними очень трудна; решающее значение имеет культурное содержание лесных насаждений, быстрое удаление больных деревьев и всяких остатков после лесозаготовок и пр. Известными вредителями являются на сосне — стенограф, или большой сосновый короед (*Ips sexdentatus* Börn., рис. 126, *Г*), а также вершинный короед (*I. acuminatus* Gyll., рис. 126, *А*), на ели — типограф (*I. typographus* L.), на березе — березовый заболонник (*Scolytus ratzeburgi* Jans.), в садах — яблонный заболонник (*S. mali* Bechst.) и другие виды.

Отряд 25. Веерокрылые (Strepsiptera)

Мелкие насекомые с резким половым диморфизмом: самец свободноживущий, с сильно редуцированными до булавовидного придатка передними крыльями, задние крылья большие, веерообразные, усики 4—7-члениковые с придатком на 3-м членике, заднегрудь сильно развитая, самка

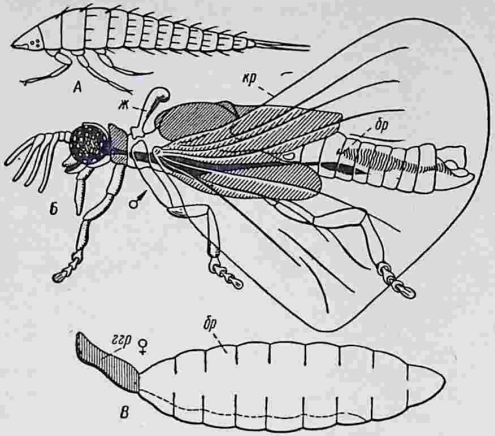


Рис. 127. Отряд веерокрылые. *А* — молодая личинка; *Б* — самец, схема строения; *В* — самка (по Веберу): *ж* — жужжальце, *кр* — заднее крыло, *ггр* — головогрудь, *бр* — брюшко

паразитирует в теле насекомых, червеобразная, лишена усиков и органов движения; превращение типа гиперметаморфоза.

Очень своеобразная небольшая группа насекомых, паразитирующих на жалоносных перепончатокрылых, клопах, прямокрылых, цикадовых и щетинохвостках. Известно всего около 300 видов; веерокрылые, обитающие в СССР почти не изучены. Самцы очень подвижны, живут непродолжительное время — до 3 дней, могут встречаться в гнездах пчел и ос, имеют редуцированные ротовые органы и не принимают пищу, передние крылья превращены в короткий придаток — жужжальца (рис. 127, *Б*). Самки лишены глаз и всех придатков, голова слита с грудью, поэтому тело подразделено лишь на небольшую головогрудь и мешковидное брюшко (рис. 127, *В*); лишь в семействе *Mengeidae* (паразиты щетинохвосток) взрослая самка ведет свободный образ жизни и еще сохранила неслитые вместе голову и брюшко. Брюшко самки погружено в тело хозяина, тогда как головогрудь свободна и торчит из сочленения между двумя сегментами. Самец оплодотворяет самку путем прокалывания стенки ее тела и хозяина и ввода спермы внутрь полости тела самки.

В теле самки из оплодотворенных таким путем яиц вылупляются личинки; эти личинки I возраста очень подвижны, имеют сегментированное тело, 3 пары ног и по общему облику напоминают триангулин жуков из семейства майковых (рис. 127, *А*). Попав на тело хозяина, личинка внедряется под его покровы, превращается в червеобразную личинку, растет и развивается; из образовавшейся куколки самца происходит вылет насекомого, тогда как появившаяся самка остается в теле хозяина. Представители богатого вида рода *Stylops* паразитируют в пчелах.

Несмотря на своеобразие биологии и строения тела, веерокрылые имеют черты сходства с жесткокрылыми — по резко выраженной крыловой заднемоторности, грызущему ротовому аппарату, гиперметаморфозу и типу личинок, сходных с личинками семейства майковых *(Meloidae)* и особенно с жуками семейства веерников *(Rhipiphordae)*; последние также имеют сильно уменьшенные надкрылья, ведут сходный паразитический образ жизни и развиваются с гиперметаморфозом.

НАДОТРЯД НЕЙРОПТЕРОИДНЫЕ (NEUROPTEROIDEA)

Ротовые органы типично грызущие. Крылья сетчатые, из сходно развитых двух пар, реже задняя пара менее развита. Все грудные сегменты свободные, с хорошо развитой переднегрудью. Личинки камподеовидные, без шелкоотделительных губных желез; куколка свободная и подвижная, без кокона, ее крылья с вполне развитыми трахеями.

Нейроптероидные внешне, именно по большим сетчатым крыльям, сходны с отрядом скорпионовых мух *(Mecoptera)* и прежде все совместно рассматривались как единый отряд сетчатокрылых *(Neuroptera)*. Однако скорпионовы мухи резко отличаются от нейроптероидных иным типом личинок, присутствием церков и другими признаками и более близки к высшим отрядам насекомых с полным превращением — чешуекрылым, двукрылым, перепончатокрылым и др., образуя совместно с ними надотряд мекоптероидных *(Mecopteroidea)*.

Подразделяются на 3 отряда — большекрылых, верблюдок и сетчатокрылых; эти отряды некоторыми современными авторами считаются лишь подотрядами одного отряда сетчатокрылых *(Neuroptera)*.

Отряд 26. Сетчатокрылые (Neuroptera)

Крупные, реже небольшие насекомые с гипогнатической головой, усики расположены между глазами, ветви жилок у края крыльев явственно раздвоены (если нет, тогда задняя пара развита по-иному, чем передняя), лапки 5-члениковые, предвершинные их членики не расширены, ли-

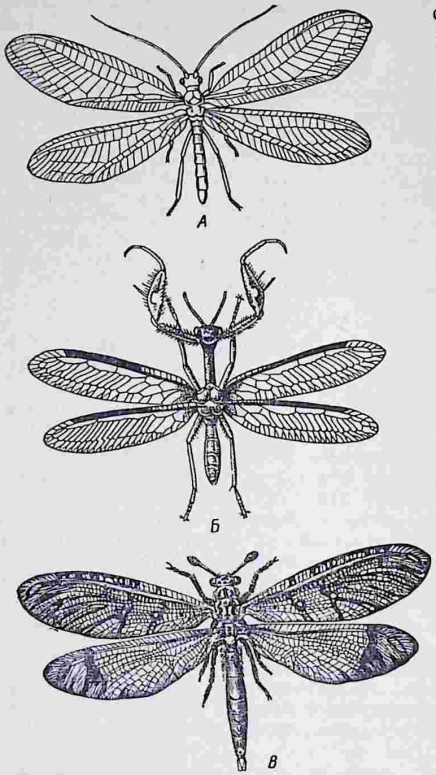


Рис. 128. Отряд сетчатокрылые (по Шарпу и др. из Кузнецова). *А* — золотоглазка *(Chrysopa)*; *Б* — мантиспа *(Mantispa)*; *В* — муравьиный лев из рода *Totateres*

чинки с удлиненными, приспособленными для сосания ротовыми органами.

По взрослой фазе довольно разнородные насекомые, но все они легко объединяются одним типом личинки. Последние не только типично камподеовидные, хищные, но имеют удлиненные, обычно серповидно изогнутые, острые, выступающие верхние и нижние челюсти (рис. 129, *В*). Верхняя пара челюстей имеет желобок вдоль нижней стороны, в который вкладывается лациния нижних челюстей, т. е. их внутренняя жевательная лопасть. Таким путем образуется пара несовершенных сосущих трубок, спереди переходящих в острие. Оба эти сосущих органа вонзаются в тело жертвы, и по желобку в ее тело изливается пищеварительный сок средней кишки; этим же путем происходит всасывание разжиженного пищеварительными соками внутреннего содержимого жертвы.

Отряд в современной его трактовке насчитывает около 3,5 тыс. видов и подразделяется на ряд семейств, объединяемых в несколько надсемейств. Мы рассмотрим лишь 4 семейства, представляющих наибольший интерес.

Семейство золотоглазки (Chrysopidae) — сравни-

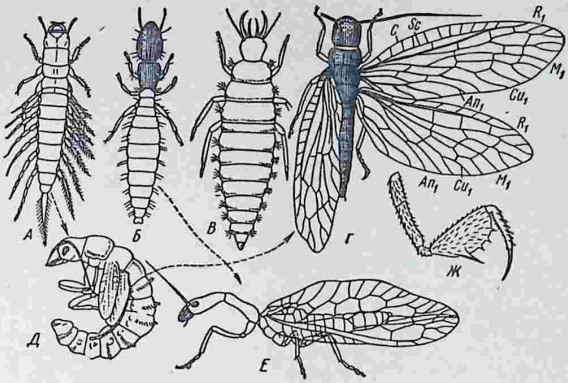


Рис. 129. Надотряд нейроптероидные (по Шванвичу). *А* — личинка большекрылых из рода вислокрылок *(Sialis)*; *Б* — личинка верблюдки *(Raphidia)*; *В* — личинка сетчатокрылых из рода золотоглазок *(Chrysopa)*; *Г* — взрослая вислокрылка *(Sialis)*, *Д* — ее куколка, *Е* — взрослая верблюдка *(Raphidia)*; *Ж* — нога сетчатокрылого мантиспы *(Mantispa)*

тельно небольшие насекомые с нежным телом, нитевидными усиками и одинаково развитыми обеими парами крыльев; личинки удлиненные, веретеновидные, сверху по бокам с пучками волосков на бугорках. Имаго нередко окрашены в зеленоватые тона, а в живом состоянии имеют отливающие золотом глаза. Яйца на стебельке, прикрепляются обычно группами на листе. Личинки питаются тлями; некоторые виды могут за свое развитие уничтожить 300—400 тлей и, несомненно, полезны как истребители последних. Наиболее обычен род золотоглазка *(Chrysopa,* рис. 128, *А*), крылатые особи которых нередко издают запах человеческого кала.

Семейство гемеробии (Hemerobiidae) — близко к золотоглазкам, отличаясь четковидными усиками, яйца лишены стебелька, личинки гладкие, без бугорков. Подобно золотоглазкам, личинки держатся на растениях, истребляют тлей, кокцид, клещей и пр. Один из представителей — симферобий (*Sympherobius amicus* Nav.) использовался в Средней Азии для борьбы с червецом Комстока.

Семейство мантиспы (Mantispidae) — резко отличается хватательными, как у богомолов, передними ногами (рис. 128, *Б*; 129, *Ж*). Распро-

странены только в теплом климате. У нас имеется несколько видов лишь на юге, в том числе обыкновенная мантиспа (*Mantispa styriaca* Poda); ее развитие сопровождается гиперметаморфозом, подвижная камподеовидная личинка проникает в яйцевой кокон пауков и питается яйцами и молодыми паучками, затем превращается в червеобразную неподвижную личинку.

Семейство муравьиные львы (Myrmeleontidae) — отличается крупным телом с короткими булавовидными усиками (рис. 128, *В*), личинки широкие, с зазубренными верхними челюстями. Взрослые внешне несколько сходны со стрекозами, но резко отличаются совокупностью морфологических признаков (булавовидные усики, слабо утолщенная грудь и пр.), а также слабым полетом и способностью крышеобразно складывать крылья в покое. Личинки живут на песчаных местах, каждая делает в песке конусообразную ямку и укрывается на ее дне, выставляя большие челюсти. Так она подстерегает добычу — муравьев и других насекомых, которые, пробегая по краю ямки, падают с осыпающимся песком на ее дно и здесь становятся добычей; пытающихся выбраться муравьев личинка сбивает песчинками, которые она подбрасывает головой. Один из наиболее широко распространенных видов — обыкновенный муравьиный лев (*Myrmeleon formicarius* L.), достигающий на северо-западе СССР Карельского перешейка.

Отряд 27. Верблюдки (Raphidioptera)

Средние или небольших размеров насекомые с крупной прогнатической ксади суженной головой, длинной узкой переднеспинкой, крылья с развитой птеростигмой, обе пары сходные по размеру, лапки с расширенным двухлопастным 3-м члеником, брюшко самки с явственным яйцекладом; личинки наземные, с грызущими ротовыми органами.

Верблюдки — небольшой отряд, насчитывающий всего лишь около 100 видов. Обитают в лесных местах; взрослые — открыто на деревьях, проворны, ведут хищный образ жизни, нападая на насекомых, особенно на тлей; личинки — обычно под корой, где также хищничают, истребляя, в частности, короедов. Наиболее широко распространен род *Raphidia* (рис. 129, *Б, Е*).

Отряд 28. Большекрылые (Megaloptera)

Крупные или средних размеров насекомые с крупной прогнатической почти квадратной головой, поперечной или умеренно удлиненной переднеспинкой, крылья без птеростигмы, обе пары сходные по размеру, лапки 5-члениковые, брюшко самки без яйцеклада; личинки водные, с грызущими ротовыми органами и наружными жабрами.

Небольшой, архаический отряд, прерывисто распространенный по всему земному шару. Взрослые (рис. 129, *Г*) держатся около водоемов, полет их несовершенный, довольно неуклюжий. Яйца откладываются кучками на водные и прибрежные растения или на камни. Вылупившиеся личинки спускаются в воду и ведут водный образ жизни, будучи активными хищниками; их трахейные жабры располагаются по бокам брюшка в числе 7 пар, расчленены и ошибочно могут быть приняты за ноги (рис. 129, *А*). Личинки обычного в северных областях рода вислокрылок (*Sialis*) живут в прудах и озерах и медленно текущих реках, с III возраста зарываются в грунт, линяют 10 раз; у других родов личинки могут жить и в быстро текущих водах, но тогда держатся под камнями. Пищей личинок служат личинки других насекомых, мелкие черви и пр.

НАДОТРЯД МЕКОПТЕРОИДНЫЕ (MECOPTEROIDEA)

Ротовые органы сосущие или измененного грызущего типа, реже типично грызущие. Крылья сетчатые или перепончатые, лишь у низших групп обе пары сходны между собой, большинство же с уменьшенной или редуцированной задней парой. Переднегрудь слабо развита, лишь в отряде *Mecoptera* свободная. Личинки в большинстве червеобразные или гусеницеобразные, нередко с губными шелкоотделительными железами; куколка покрытая, в пупарии или в коконе, если свободная, то крылья с недоразвитыми трахеями.

Сюда относятся разнообразные отряды как сохранившие некоторые примитивные черты (скорпионовы мухи, ручейники, некоторые чешуекрылые), так и достигшие высших ступеней морфологического и биологического прогресса (перепончатокрылые, двукрылые). Все отряды, несмотря на их разнообразие, несомненно, родственны между собой, что особенно проявляется в сходстве личинок: среди них нет вполне типичных камподеовидных представителей, полиподность, т. е. присутствие брюшных ног, наблюдается у ряда внешне несходных отрядов — скорпионовых мух, чешуекрылых и перепончатокрылых. Надотряд подразделяется на 6 отрядов — скорпионовых мух, ручейников, чешуекрылых, перепончатокрылых, блох и двукрылых. Впрочем, перепончатокрылых иногда выделяют в самостоятельный надотряд.

Отряд 29. Скорпионовы мухи, или мекоптеры (Mecoptera)

Умеренной величины или небольшие насекомые с длинными нитевидными усиками, голова обычно с вытянутым и опущенным вниз хоботообразным выступом, несущим грызущие ротовые органы, переднегрудь свободная, крылья сетчатые, обе пары сходны между собой, брюшко с

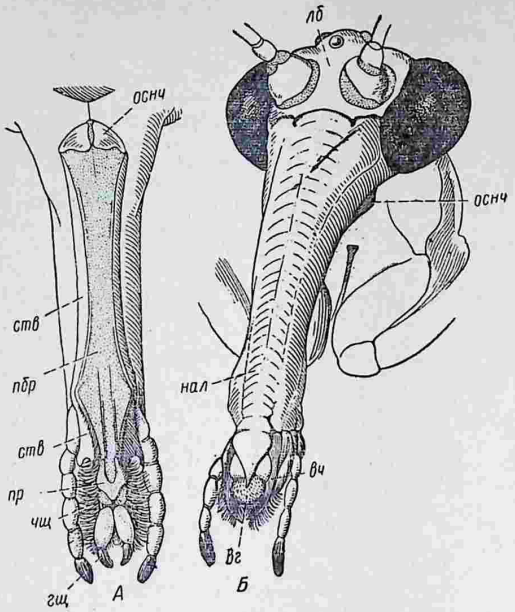


Рис. 130. Отряд скорпионовы мухи. Голова и ротовые части скорпионницы (*Panorpa*). *А* — ротовые части снизу; *Б* — голова и ротовые части сверху (по Веберу):
нижние челюсти: *оснч* — основной членик, *ств* — их стволик, *чщ* — челюстной щупик: н и ж н я я губа: *пбр* — подбородок, слитый с подподбородком, *пр* — пременту м, *гщ* — губной щупик, *лб* — лоб, *нал* — наличник, *вч* — верхние челюсти, *вг* — верхняя губа

парой коротких церков; личинки цилиндрические с тремя парами грудных ног, брюшные ноги есть или отсутствуют.

Небольшой отряд, включающий лишь около 300 видов. Очень характерной особенностью большинства представителей является строение головы. Наличник и верхняя губа удлинены, прикрывают сверху ротовые части; последние также сильно удлинены, но сохранили все основные черты грызущего ротового аппарата: верхние челюсти, нижние челюсти с галеей, лацинией и 5-члениковыми щупальцами и нижнюю губу, лишен-

ную язычков, но не утратившую щупалец. В частности, таким ротовым аппаратом обладает род скорпионниц *(Panorpa)*, названный так потому, что самцы, подобно скорпионам, загибают вверх конец брюшка со специализированными и утонченными сегментами.

В целом ротовые органы мекоптер имеют явную тенденцию к преобразованию в хоботок и иногда удлинены даже сильнее, чем у двукрылых (рис. 130). Это удлинение у некоторых представителей отряда сопровождается переходом к сосущей функции (у австралийской *Nannochorista)*, чем достигается сходство с низшими двукрылыми. Существенную особенность отряда составляют также личинки; они весьма напоминают гусениц чешуекрылых. Эти особенности отряда сочетаются с однородными сетчатыми крыльями, несовершенным бимоторным полетом, присутствием церков и другими признаками низкой организации; хорошо согласуется со сказанным и древнее происхождение отряда — первые мекоптеры появились уже в каменноугольном периоде. Таким образом, мекоптеры обладают двойственными чертами; с одной стороны, они имеют очень древнее происхождение и примитивную организацию, с другой — в них уже заложены некоторые свойства высших отрядов, в частности, двукрылых и чешуекрылых.

На это своеобразие скорпионовых мух впервые обратил внимание австралийский этомолог Р. Тилльярд; он объединил их с двукрылыми, чешуекрылыми и другими отрядами в так называемый панорпоидный (от *Panorpa)* комплекс. Последнему в настоящее время придается ранг надотряда, но этот надотряд лучше называть *Mecopteroidea* — по имени отряда, к которому относится род *Panorpa.*

Питание взрослых и личинок изучено недостаточно. Взрослые скорпионницы *(Panorpa)* питаются мертвыми и разлагающимися веществами животного происхождения — мертвыми насекомыми, падалью, пометом птиц, но также слизывают цветочный нектар или съедают сам нектарник и другие части цветков; указания на хищный образ жизни, видимо, неверны. Яйца откладываются обычно в почву, где живут и

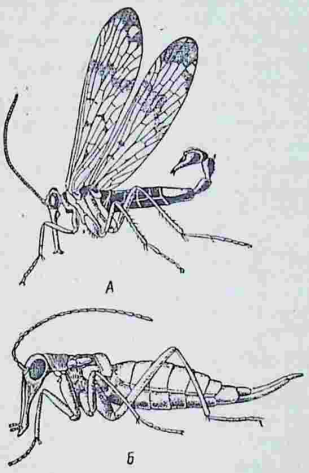


Рис. 131. Отряд скорпионовы мухи (по Шарпу). *А* — обыкновенная скорпионница *(Panorpa communis); Б* — ледничник *(Boreus hiemalis* L.)

и личинки. Последние, помимо грудных 3-члениковых ног, имеют нередко и 8 пар брюшных ног. Личинки питаются органическими остатками — детритом, мертвыми насекомыми, а в неволе успешно выкармливаются на свежем мясе. Окукление происходит в почве. Куколка свободная, способная к передвижению, если ее потревожить.

Наиболее обычный представитель отряда у нас — обыкновенная скорпионница (*Panorpa communis* L., рис. 131, *А*); встречается летом на кустах и деревьях, летает короткими, скачкообразными перелетами. Своеобразны ледничники (род *Boreus,* рис. 131, *Б*); они имеют недоразвитые крылья, встречаются осенью во мху или под камнями, иногда также зимой на тающем снегу.

Отряд 30. Ручейники (Trichoptera)

Небольшие или средних размеров молеподобные насекомые со щетинковидными усиками и двумя парами перепончатых, покрытых волосками, крыльев, ротовые органы мягкие, лишены верхних челюстей или имеют только их зачатки, нижние челюсти однолопастные, но с хорошо развитыми щупальцами; личинки водные с грудными ногами и паутинными железами, часто живут в трубчатых чехликах, куколки свободные, в конце жизни подвижные.

Сравнительно небольшой отряд, насчитывающий свыше 3 тыс. видов, в том числе в СССР около 300. По ряду признаков ручейники близки к чешуекрылым. Действительно, ротовые органы, как у типичных чешуекрылых, лишены верхних челюстей или имеют лишь их рудименты, а нижние челюсти вследствие редукции внутренней лопасти — лацинии — однолопастные. Крылья со сходным с чешуекрылыми, но более богатым жилкованием, с немногими поперечными жилками и вместо чешуек покрыты волосками (отсюда название ручейников — *Trichoptera,* т. е. власокрылые). Личинки подобно гусеницам, имеют пару длинных трубчатых шелкоотделительных желез, располагающихся по бокам пищеварительного канала, с общим выводным отверстием на нижней губе.

Вместе с тем ручейники обладают рядом своеобразных особенностей. Их ротовой аппарат снабжен челюстными щупальцами, а нижние челюсти тесно слиты с несколько удлиненной нижней губой; в целом он более приспособлен для слизывания воды или жидкой пищи и далек от хоботка чешуекрылых. Однако есть формы (род *Dipseudopsis*) с сильно вытянутыми полутрубчатыми нижними челюстями, но обе полутрубки еще не слиты в хоботок. В общем, ротовой аппарат слабый, несовершенный и обнаруживает признаки редукции или начальных этапов перехода к разным способам приема жидкости — путем слизывания или сосания. Вероятно, многие ручейники в течение короткой жизни взрослой фазы не принимают пищи или ограничиваются слизыванием капель дождя или

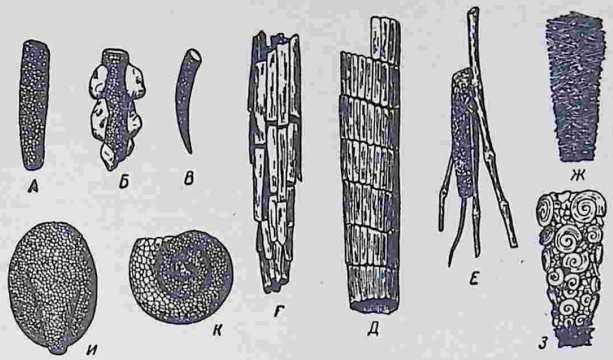


Рис. 132. Отряд ручейники. Формы чехликов личинок (по Ульмеру из Кузнецова). *А* — из песчинок *(Limnophilus)*; *Б* — из песчинок с камешками для груза *(Silo)*; *В* — из песчинок в виде рожка *(Leptocerus)*; *Г* — из частиц растений *(Nemotaulius)*; *Д* — из частиц растений, расположенных спирально *(Phryganea)*; *Е* — в виде колчана с нагрузкой *(Anabolia)*; *Ж* — из растительных частиц, расположенных поперечно *(Limnophilus)*; *З* — из камешков и раковинок *(Limnophilus)*; *И* — чашеобразный чехлик *(Thremma)*; *К* — улиткообразный чехлик *(Helicopsyche)*

росы. Характерный покров из волосков на крыльях резко отличает ручейников от чешуекрылых и других *Mecopteroidea*.

Своеобразны живущие в воде личинки. Они имеют хорошо развитые грудные ноги, нередко снабжены наружными жабрами и многие живут в трубчатых чехликах — домиках. Последние изготовляются из песчинок, мелких раковинок, частиц растений и других материалов, скрепленных паутинной (шелковидной) основой, либо делаются из чистой паутины; форма этих чехликов и идущий на их изготовление материал нередко характерны для вида или даже для родов и семейств (рис. 132). Различают два типа личинок — червеобразных (рис. 133, *В*) и условно камподеовидных. Первые имеют цилиндрическое тело, гипогнатическую голову и сходны с гусеницами бабочек, но лишены брюшных ног, имеют трахейные жабры и живут в передвижных трубчатых чехликах; эти личинки питаются различными растительными остатками или даже подземными частями растений и свойственны подотряду цельнощупиковых *(Integripalpia)*. Камподеовидные личинки имеют несколько уплощенное тело, прогнатическую голову, обычно лишены трахейных жабр и отличаются большей подвижностью; они свойственны подотряду кольчатощу-

пиковых *(Annulipalpia)*, в большинстве не делают передвижных домиков, некоторые устраивают из паутины ловчие сети, в которые попадают идущие в пищу мелкие животные и водоросли.

Куколки свободные, снабжены сильными верхними челюстями. Перед превращением в имаго куколка вскрывает челюстями свой чехлик, после чего всплывает на поверхность воды или выползает на сушу, где и происходит выход взрослого насекомого. Последние держатся обычно близ водоемов, живут недолго, днем малоподвижны и незаметны, но по вечерам нередко в массе кружатся над водой около берегов. Яйца откладываются в воду в виде икры, т. е. группами, склеенными студенистым веществом; могут откладывать яйца и на водные растения, с которых они легко смываются в воду дождем.

Характер водной среды в сильной степени влияет на состав личинок ручейников. В своей основе личинки ручейников реофилы, т. е. обитатели

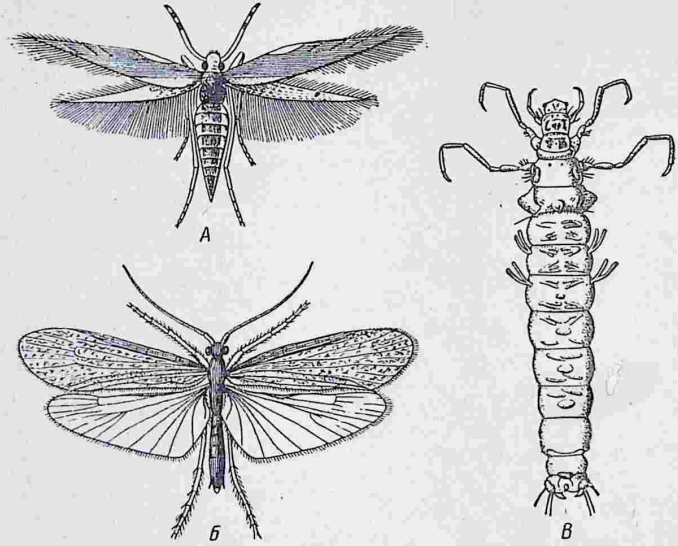


Рис. 133. Отряд ручейники (по Мак-Лэклену и Шарпу). *А* — представитель подотряда кольчатощупиковых из рода *Hydroptila*; *Б* — представитель подотряда цельнощупиковых из рода *Halesus*; *В* — червеобразная личинка из рода *Anabolia*

текучих водоемов, в том числе и быстрых горных потоков с их холодной, богатой кислородом водой. Обитатели стоячих водоемов среди этих насекомых в общем немногочисленны. Характерно и то, что личинки, как правило, не выносят загрязненных человеком вод и заселяют лишь естественные чистые воды. В целом личинки разных видов, родов и семейств отличаются тонкой избирательностью к температуре, кислородному режиму, химизму и другим свойствам водной среды и могут служить надежной основой для характеристики различных водоемов и их биоценозов.

Значение ручейников состоит в том, что их личинки наряду с личинками поденок и веснянок составляют важную часть пищи рыб; через посредство этих личинок происходит использование первичной биологической продукции водоема, которая в конечном счете превращается в промысловую фауну рыб. Некоторые виды известны как вредители поливного риса в Восточной Азии.

Отряд делится, по А. В. Мартынову, на 2 подотряда. Из них подотряд кольчатощупиковых (*Annulipalpia*, рис. 133, *А*) отличается вторичной кольчатостью вершинного членика челюстных и губных щупалец, слабо развитым или расширенным подглоточником (гипофаринксом) и камподеовидными личинками. Широко распространен род *Hydropsyche*, свойственный спокойно текущим равнинным рекам.

Подотряд цельнощупиковые (*Integripalpia*, рис. 133, *Б*) характеризуется нормальным вершинным члеником щупалец, большим гипофаринксом и червеобразными личинками (рис. 133, *В*). Генетически он более близок к чешуекрылым и представляет собой совсем другую, параллельную предыдущему подотряду и вместе с тем более высшую ветвь развития ручейников. Личинки ряда видов в Китае, Японии и у нас на Дальнем Востоке вредят поливному рису; например рисовый ручейник (*Limnophilus stigma* Curt.), широко распространенный в северной Евразии.

Отряд 31. Чешуекрылые, или бабочки (Lepidoptera)

Разнообразные по величине насекомые с двумя парами перепончатых крыльев, густо покрытых чешуйками, ротовые органы обычно лишены верхних челюстей, превращены в спирально закручивающийся (в покое) хоботок и, как правило, без челюстных щупалец; личинки наземные, в виде гусениц, снабжены шелкоотделительными железами и брюшными ногами, куколки обычно покрытые.

Один из самых крупных отрядов. К нему относится более 100 тыс. видов; в СССР, вероятно, водится до 12 тыс., хотя пока известно лишь около 8 тыс. видов. Размеры тела весьма различны — от мельчайших молей (3—8 *мм* в размахе крыльев) до крупнейших дневных бабочек, пав-

линоглазок и некоторых совок (до 20—28 *см* в размахе). Усики разнообразны; очень часто они нитевидные или щетинковидные, но в надсемействе дневных *(Papilionoidea)* они булавовидные, в семействе бражников *(Sphingidae)* обычно веретеновидные, в других случаях могут быть перистыми. Обычно у самцов усики развиты сильнее, чем у самок. Очень характерен ротовой аппарат. Как правило, он имеет вид длинного, в покое спирально завитого хоботка, приспособленного для высасывания нектара из цветков (см. рис. 10, *А*). Хоботок образован сильно измененными, удлиненными нижними челюстями; они, как у ручейников, лишены внутренней лопасти — лацинии, т. е. однолопастные, и в большинстве случаев утратили или имеют лишь рудиментарные щупальца. Нижняя губа недоразвита, но сохранила 3-члениcтые щупальца. Таким образом, в типичных случаях от сложного грызущего ротового аппарата остались у бабочек лишь однолопастные нижние челюсти, совместно преобразованные в сосательную трубку — хоботок, да губные щупальца. Но у низших форм, именно в семействе зубатых молей *(Micropterygidae)*, ротовые органы еще вполне грызущие с развитыми верхними челюстями и короткими двухлопастными нижними челюстями с длинными 5-члениковыми щупальцами (см. рис. 139); следовательно, здесь нет еще хоботка, и эти бабочки питаются пыльцой растений.

В связи с указанными особенностями некоторые авторы предлагали даже выделить зубатых молей в отдельный отряд *Zeugloptera*, но для этого нет достаточных оснований; существует постепенный переход от описанного состояния к типичному хоботку. Следует отметить, что ротовые органы у некоторых бабочек редуцированы, в связи с чем питание во взрослой фазе отсутствует, например, у представителей семейства коконопрядов *(Lasiocampidae)*, павлиноглазок *(Saturniidae)*, волнянок *(Lymantriidae)* и др.

Крылья бабочек (рис. 134) относительно очень велики, перепончатые, сплошь покрыты чешуйками, которые скрадывают жилкование. Чешуйки, впрочем, покрывают и тело, представляют собой сильно измененные и уплощенные волоски, разнообразны по форме (рис. 135) и содержат красящие пигменты, придающие окраску крыльям. В немногих случаях чешуйчатый покров крыльев может быть сильно сокращен и тогда крылья становятся в той или иной мере прозрачными; это характерно, например, для семейства стеклянниц *(Aegeriidae)*, которые внешне сходны с пчелами и осами. Самцы некоторых семейств имеют скопления особых ароматических чешуек, или андроконии. Окраска и рисунок крыльев достигают у бабочек исключительного разнообразия; пигментная окраска иногда дополняется или замещается оптической окраской, что особенно выражено у некоторых представителей семейства нимфалид *(Nymphalidae)*. В полете оба крыла работают объединенно, что достигается сцеплением передней пары с задней с помощью сцепляющих механизмов.

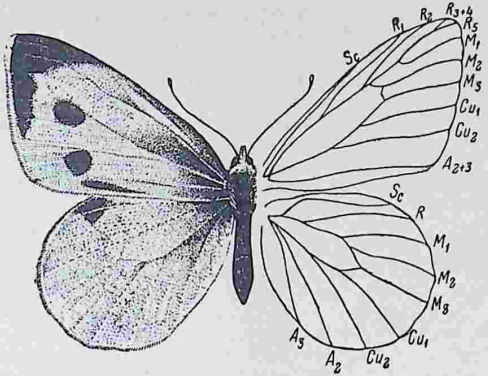


Рис. 134. Отряд чешуекрылые. Самка капустной белянки (*Pieris brassicae*) с удаленными на правых крыльях чешуйками и обозначенными жилками (по Богданову-Катькову)

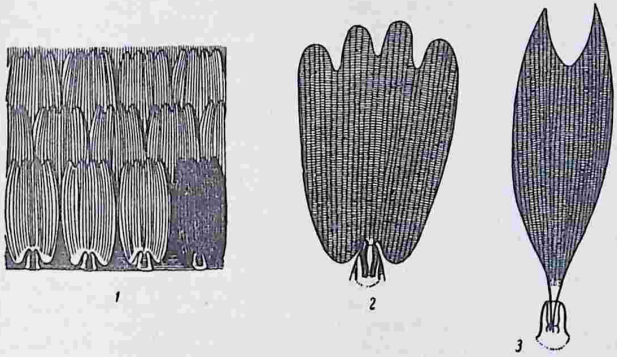


Рис. 135. Отряд чешуекрылые, чешуйки на крыльях (по Веберу): *1* — схема расположения чешуек, *2* — отдельная чешуйка нимфалиды из рода *Venessa*, *3* — то же у коконопряда из рода *Lasiocampa*

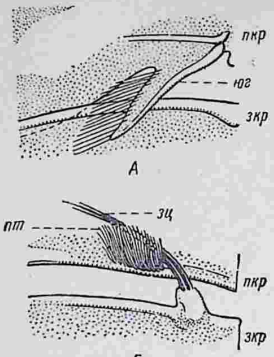


Рис. 136. Отряд чешуекрылые. Два типа сцепления крыльев. *А*—у низших сосущих *(Jugata); Б* — у высших сосущих *(Frenata)* (по Вебе-ру):

пкр — переднее крыло, *зкр* — заднее крыло, *юг* — югальный выступ переднего крыла, *пт* — петля на переднем крыле, *зц* — зацепка на переднем крае заднего крыла

У низших групп сосущих чешуекрылых таким механизмом считается узкий югальный выступ сзади у основания переднего крыла (рис. 136, *А*), который налегает как палец поверх переднего края заднего крыла; отсюда эти бабочки называются *Jugata*. У многих высших групп сцепление крыльев достигается с помощью зацепки *(frenulum)* — крепкой щетинки или их пучка у основания переднего края заднего крыла, которая цепляется за петлю — специальный вырост или группу щетинок на прилегающей части переднего крыла снизу (рис. 136. *Б*). Такие представители объединяются в высших сосущих чешуекрылых, или *Frenata*. Однако некоторые из них, например дневные (надсем. *Papilionoidea*), лишены зацепки, и скреплению крыльев помогает у них выступающий передний край заднего крыла, на который налегает задний край переднего крыла. Так или иначе бабочки являются функционально двукрылыми насекомыми.

Жилкование крыльев почти исключительно продольное (см. рис. 134). Только в центре или около середины крыла между радиусом (*R*) и кубитусом (*Cu*) расположена ломаная поперечная жилка, которая замыкает большую срединную, или дискоидальную, ячейку. У низших чешуекрылых (подотряды *Laciniata* и *Jugata*) передние и задние крылья сходны по размеру и жилкованию, тогда как у высших (подотряд *Frenata*) передние крылья становятся более или менее широкотреугольными, их передние жилки перемещаются к переднему, т. е. костальному краю; благодаря такой костализации жилкования происходит укрепление переднего края передних крыльев, испытывающего при полете наибольшее сопротивление воздуха. Следует отметить, что в немногих случаях самки некоторых видов имеют укороченные, не способные к полету крылья либо вовсе лишены их. У многих мелких форм, объединяемых под названием «молей», крылья обычно узки, но их гребная поверхность все же достаточно велика вследствие присутствия широкой бахромы, особенно по заднему краю. В целом строение и жилкование крыльев имеют очень большое значение в систематике чешуекрылых.

Брюшко на вершине специализовано в связи с половой функцией. У самца конец брюшка несет сложный копулятивный аппарат. Он состоит из серии копулятивных придатков, служащих для удержания самки при спаривании (пара боковых вальв, непарный крючковидный уникус и пр.) и копулятивного органа собственно, или эдеагуса, через который вводится сперма. Самка лишена истинного яйцеклада, но иногда концевые сегменты измельчены и образуют вторичный втяжной яйцеклад. Своеобразной особенностью большинства чешуекрылых является присутствие у самок двух половых отверстий: одно из них лежит на VIII стерните, ведет в половые пути и служит для спаривания, другое же располагается на IX стерните и служит для вывода яиц; эта группа чешуекрылых выделяется некоторыми как подотряд двупорых *(Ditrysia)*. В противоположность им немногие низшие группы сохранили, подобно другим насекомым, одно половое отверстие и обозначаются как однопорые *(Monotrysia)*.

Из особенностей внутреннего строения следует отметить отсутствие мышечного желудка и ответвленный от передней кишки пищевой резервуар — зоб. Нервная система не концентрирована, ее брюшная цепочка состоит из 6—9 узлов. Яичники обычно содержат по 4 яйцевых трубочек политрофического типа, но у низших групп число последних может быть увеличено до 6, 10 и даже 20. Очень характерно для половой системы самки присутствие совокупительной сумки, открывающейся у двупорых своим отдельным отверстием; при спаривании в нее с помощью эдеагуса вводится семя.

Яйца откладываются чаще всего на растения одиночно или группами, имеют разную форму и различаются по структуре хориона и другим признакам; поэтому определение видов или родов возможно и по фазе яйца.

Личинки чешуекрылых называются гусеницами (рис. 137), имеют цилиндрическое тело, 3 пары грудных и обычно 5 пар брюшных ног; но в немногих случаях число брюшных ног сокращается до 2—3 пар, что характерно для семейства пядениц *(Geometridae)* и некоторых совок *(Noctuidae)*, либо увеличивается до 7—8 пар, как у некоторых низших групп. Иногда ноги слабо развиты или отсутствуют, что свойственно гусеницам, делающим в листьях мины или живущим в чехликах. Брюшные ноги на своей подошве несут венец из крючьев (рис. 138, *В, Г*), помогающих удерживанию тела на субстрате; эти крючья образуют либо полный венец, т. е. замкнутое кольцо, либо неполный венец. Голова (рис. 138, *А*) несет сильно развитые жвалы, а на нижней губе открывается отверстие парной шелкоотделительной железы. Поверхность тела либо гладкая, либо в бородавках, шипах или густых волосках. Но и при гладкой коже на ней всегда есть строго фиксированные на определенных местах волоски. Хетотаксия гусениц, т. е. состав и расположение волосков на их теле, а также число и строение брюшных ног, имеют сущест-

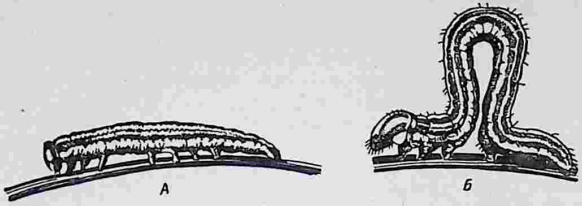


Рис. 137. Отряд чешуекрылые. Два основных типа гусениц (по Эшериху):

А — с полным набором брюшных ног (сосновая совка — *Panolis flammea*), *Б* — с двумя парами брюшных ног (сосновая пяденица — *Bupalis piniarius*)

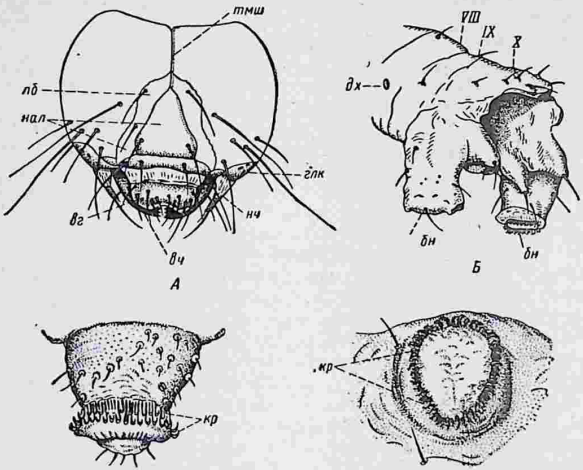


Рис. 138. Отряд чешуекрылые. Детали строения тела гусениц. *А* — голова спереди; *Б* — конец брюшка гусеницы пяденицы *Biston*; *В* — брюшная нога гусеницы березового шелкопряда (*Endromis*), сбоку; *Г* — брюшная нога древоточца пахучего (*Cossus cossus*), снизу (по Кузнецову):

тмш — теменной шов, *лб* — лоб, *нал* — наличник, *глк* — глазок, *вг* — верхняя губа, *вч* — верхние челюсти, *нч* — нижние челюсти, *дх* — дыхальце, *бн* — брюшные ноги, *кр* — венец из крючьев

венное значение в диагностике чешуекрылых по гусеницам. Среди гусениц намечаются ряд биологических групп. Большинство их ведет свободный, или открытый образ жизни, но некоторые являются почвообитающими (например, подгрызающие совки), другие живут в сплетенных и свернутых листьях и образуют группу листовертов, третьи являются плодожорками, или карпофагами, так как живут в плодах; особую группу образуют минеры, делающие ходы в листьях, далее ксилофаги, живущие и делающие ходы в древесине, и галлообразователи.

Куколка обычно неподвижная, покрытая (см. рис. 58, *Б*), все ее придатки слиты с телом. Но у некоторых низших групп куколка свободная, с подвижными челюстями, с помощью которых она проделывает отверстие в коконе и даже выбирается наружу. Окукление происходит обычно не там, где жила и питалась гусеница, у многих видов — в почве; открыто расположенные куколки часто находятся в коконах, изготовленных из шелка с примесью других веществ, реже из чистого шелка.

Годичный цикл чешуекрылых разнообразен. Многие являются моновольтинными, другие развиваются в нескольких поколениях в году, а у развивающихся в древесине видов наблюдается двух-трехлетняя генерация. Зимовка происходит часто в фазе куколки, но у некоторых видов возможна в фазе яйца, гусеницы или взрослого насекомого. По пищевому режиму чешуекрылые — растениеядные насекомые; взрослые питаются нектаром цветков и участвуют в опылении растений, а гусеницы грызут ткани растений и могут сильно вредить. Лишь немногие представители уклоняются от этой схемы. Таковы гусеницы — кератофаги у некоторых молей, повреждающие меха и шерстяные изделия, а также гусеницы вощинной огневки (*Galleria mellonella* L.), живущей за счет воска и вредящей пчеловодству; есть также немногие хищные гусеницы, истребляющие кокцид. Следует также напомнить о зубатых молях, бабочки которых питаются цветочной пыльцой. Сказанным определяется значение чешуекрылых в природе и для человека; следует лишь отметить важнейшую полезную роль ряда видов, доставляющих человеку шелк.

Систематика чешуекрылых за свою историю претерпела много изменений и до сих пор еще не стабилизировалась. Долгое время их делили на две группы — мелких *(Microlepidoptera)* и крупных *(Macrolepidoptera)*, но это деление искусственно. Целесообразно отряд подразделить на 3 подотряда.

Подотряд челюстные *(Laciniata)*. Ротовые органы жующего типа с развитыми жвалами и двулопастными нижними челюстями с длинными 5-члениковыми щупальцами (рис. 139). Гусеница с 8 парами брюшных ног с коготками на конце, куколка свободная с подвижными жвалами. Единственное семейство — зубатые моли *(Micropterygidae)* включает очень мелких бабочек (6—15 *мм* в размахе крыльев), питающихся цветочной пыльцой. Жилкование их крыльев сходно с цельнощу-

пиковыми ручейниками, но гусеницы больше напоминают личинок скорпионовых мух. Несомненно, это очень древняя, уцелевшая до наших дней реликтовая группа, наглядно свидетельствующая о начальном периоде эволюции отряда чешуекрылых и поэтому крайне интересная в научном отношении. В нашей фауне обитают представители рода *Micropteryx*, гусеницы которого питаются мхами, т. е. очень древними растениями.

Подотряд низшие сосущие, или равнокрылые *(Jugata)*. Ротовые органы, если развиты, сосущие, верхние челюсти отсутствуют или рудиментарны, нижние челюсти без внутренней лопасти, превращены в хоботок, но со щупальцами. Передняя и задняя пары крыльев сходны по форме и жилкованию, радиальная жилка задних крыльев разветвлена; сцепление крыльев с помощью югального выступа (рис. 136, *А*). Гусеницы с 5 парами брюшных ног и кольцом подошвенных крючьев на них или безногие, куколки свободные или полусвободные. Также примитивная и древняя группа, сохранившая однородные крылья без костализации жилкования на передней паре. Наиболее обширное семейство — тонкопряды *(Hepialidae)* с крупным или очень крупным телом, ротовые органы рудиментарны; обильно представлено в Австралии. У нас обычен род тонкопрядов *(Hepialus)*; в частности, широко распространен хмелевый тонкопряд *(H. humuli* L.), гусеница которого живет в земле и повреждает корни хмеля, моркови и других растений.

Подотряд высшие сосущие, или разнокрылые *(Frenata)*. Ротовые органы, если развиты, типично сосущие (см. рис. 10, *А*), челюстные щупальца отсутствуют или сохранились лишь у низших форм. Обе пары крыльев различны по форме и жилкованию: передняя пара с

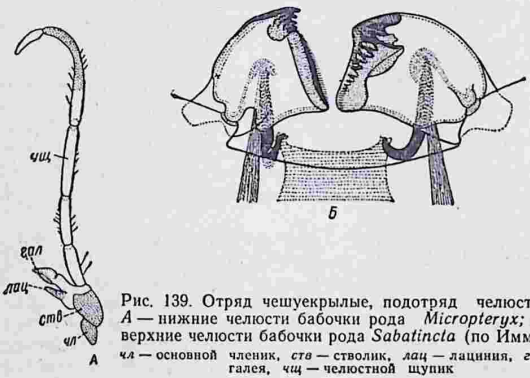


Рис. 139. Отряд чешуекрылые, подотряд челюстные. *А* — нижние челюсти бабочки рода *Micropteryx; Б* — верхние челюсти бабочки рода *Sabatincta* (по Иммсу): *чл* — основной членик, *ств* — стволик, *лац* — лацинии, *гал* — галея, *чщ* — челюстной щупик

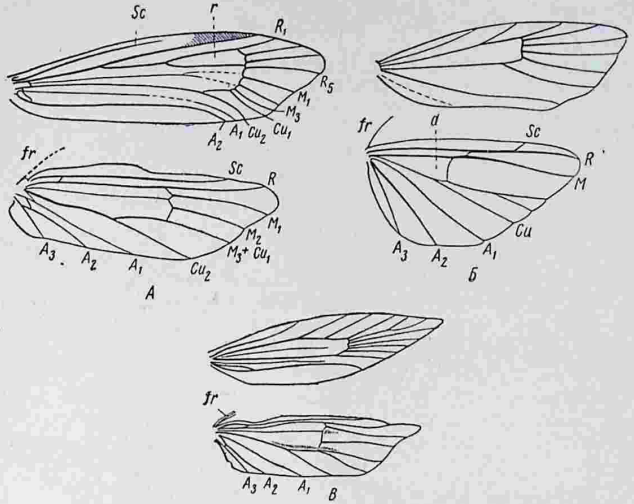


Рис. 140. Отряд чешуекрылые. Особенности крыльев и жилкования *Microfrenata*. *А* — семейство горностаевые моли *(Hyponomeuta)*; *Б* — семейство огневки *(Ephestia)*; *В* — семейство выемчатокрылые моли (по Шпулеру): *r* — радиальная ячейка, *fr* — зацепка, *d* — дискоидальная ячейка

тенденцией к костализации жилок, задняя пара с меньшим числом жилок и имеет упрощенный радиус — в виде одиночной жилки; сцепление крыльев с помощью зацепки (frenulum) либо она утрачена. Сюда относится основная масса чешуекрылых, состоящая более чем из 70 семейств; семейства объединяются в ряд надсемейств, и весь подотряд делят на две группы: мелкие разнокрылые *(Microfrenata)* и крупные разнокрылые *(Macrofrenata)*. Однако подразделение на семейства, надсемейства и другие группы недостаточно разработано и еще не стабилизировалось; поэтому в дальнейшем тексте подразделение на надсемейства приводится не всегда.

Группа мелкие разнокрылые *(Microfrenata)* — мелкие бабочки (размах крыльев обычно не более 20—25 *мм*), задние крылья с 3 анальными жилками (A_1—A_3) либо с длинной бахромой; гусеницы часто живут скрыто, их брюшные ноги, если развиты, с полным венцом

подошвенных крючьев (рис. 138, *Г*) или они расположены в виде подковы.

Надсемейство молеподобные (Tineoidea) отличается узкими крыльями с длинной бахромой на задних крыльях либо крылья частью прозрачные; голова часто с торчащими чешуйками. Приводятся 3 семейства.

К *семейству настоящих молей (Tineidae)* относятся такие бытовые вредители, как платяная (*Tinea pellionella* L.) *и мебельная* (*Tineola biselliella* Humm.) моли, повреждающие шерстяные изделия, меха и коллекции; в амбарах зерну хлебных злаков вредит амбарная моль *(Tinea granella* L.*)*.

Семейство горностаевые моли (Hyponomeutidae) — бабочки обычно с разветвленным радиусом передних крыльев с образованием радиальной ячейки (рис. 140, *А*); сюда относятся яблонная *(Hyponomeuta malinellus* Zell., рис. 141, *А*) и сходная с ней черемуховая (*H. evonymellus* L.) моли, их гусеницы объедают листья соответственно яблони или черемухи, оплетая их паутиной. Капусте и другим крестоцветным сильно вредит капустная моль (*Plutella maculipennis* Curt.), иногда выделяемая

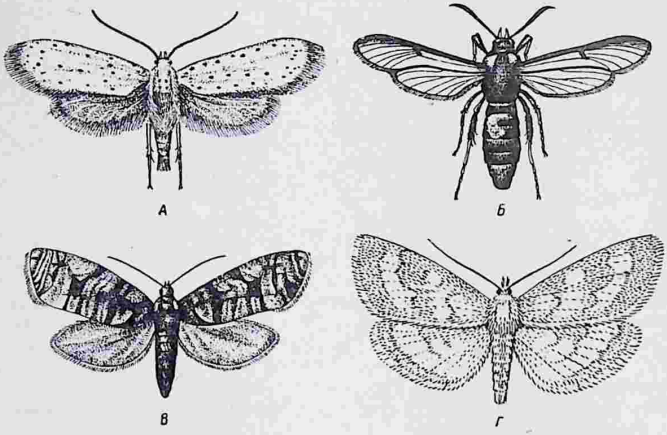


Рис. 141. Отряд чешуекрылые. Представители разных семейств *Microfrenata* (по Богданову-Катькову, Клаусу, Эшериху и ориг.). *А* — яблонная моль *(Hyponomeuta malinellus); Б* — тополевая стеклянница *(Aegeria apiformis); В* — побеговыон *(Evetria); Г* — стеблевой мотылек *(Ostrinia nubilalis)*, самка

в отдельное семейство; в тропиках этот вид может давать более 10 поколений в год. К большому семейству *выемчатокрылых молей (Gelechiidae)* с заостренным передним углом задних крыльев (рис. 140, *В*) относятся такие известные вредители, как хлопковая (*Pectinophora gossypiella* S.) и картофельная (*Phthorimaea operculella* Zell.) моли, находящиеся под строгим карантинным контролем во избежание завоза их в СССР; близкий родич хлопковой моли — мальвовая моль (*Pectinophora malvella* Hb.) сильно вредит хлопчатнику на юге Закавказья, а зерновая моль (*Sitotroga cerealella* Ol.) — хранимому в амбарах зерну злаков.

Семейство стеклянницы (Aegereidae) — насекомые имеют прозрачные крылья с чешуйками только по краям, вследствие чего бабочки сходны с пчелами или осами (рис. 141, *Б*); гусеницы под корой и в древесине делают ходы и могут сильно вредить, например смородинная *(Synanthedon tipuliforme* Cl.) или тополевая (*Aegeria apiformis* Cl., рис. 141, *Б*) стеклянницы.

Семейство листовертки (Tortricidae) отличается от надсемейства молеподобных более широкими удлиненно-треугольными передними крыльями, часто с поперечно обрубленной вершиной, задние крылья удлиненно-овальные, без длинной бахромы (рис. 141, *В*); дискоидальная ячейка передних крыльев не прорезана срединной жилкой (*М*), субкоста (*Sc*) задних крыльев не слита с радиусом (*R*), в покое крылья складываются кровлеобразно; гусеницы обычно живут в свернутых листьях или в плодах. Свыше 5 тыс. видов, преимущественно в умеренном климате, многие связаны с древесными растениями. Плодам яблони сильно вредит яблонная плодожорка (*Laspeyresia pomonella* L.) и на Дальнем Востоке — восточная плодожорка *(Grapholitha molesta* Busck.), зерна гороха в бобах повреждает гороховая плодожорка (*G. nigricana* St.), ягоды виноградной лозы выедает гроздевая листовертка (*Polychrosis botrana* Schiff.); листья дуба сильно объедает дубовая листовертка *(Tortrix viridana* L.), а побегам сосны вредят различные виды побеговьюнов (*Evetria,* рис. 141, *В*).

Семейство древоточцы (Cossidae). Средней величины или крупные бабочки (размах крыльев 23—110 *мм* и больше), дискоидальная ячейка обеих пар крыльев прорезана жилкой *М*, задние крылья значительно короче передних, усики нередко перистые, хоботок недоразвит. Гусеницы живут в стволах и ветках деревьев, типичные ксилофаги, некоторые сильно вредят, ослабляя деревья и портя древесину. Широко распространен древоточец ивовый, или пахучий (*Cossus cossus* L., рис. 142), крупная красная или розовая гусеница которого делает в стволе плодовых и лесных деревьев ходы, тем самым сильно вредит; пораженное дерево издает запах уксуса.

Семейство огневки (Pyralidae). Бабочки с тонким телом и относительно длинными ногами, передние крылья обычно косотреугольные, задние —

коротко овальные, со слитыми частью или полностью жилками *Sc* и *R* (рис. 140, *Б*); в покое крылья складываются обычно плоским треугольником. Бабочки прилетают на свет, отсюда и название семейства. Включает несколько тысяч видов с разнообразной биологией. Внешне и по некоторым признакам являются переходными к группе крупных разнокрылых (*Macrofrenata*). Некоторые виды сильно вредят. Луговой мотылек (*Loxostege sticticalis* L.,) — многоядный вредитель, прежде особенно сильно повреждал сахарную свеклу и другие пропашные; гусеницы при недостатке пищи могут передвигаться большими массами. Стеблевой мотылек *Ostrinia* (прежде *Pyrausta*) *nubilalis* Hb. (рис. 141, *Г*) также многояден; его гусеницы живут в стеблях крупностебельных растений (конопля, хлопчатник, просо, кукуруза и др.), а также портят початки кукурузы; завезен из Европы в Северную Америку, где очень вредит. В ульях может вредить вощинная огневка (*Galleria mellonella* L.).

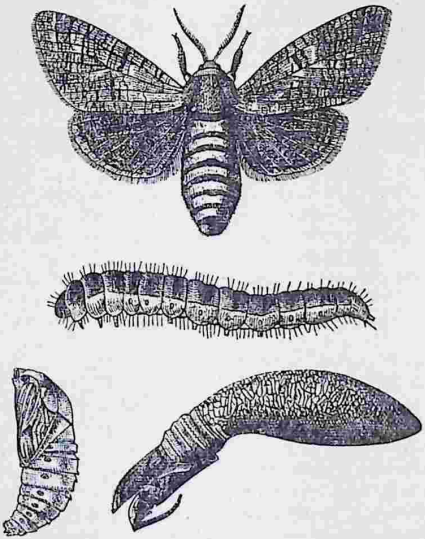


Рис. 142. Отряд чешуекрылые. Древоточец пахучий (*Cossus cossus*): бабочка, гусеница, куколка и кокон с высунувшейся шкуркой гусеницы (по Кеппену)

Группа крупные разнокрылые *(Macrofrenata)* — крупные или средних размеров (размах крыльев обычно более 30 *мм*) , задние крылья лишь с 1—2 анальными жилками, без A_1 (см. рис. 134), длинной бахромы нет; гусеницы обычно живут открыто, их брюшные ноги на подошве обычно с продольным рядом крючьев.

Надсемейство булавоусые, или *дневные* (*Papilionoidea,* или *Rhopalocera),* отличается булавовидными усиками, крылья утратили зацепку, часто яркой окраски, в покое обычно приподнимаются вверх, обнаруживая окраску нижней поверхности. Бабочки ведут дневной образ жизни и поэтому больше всех других групп отряда бросаются в глаза и заметны. Известно до 13 тыс. видов, особенно обильны в тропиках; в СССР лишь около 700 видов. Подразделяются на несколько семейств.

Семейство нимфалиды (Nymphalidae) наиболее богато видами. Представители этого семейства отличаются недоразвитыми передними ногами бабочек, куколка повисает головой вниз (рис. 143). Наиболее обычный род — углокрыльница *(Vanessa),* к которому относятся многие наши виды, в том числе крапивница (*V. urticae* L.) и многоцветница (*V. polychloros* L., рис. 143). Известная бабочка-двуцветница (*Araschnia levana* L.) отличается сезонным диморфизмом; весеннее поколение рыжеватой окраски (forma *levana*), а летнее — черной (f. *prorsa,* см. стр. 173). В тропиках Юго-Восточной Азии водятся листоподобные *Kallima*; при посадке на ветку они делаются похожими на лист.

Семейство белянки (Pieridae) — у бабочек обычно белые или желтые крылья, куколки прикрепляются задним концом тела и подпоясаны еще шелковой нитью (рис. 144). Сюда относятся известные вредители капусты, брюквы и других крестоцветных — капустница (*Pieris brassicae* L., рис. 134) и репница (*P. rapae* L.) Плодовым деревьям вредит боярышница (*Aporia crataegi* L., рис. 144).

Семейство парусники (Papilionidae) — крупные красивые бабочки, к которым принадлежат наши махаон (*Papilio machaon* L.) и аполлон (*Parnassius apollo* L.); родичи махаона — представители рода хвостоносцев *(Papilio)* обильны в тропиках, несколько видов распространены на Дальнем Востоке.

Надсемейство шелкопрядовые (Bombycoidea). Бабочки отличаются перистыми, особенно у самца, усиками, обычно недоразвитым хоботком, крылья без зацепки, только с 2 жилками *Cu*; куколка в коконе. Подразделяется на несколько семейств, из которых некоторые иногда выделяются в самостоятельные надсемейства. Приводятся 3 семейства.

Семейство шелкопряды (Bombycidae) включает известного тутового шелкопряда (*Bombyx mori* L., рис. 145), разводимого для получения из коконов натурального шелка; шелководство как отрасль хозяйства существует в Китае с глубокой древности и в начале средних веков проникло в Европу.

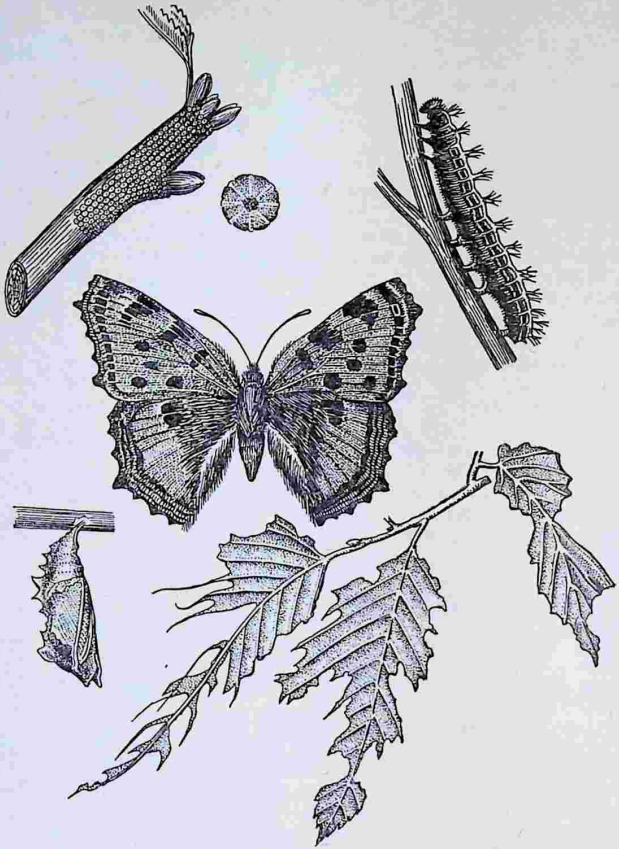


Рис. 143. Отряд чешуекрылые. Многоцветница *(Vanessa polychloros)*: бабочка, кладка яиц на древесной ветке и одно яйцо, гусеница висящая куколка и поврежденные листья вяза (по Богданову-Катькову)

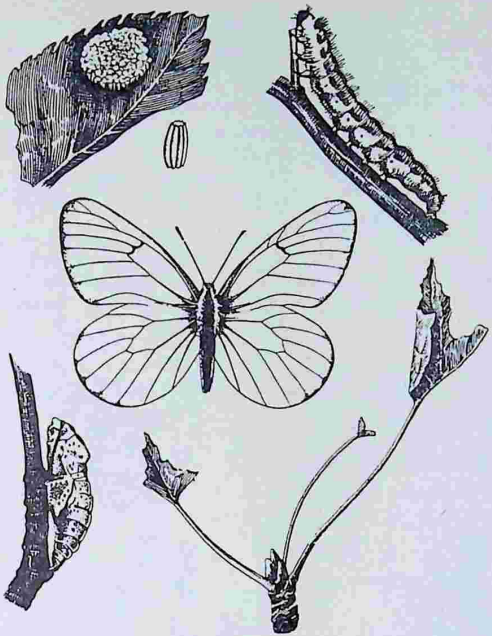


Рис. 144. Отряд чешуекрылые. Боярышница *(Aporia crataegi)*: бабочка, кладка яиц на листе и одно яйцо, гусеница, подпоясанная куколка и повреждение (по Богданову-Катькову)

Семейство павлиноглазки (Saturniidae) — крупные или гигантские бабочки с глазчатым пятном на каждом крыле, куколка в шелковом коконе. Ряд видов разводится для получения шелка, например китайский дубовый шелкопряд (*Antheraea pernyi* G.-M.) дает особый сорт шелка — чесучу. Крупнейшая бабочка нашей фауны — грушевая сатурния (*Saturnia pyri* Schiff.) достигает в размахе 18 *см*, а ее гусеница — 13 *см* длины; к этому семейству относится и одна из самых крупных бабочек мира — *Attacus atlas* L. (до 25 *см* в размахе).

Семейство коконопряды (Lasiocampidae) отличается присутствием не менее двух добавочных жилок на переднем крае задних крыльев; включает ряд серьезных вредителей. К ним относится кольчатый шелкопряд (*Malacosoma neustria* L., рис. 146), названный так потому, что откладывает группу яиц на тонких ветвях в виде кольца; гусеницы сильно вредят плодовым и другим лиственным деревьям. Сосновый (*Dendrolimus pini* L.), а в Сибири сибирский (*D. sibiricus* Tschtv.) шелкопряды сильно вредят хвойным, оголяя иногда леса на тысячах квадратных километров. Мадагаскарский шелкопряд (*Borocera madagascarensis* Boisd.) культивируется для получения шелка.

Семейство бражники (Sphingidae) иногда объединяется в особое надсемейство с частью предыдущих семейств, но в действительности составляет самостоятельное надсемейство. Отличается веретеновидными усиками, длинным хоботком, сильным обтекаемым телом с конически

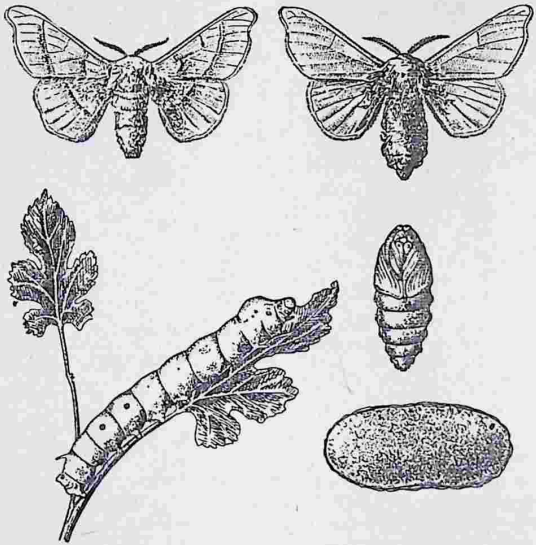


Рис. 145. Отряд чешуекрылые. Тутовый шелкопряд (*Bombyx mori*): бабочки (слева самец, справа самка), гусеница, куколка и кокон (по Богданову-Катькову)

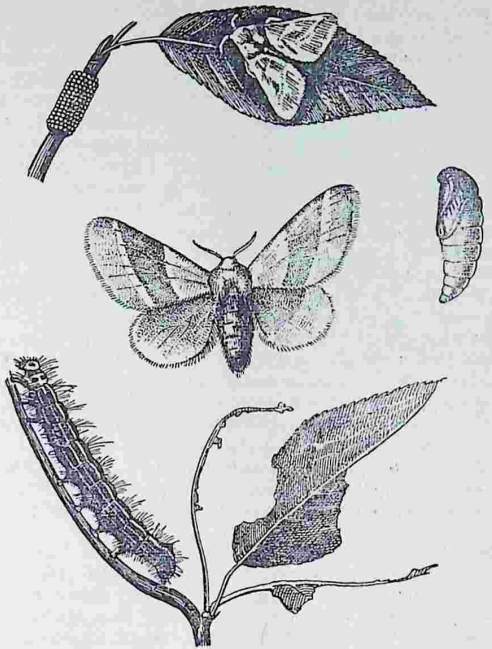


Рис. 146. Отряд чешуекрылые. Кольчатый шелкопряд *(Malacosoma neustria):* бабочка (с расправленными крыльями и сидящая на листе), кладка яиц на ветке, гусеница, куколка и повреждение (по Богданову-Катькову)

заостряющимся сзади брюшком и длинными, хорошо скрепленными зацепкой крыльями, из которых задняя пара заметно короче передней; гусеницы несут сверху на VIII сегменте брюшка роговидный отросток (рис. 147). Бабочки обладают быстрым и совершенным полетом, при расправленных крыльях напоминают современный скоростной самолет; летают вечерами, высасывают нектар, обычно не садясь на цветки. Бражник мертвая голова (*Acherontia atropos* L.) имеет на спине рисунок, по-

хожий на череп; бабочка иногда забирается в ульи сосать мед. Сосновый бражник (*Sphinx pinastri* L., рис. 147) незначительно вредит сосне.

Семейство пяденицы (Geometridae) относится к самостоятельному надсемейству, бабочки отличаются стройным телом, обычно с развитым хоботком, крылья широкие, в покое лежат обычно плоско, сверху часто с серией поперечных полос, зацепка развита, задняя пара всего с 7—8 продольными жилками; гусеницы обычно имеют только 2 пары брюшных ног, поэтому передвигаются большими «шагами» (см. рис. 137, *Б*) и быстрее других гусениц. Громадное семейство, насчитывающее до 12 тыс. видов, из них в СССР около 1,5 тыс. Среди бабочек и особенно гусениц сильно развит криптизм; неподвижные бабочки на коре дерева становятся мало заметными, а гусеницы часто укрепляются на ветке с помощью одних задних ног, вытянув свое тело под углом, и становятся похожими на ветки или сучки. Многие виды связаны с древесно-кустарниковыми растениями, есть ряд серьезных вредителей. Зимняя пяденица (*Operophthera brumata* L., рис. 148) отличается укороченными крыльями самки, самец летает в октябре — ноябре, а на юге даже в декабре, гусеница сильно объедает почки и листья плодовых деревьев. Сосновым насаждениям сильно вредит сосновая пяденица (*Bupalus piniarius* L.).

Надсемейство совкообразные (Noctuoidea) отличается характерным признаком — основание средней медиальной жилки (M_2) на передних крыльях сильно приближено к основанию задней медиальной (M_3, рис. 149), зацепка хорошо развита, в покое крылья складываются кровлеобразно. Самое высшее надсемейство, включает несколько важных семейств.

Семейство совки (Noctuidae) — хоботок развит, передние крылья обычно с характерным рисунком совок, состоящим из 5 тонких волнистых поперечных полос и 3 срединных пятен (круглого — в дискоидальной ячейке, почковидного — на поперечной жилке и клиновидного — позади дискоидальной ячейки); гусеницы обычно голые, куколка часто в земле. Самое большое в отряде семейство, насчитывает, вероятно, не менее 20 тыс. видов, из них в СССР более 2 тыс. Отличаются большой плодовитостью, многие виды сильно вредят растениям. Среди гусениц намечаются следующие 3 морфо-биологические группы: подгрызающие, надземные и пяденицеобразные. Гусеницы подгрызающих, или земляных, совок живут в почве, подгрызая подземные и прикорневые части растений; отличаются гладкой кожей и тем, что лобный треугольник длиннее теменного шва. Сюда относятся озимая совка (*Agrotis segetum* Schiff.), сильно вредящая осенью всходам озимых, а на юге также сахарной свекле и другим культурам. Надземные совки живут на надземных частях растений, лобный треугольник у них короче теменного шва либо тело покрыто мелкими шипами. Из них капустная совка (*Barathra brassicae* L.) повсеместно вредит капусте, серая зерновая совка (*Apamea sordida*

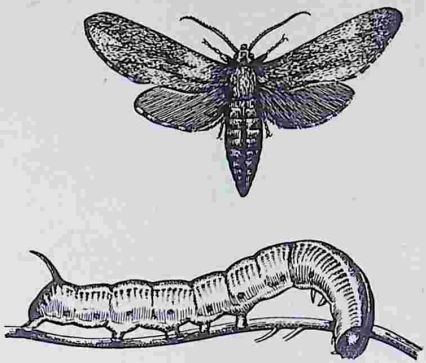


Рис. 147. Отряд чешуекрылые. Сосновый бражник (*Sphinx pinastri*): бабочка и гусеница (по Ратцебургу и др.)

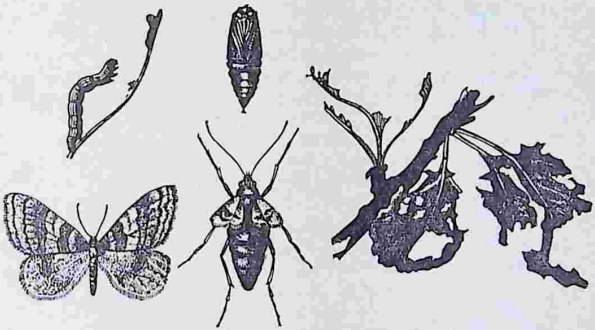


Рис. 148. Отряд чешуекрылые. Зимняя пяденица: бабочка (слева самец, справа самка), гусеница, куколка и повреждение (по Богданову-Катькову)

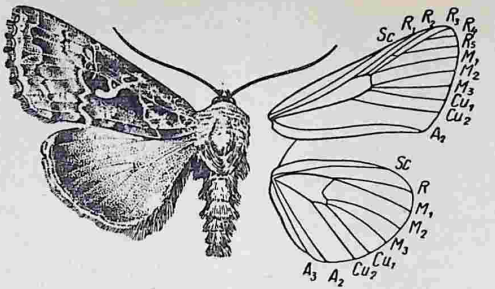


Рис. 149. Отряд чешуекрылые. Совка-гамма *(Plusia gamma)* с удаленными на правых крыльях чешуйками и с обозначенными жилками (по Богданову-Катькову)

Bkh.), известна как опасный вредитель пшеницы в районах освоения целинных земель, луговая совка *(Cirphis unipuncta* Hw.) сильно вредит злакам у нас на юге Дальнего Востока, в восточной Азии и в Северной Америке, ее гусеницы могут передвигаться массами; шиповатые гусеницы хлопковой совки (*Heliothis obsoleta* F.) на юге СССР сильно повреждают хлопчатник и кукурузу, а в лесоводстве одним из самых опасных вредителей сосны является сосновая совка (*Panolis flammea* Schiff., см. рис. 54, *В*). Пяденицеобразные совки отличаются неполным числом брюшных ног у гусениц (обычно их 3 пары), поэтому гусеницы передвигаются подобно пяденицам. Из вредителей сюда относится совка-гамма (*Plusia gamma* L., рис. 149), сильно вредящая льну и другим культурам.

Семейство волнянки (Lymantriidae) отличается недоразвитым хоботком, перистыми усиками самца, гусеницы с пучками волосков, куколка обычно волосистая, в редком шелковистом коконе, на растениях или среди растительных остатков на почве. Сюда относится ряд серьезных вредителей плодовых и лесных деревьев — таких, как непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L., рис. 150), завезенный и в Северную Америку, монашенка (*L. monacha* L.) — один из самых опасных вредителей в лесном хозяйстве, а также златогузка (*Euproctis chrysorrhoea* L.); последняя также завезена в Северную Америку и отличается тем, что ее гусеницы имеют ломкие ядовитые волоски, сильно раздражающие кожу человека.

Семейство медведицы (Arctiidae) характеризуется развитым хоботком; гусеницы очень мохнаты, откуда и название семейства. Широко распространена медведица-кайя (*Arctia caja* L.), с красными задними крыльями, ее гусеницы нередки в траве, но вредят незначительно. В За-

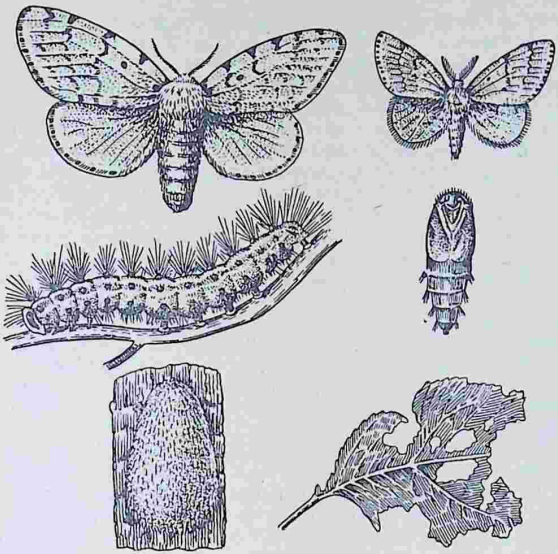


Рис. 150. Отряд чешуекрылые. Непарный шелкопряд *(Lymantria dispar)*: бабочка (слева самка, справа самец), гусеница, куколка, кладка яиц и повреждение (по Богданову-Катькову из Воронцова)

падной Европе и прилегающих частях СССР сильно вредит деревьям американская белая бабочка (*Hyphantria cunea* Dr.), недавно завезенная из Северной Америки.

Отряд 32. Перепончатокрылые (Hymenoptera)

Крылья, если развиты, перепончатые, прозрачные, в числе 2 пар, но образуют функционально двукрылое состояние, так как задняя пара прочно сцеплена с передней и меньше ее, ротовые органы грызущие или сосущие, но всегда с развитыми верхними челюстями, 1-й сегмент брюшка вошел в состав груди, брюшко самки с яйцекладом или жалом, личинки безногие или гусеницеобразные, куколка свободная, часто в коконе.

Один из крупнейших отрядов; существует, вероятно, более 150 тыс. видов, в том числе в СССР до 20 тыс., но многие виды, особенно из числа мелких форм, еще не изучены. Тело от очень маленького (0,2—0,5 *мм*) до умеренно крупного. Голова свободная, подвижно соединена с грудью, обычно с 3 маленькими глазками. Усики разнообразны, часто нитевидные или коленчатые, но могут быть и перистыми, четковидными и пр. Ротовые органы сохранили основные черты исходного грызущего (ортоптероидного) типа и всегда содержат верхние челюсти. Однако последние только в немногих случаях сохранили свою исходную грызущую функцию — у пилильщиков-хищников, муравьев и некоторых ос; в других случаях верхние челюсти служат для захватывания и удержания добычи, для прогрызания кокона при выходе имаго и пр. либо приобрели совершенно новую функцию — участие в разнообразных строительных работах.

В соответствии с особенностями питания и биологии взрослых намечаются два типа ротового аппарата — грызущий (рис. 151, *А*) и сосущий (см. рис. 9). Первый характерен для пилильщиков, разнообразных наездников, части ос и для муравьев, но далеко не всегда характеризует особенности питания; лишь хищный образ жизни, который, видимо, является исходным для перепончатокрылых, функционально соответствует морфологическим особенностям грызущих ротовых органов. Но многие пилильщики, наездники и другие обладатели грызущих ротовых частей питаются или способны питаться нектаром цветков, а наездники — также гемолимфой насекомого-хозяина, выступающей из ранки при яйцекладке. У таких грызущих и условно грызущих форм, особенно у пилильщиков, ротовые органы сохраняют двулопастные максиллы с членистыми щупальцами и мало измененную нижнюю губу, со свободными наружными лопастями (придаточными язычками) и развитыми щупальцами (рис. 151, *А*). Но у многих высших форм питание нектаром стало основным, в связи с чем ротовой аппарат существенно изменился и усовершенствовался в выполнении этой функции. Прежде всего, задача приема пищи полностью перешла к нижней губе и тесно сближенным с ней нижним челюстям, т. е. к лабио-максиллярному комплексу; последний к тому же сильно удлинился и превратился в хоботок. Это изменение вызвало также редукцию внутренней лопасти (лацинии) нижних челюстей, челюстных щупалец и наружных лопастей (придаточных язычков) нижней губы; но внутренние лопасти последней образовали длинный язычок, а губные щупальца сильно удлинились за счет первых члеников (см. рис. 9). При приеме пищи наружные лопасти максилл плотно прилегают к язычку; образуется трубка — хоботок, через который с помощью мускулатуры глотки всасывается нектар.

Грудь перепончатокрылых существенно отличается от других насекомых необычной специализацией (рис. 151, *Б*). Переднегрудь небольшая,

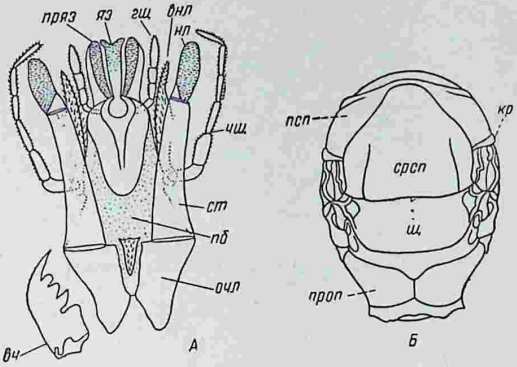


Рис. 151. Отряд перепончатокрылые. *А* — ротовые органы пилильщика *Tenthredo*, вид снизу; *Б* — грудь складчатокрылой осы сверху (по Веберу и Иммсу):

нижние челюсти: *очл* — основной членик, *ст* — стволик, *внл* — внутренняя лопасть, *нл* — наружная лопасть, *чщ* — челюстной щупик; нижняя губа: *пб* — подбородок, *пряэ* — придаточные язычки, *яэ* — язычок, *гщ* — губной щупик, *вч* — верхняя челюсть, *псп* — переднеспинка, *срсп* — среднеспинка, *кр* — крышечки, *щ* — щитик, *проп* — проподеум

но ее спинка сзади часто образует два боковых выступа, которые вклинились между среднеспинкой и ее плейритами; эти выступы переднеспинки либо достигают крышечек у основания передних крыльев, либо нет, что имеет значение в систематике. С другой стороны, передние ноги оказались перемещенными к голове и механически объединенными с ней; это усилило координацию их действия с верхними челюстями, что весьма существенно в строительных и других работах. Наконец, в состав заднегруди вошел I сегмент брюшка, что особенно резко выражено у высшего подотряда — стебельчатых *(Apocrita)*; следовательно, брюшко у них начинается со II сегмента. Вошедший в состав груди I брюшной сегмент получил название проподеум, или промежуточный сегмент (рис. 151, *Б*). Наиболее сильно в груди развита среднегрудь, так как связанные с нею передние крылья выполняют в полете основную нагрузку. Ноги интересны тем, что у сидячебрюхих *(Symphyta)* и части стебельчатых вертлуги кажутся двучлениковыми и долгое время считались таковыми; в действительности же их второй членик, или вертлужок, является придатком бедра. Передняя пара ног снабжена приспособлением для чистки усиков —

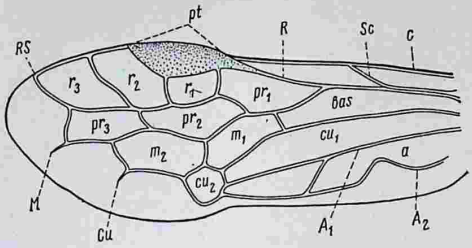


Рис. 152. Отряд перепончатокрылые. Жилкование переднего крыла пилильщика (ориг.):

ячейки: *r* — радиальные, *pr* — заднерадиальные, *m* — медиальные, *bas* — базальные, *cu* — кубитальные, *a* — анальная, *pt* — птеростигма (обозначение жилок обычное)

глубокой вырезкой на первом членике лапки, ограничиваемой подвижной шпорой; усики при очистке протягиваются через эту вырезку. Задние ноги у пчелиных специализованы, приспособлены для собирания и переноса цветочной пыльцы в гнездо. Крылья отличаются сильно измененным жилкованием в связи с развитием серии поперечных жилок и ячеек; те и другие имеют свои названия и в целом жилкование играет большую роль в диагностике и систематике отряда. У мелких форм жилкование может быть сильно редуцировано.

На рис. 152 показано жилкование пилильщика, сохранившее наиболее полный набор жилок; следует отметить, что в старых руководствах по систематике перепончатокрылых номенклатура жилкования сильно отличается от рациональной современной номенклатуры. Задние крылья значительно меньше передних, снабжены на переднем крае серией крючков, которые защепляются за отогнутый вниз задний край передних крыльев: этим достигается прочное сцепление передней пары с задней и в полете перепончатокрылые являются двукрылыми насекомыми. Полет таких высших групп, как пчелиные и осы, весьма совершенен и сопровождается большим числом колебательных движений в секунду — в пределах 110—240. Полная бескрылость наблюдается нечасто и особенно характерна для касты рабочих среди муравьев.

Брюшко соединяется с грудью двумя способами: всем своим широким основанием или с помощью тонкого стебелька. В связи с этим различают сидячее брюшко, характерное для всего подотряда сидячебрюхих *(Symphyta)*, и стебельчатое, свойственное подотряду стебельчатых *(Apocrita)*. Стебелек представляет собой сужение II и иногда также III сегмента брюшка (I сегмент вошел в состав груди) и может быть очень

длинным, как у ряда ос; у пчелиных и общественных ос стебелек очень короткий и в этих случаях брюшко часто называют не стебельчатым, а висячим. У муравьев стебелек отличается тем, что снабжен пластинкой или имеет 1—2 вздутия — узелка (рис. 160, *Б*, *В*). Характерным придатком брюшка самок перепончатокрылых является яйцеклад у низших форм и жало у высших. Яйцеклад этот первичен, т. е. образован парными придатками VIII и IX стернитов брюшка, как у ортоптероидных насекомых. Он может быть коротким или длинным, у некоторых наездников даже превышает длину тела; у пилильщиков он несколько специализован — его нижние створки зазубрены и в целом он приспособлен для надпиливания растительных тканей и откладки в образовавшуюся ранку яиц.

Жало вполне гомологично яйцекладу, но имеет уже новую функцию — поражение жертвы и защиту от врагов; в связи с этим его створки, кроме кроющей верхней пары, превратились в три острые иглы с замкнутым каналом между ними, служащим для выведения яда. Последний образуется в специальной железе и с помощью жала используется для парализации или умерщвления добычи, необходимой для выкармливания потомства. Пчелиный (и осиный) яд — сильно действующее биологически активное вещество и в последнее время его препараты используются в медицине при лечении ревматизма и сходных заболеваний. Смена функции яйцеклада и образование стебельчатого брюшка — показатели прогрессивной эволюции отряда, перехода ряда его представителей в высший этап, так как сопровождались переходом от растительноядного образа жизни личинок к паразитизму, к выкармливанию потомства на заранее заготовленном корме из парализованных насекомых и пр. Именно переход к этим новым формам выкормки личинок и потребовал более гибкого брюшка, вооруженного эффективным оружием нападения; это, в свою очередь, способствовало выработке у стебельчатых сложных инстинктов и забот о потомстве.

Из особенностей внутреннего строения следует отметить наличие у самок *Apocrita* парной ядовитой железы. Слюнные железы рабочих особей медоносной пчелы выделяют, кроме слюны, также «молочко» — богатое белками и липидами вещество для выкармливания личинок и обладающее стимулирующим действием; постоянное его присутствие в корме личинки обеспечивает развитие из нее половозрелой самки, т. е. матки. У пчелиных и муравьев зоб способен к сильному растяжению и служит для накопления запаса меда, при этом у некоторых особей муравьев он так сильно наполняется и растягивается, что их брюшко становится громадным и приобретает шаровидную форму; такие медоносные особи играют роль своего рода живых резервуаров и используют мед для подкармливания личинок, но, истратив его, превращаются в нормальных рабочих. Нервная система не обнаруживает значительной концентрации, и у пилильщиков сохранила 3 грудных и 7 брюшных ганглиев, но у высших

стебельчатых, например у пчелиных, число грудных ганглиев сокращается до 2, а брюшных — до 2—6. Надглоточный узел высших перепончатокрылых отличается сильным развитием грибовидных, или стебельчатых, тел, которые являются главным ассоциативным центром, т. е. играют важную роль в осуществлении условных рефлексов. Яичники самки состоят из политрофических яйцевых трубочек; их число различно у разных представителей семейств стебельчатых, например у медоносной пчелы превышают 100 в каждом яичнике.

Яйца обычно овальные, иногда со стебельком, обычно откладываются на пищевой субстрат — в ткани растения, на жертву или внутрь ее. Личинки двух основных типов; у бесстебельчатых, или сидячебрюхих, они в большинстве гусеницеобразны, имеют 3 пары грудных и 6—8 брюшных ног, хорошо выраженную округлую голову и называются ложногусеницами; у стебельчатых они лишены ног, имеют маленькую голову и обычно червеобразны. Однако некоторые паразитические виды в I возрасте имеют необычных по строению (рис. 56, *А—В*) личинок: они либо снабжены сильными щетинками, зубцами или другими придатками, облегчающими им передвижение, либо имеют необычную форму, например сильно вздутую головогрудь и пр. Такие личинки после нахождения жертвы и прикрепления к ней линяют и превращаются в обычных безногих червеобразных личинок. Следовательно, в данном случае у одного и того же паразитического вида имеются два типа личинок; очевидно, это случаи гиперметаморфоза. Взрослая личинка перед окуклением часто делает шелковистый или более твердый кокон, но многие не имеют его. Куколка обычно свободная, перед выходом из кокона производит на его верхнем конце с помощью жвал кольцевой надрез. Взрослые особи у общественных видов характеризуются полиморфизмом.

По образу жизни и типам приспособления к среде перепончатокрылые достигают большого разнообразия, представляют большой интерес и имеют громадное значение в природе и для человека. Среди них есть типичные фитофаги — потребители в фазе личинки тканей листьев, плодов и скелетных частей растений (пилильщики и рогохвосты); есть также галлообразователи (орехотворки). Огромное число форм использует для питания нектар и цветочную пыльцу, причем у пчелиных этими продуктами выкармливается и потомство; в связи с этим способом питания перепончатокрылые приобрели в природе выдающуюся роль как опылители высших цветковых растений и способствовали прогрессивной эволюции последних. Большое число форм — паразиты различных фаз других насекомых; личинок, куколок, яиц; это наездники, хальцидовые, проктотрупоиды и др., приносящие пользу истреблением вредителей. Многие стебельчатые, именно разнообразные осы — изощренные хищники-охотники за насекомыми и другими членистоногими, которых они различными способами используют для выкармливания своих личинок. Нако-

нец, многие стебельчатые, как ряд видов пчел, ос и муравьев, ведут общественный образ жизни и устраивают большие гнезда. Сложные взаимоотношения в природе, особенно при питании и размножении, породили возникновение своеобразных инстинктов, забот о потомстве и разных форм сложного поведения. В целом перепончатокрылые совместно с двукрылыми являются высшим этапом развития класса насекомых, его эволюционным венцом; несколько уступая двукрылым в морфологическом совершенстве, в быстроте индивидуального развития и в широте использования разнообразных природных ресурсов, перепончатокрылые превосходят их высокоразвитой психической жизнью.

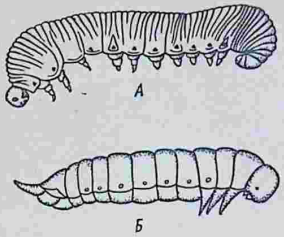


Рис. 153. Отряд перепончатокрылые. *А* — личинки пилильщика; *Б* — личинка рогохвоста (по Эшериху)

Для человека перепончатокрылые имеют очень большое значение. Прежде всего исключительно велика их роль как опылителей культурных растений, без чего продукция семян и плодов была бы во многих случаях невозможной или резко сниженной. Существенна роль медоносных пчел как производителей меда и воска. Большое значение в истреблении вредных насекомых имеют многие паразитические формы и ряд видов муравьев; из них некоторые используются для биологической борьбы с вредителями, но предстоит еще немало сделать, чтобы найти методы более широкого и эффективного использования паразитических и хищных видов в защите растений. Есть среди перепончатокрылых и вредные формы, повреждающие растения — такие, как пилильщики и отчасти рогохвосты и орехотворки; иногда на полях и в домах вредят муравьи.

Отряд подразделяется на 2 естественных подотряда — сидячебрюхих *(Symphyta)* и стебельчатых *(Apocrita)* и ряд надсемейств. Прежде стебельчатых делили на подотряды паразитических *(Parasitica)* и жалоносных *(Aculeata)*, но четкой границы между ними нет и лучше их объединить в один общий подотряд.

Подотряд сидячебрюхие, или бесстебельчатые *(Symphyta)*, отличается сидячим брюшком, вертлуги ног кажутся 2-члениковыми; личинки с хорошо развитой головой и нередко с брюшными ногами, почти исключительно растительноядные.

Надсемейство пилильщики (Tenthredinoidea) — яйцеклад не выдается, пильчато зазубрен.

Наиболее богато видами *семейство настоящих пилильщиков (Tenthredinidae)*. Яйца откладываются одиночно или цепочкой в пропил, сде-

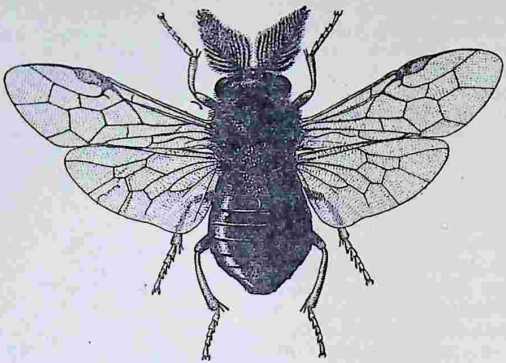


Рис. 154. Отряд перепончатокрылые. Сосновый пилильщик *(Diprion pini)*, самец (по Гуссаковскому)

ланный яйцекладом в ткани листа или другого органа растений. Личинки с хорошо развитыми грудными и 6—8 парами брюшных ног, называются ложногусеницами (рис. 153, *А*). Известно большое число вредителей. Например, смородину и крыжовник повреждают желтый крыжовниковый пилильщик (*Pteronidea ribesi* Scop.) и ряд других видов; в лесном хозяйстве сильно вредят сосновый (*Diprion pini* L., рис. 154) и другие пилильщики.

Семейство стеблевые пилильщики (Cephidae) иногда выделяется в отдельное надсемейство; личинки живут в стеблях и ветках, лишены брюшных ног и имеют грудные в зачаточном состоянии. Сильно вредит хлебный пилильщик (*Cephus pygmaeus* L.); его личинка вызывает полегание и снижение урожая хлебов.

Надсемейство рогохвосты (Siricoidea) — конец брюшка рогохвостов снабжен твердым отростком; личинки живут в древесине, лишены брюшных ног и с острым шипом на заднем конце тела (рис. 153, *Б*), делают широкие ходы и причиняют технический вред древесине. Широко распространен большой хвойный рогохвост (*Sirex gigas* L., рис. 155); его личинки заселяют стволы ослабленных деревьев.

Подотряд стебельчатые *(Apocrita)* — насекомые отличаются стебельчатым брюшком, вертлуги ног обычные или 2-члениковые, личинки безногие, с маленькой головой, белые. Сюда относится свыше 10 над-

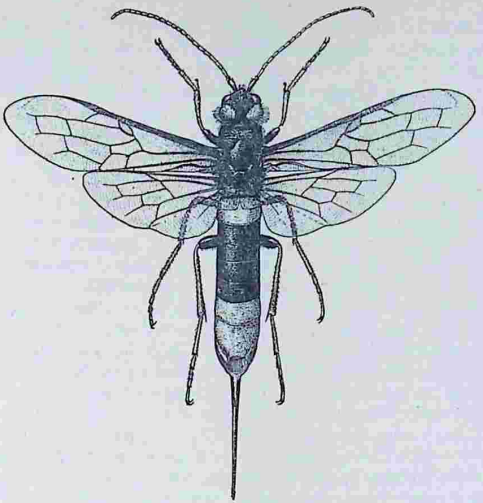


Рис. 155. Отряд перепончатокрылые. Большой хвойный рогохвост *(Sirex gigas)*, самка (по Гуссаковскому)

семейств, среди них 3 надсемейства паразитических форм — наездников, хальцидовых и проктотрупоидных, а также муравьи, осы и пчелиные.

Надсемество наездники (Ichneumonoidea) — вертлуги 2-члениковые, усики не коленчатые, не менее чем из 16 члеников, передние крылья с глазком и замкнутыми ячейками, брюшко нередко с длинным яйцекладом. Громадное число видов, паразитирующих на различных насекомых и пауках.

Семейство настоящие наездники (Ichneumonidae) включает довольно крупных, хорошо заметных представителей, передние крылья с двумя поперечными (так называемыми «возвратными») жилками между *M* и *Cu* и двумя замкнутыми медиальными ячейками (рис. 156, *A*). Паразиты многих чешуекрылых, перепончатокрылых, в меньшей степени жесткокрылых, двукрылых и других насекомых, а также пауков; например, наездники из рода рисса *(Rhyssa)* паразитируют в личинках рогохвостов, усачей и других насекомых, живущих в древесине.

Семейство бракониды (Braconidae) отличается обычно меньшими размерами и лишь одной поперечной жилкой между *M* и *Cu* передних

крыльев и одной замкнутой медиальной ячейкой (рис. 156, *Б*). Большое число видов, многие — паразиты гусениц бабочек; например, апантелес (*Apanteles glomeratus* L.) откладывает до 30—60 яиц в гусениц капустной и других белянок. Представители рода *Aphidius* (теперь выделяются в отдельное *семейство Aphidiidae*) паразитируют в теле тлей, отчего последние буреют и становятся шаровидными.

Надсемейство хальцидовые (Chalcidoidea) — мелкие, часто металлически окрашенные насекомые, крылья с упрощенным жилкованием, лишены замкнутых ячеек, без глазка (птеростигмы), усики коленчатые, не более чем из 15 члеников, с удлиненным основным члеником и с 1—3 колечками перед жгутиком, яйцеклад самки выходит из-под вершины брюшка. Известно более 8 тыс. видов, но в действительности их значительно больше. Подразделяются на ряд семейств. Преимущественно внутренние или наружные паразиты различных мелких насекомых, включая кокцид, тлей, двукрылых и пр., некоторые являются яйцеедами, т. е. паразитами яиц, например трихограмма *(Trichogramma)*, используемая в борьбе с яблонной плодожоркой и другими вредителями, а также представители семейства мимарид *(Mymaridae)* — самые мелкие из всех насекомых (0,2—0,8 *мм* длины). Известный паразит афелинус (*Aphelinus mali* Hald.) был интродуцирован в СССР и другие европейские страны из США для борьбы с кровяной тлей; некоторые другие виды используются в биологической борьбе с кокцидами. Некоторым (род *Ageniaspis* и др.) свойственна полиэмбриония, в результате которой из одного отложенного яйца в теле хозяина возникает множество зародышей и затем личинок паразита. Немногие хальцидовые стали фитофагами, например люцерновая и клеверная толстоножки (*Bruchophagus roddi* Guss. и *B. gibbus* Boh.), личинки которых живут в семенах этих бобовых и снижают их семенную продукцию; в косточках абрикоса, сливы, вишни, миндаля и др. живут и вредят личинки миндального семяеда (*Eurytoma*

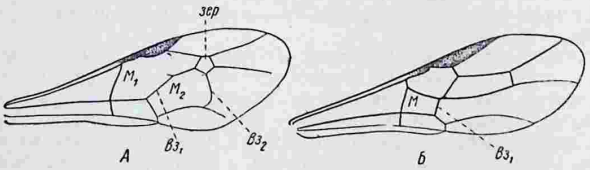


Рис. 156. Отряд перепончатокрылые. Жилкование передних крыльев в семействе *Ichneumonidae (А)* и *Braconidae (Б)* (из Бей-Биенко):
М — медиальные ячейки, *зер* — зеркальце, *вз* — возвратные жилки

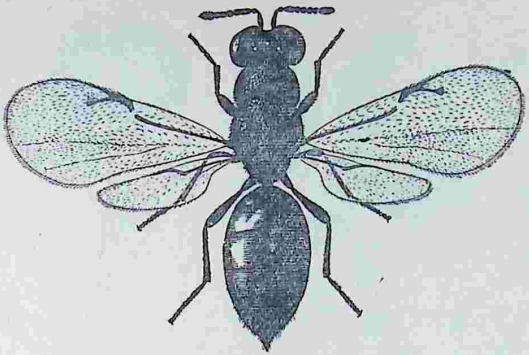


Рис. 157. Перепончатокрылые. Акациевый семяед (*Eurytoma caraganae*) (по Никольской)

amygdali End.), в семенах желтой акации — акациевый семяед (*E. caraganae* Nik., рис. 157).

Надсемейство проктотрупоиды (Proctotrupoidea) — как хальцидовые, но переднеспинка по бокам достигает основания передних крыльев, яйцеклад отходит от вершины брюшка. Большая и мало изученная группа мелких и мельчайших паразитов; многие являются паразитами яиц, например, яйцееды-теленомусы и асолькусы (*Telenomus* и *Asolcus*) заражают яйца клопов-черепашек, поэтому их используют в борьбе с ними.

Надсемейство орехотворки (Cynipoidea) — усики не коленчатые, содержат не более 16 члеников, передние крылья без птеростигмы, но с замкнутыми ячейками. Мелкие невзрачные формы (рис. 158), в большинстве паразиты растений — галлообразователи, некоторые — паразиты насекомых, немногие виды являются инквилинами, или нахлебниками. Развитие ряда видов сопровождается сменой партеногенетического и обоеполого поколений. Яйца галлообразователей откладываются в различные части растений — в листья, почки и пр.; вылупившиеся личинки выделяют ростовые вещества — ауксины и стимулируют местную пролиферацию, т. е. разрастание ткани. В результате образуется галл — местное

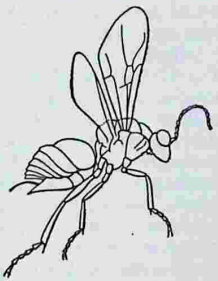


Рис. 158. Перепончатокрылые. Розанная орехотворка (*Rhodites*), самка (по Шарпу)



Рис. 159. Перепончатокрылые. *А* — галлы шаровидной орехотворки (*Cynips kollari* Hart.) на дубе; *Б* — галлы розанной орехотворки (*Rhodites rosae* L.) на шиповнике (по Кифферу)

тканевое новообразование растения, служащее местообитанием личинки. Галлы разнообразны по форме и специфичны, поэтому по ним могут определяться виды орехотворок (рис. 159). Некоторые из галлов на дубе богаты таннином и прежде использовались для производства чернил. Вредоносное значение галлообразователей обычно ничтожно вследствие чисто местной реакции растения; но в условиях парковых и декоративных насаждений галлы ухудшают декоративность растений.

Надсемейство муравьи (Formicoidea) — усики коленчатые, обычно 12—13-члениковые, брюшной стебелек с пластинкой, называемой чешуйкой, или с 1—2 узелками (рис. 160), вертлуги одночлениковые. Общественные полиморфные насекомые; разделяются на касты бескрылых рабочих и крылатых самцов и самок, иногда есть также крупноголовые рабочие — солдаты. Известно свыше 5 тыс. видов, распространенных повсеместно. Строят гнезда-муравейники в земле, в трухлявой древесине и пр. Используют для питания различные животные и растительные остатки, широко распространено питание сладкими выделениями тлей, некоторые являются хищниками и истребляют насекомых, другие растительноядны и могут вредить всходам растений или собирать высеянные семена. Муравьи участвуют и в почвообразовательном процессе. Широко распространен в лесах рыжий муравей (*Formica rufa* L.), делающий конусовидные муравейники; он и его родичи истребляют вредителей леса, и поэтому делаются попытки использования этих муравьев для борьбы

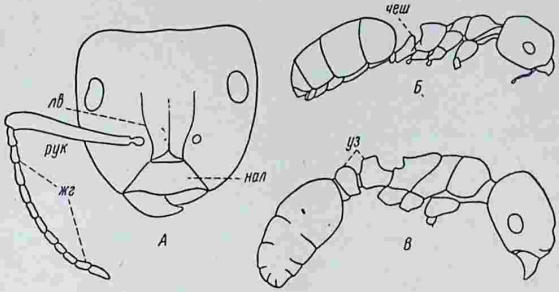


Рис. 160. Перепончатокрылые, муравьи. *А* — голова спереди муравья-древоточца *(Camponotus)*; *Б* — муравей-древожил *(Dolichoderus quadripunctatus* L.), общий вид сбоку; *В* — дерновой муравей *(Tetramorium caespitum* L.), общий вид сбоку (по Рузскому):
лв — лобный валик, *рук* — рукоятка усика, *жг* — жгутик усика, *нал* — наличник, *чеш* — чешуйка, *уз* — узелки

с вредными насекомыми. Другие хищные муравьи издавна использовались в мандариновых садах Южного Китая для борьбы с вредными гусеницами и другими насекомыми. В недавнее время в Южную Европу был завезен из Южной Америки серьезный вредитель — аргентинский муравей (*Iridomyrmex humilis* Mr.), уничтожающий в домах сладости и различные продукты; сходным образом, но в значительно меньшей степени вредят в сельских местах у нас некоторые местные виды.

Надсемейство осообразные (Vespoidea) — боковые стороны переднеспинки сзади достигают крыловых крышечек (см. рис. 151, *Б*), вертлуги одночлениковые, тело обычно голое, реже в волосках. Обширная и разнообразная группа, подразделяется на ряд семейств, из которых немногие выделяются даже в особые надсемейства.

Семейство сколии (Scoliidae) — насекомые обычно крупных размеров, тело и ноги в косматых волосках; биологически тесно связаны с личинками пластинчатоусых жуков *(Scarabaeidae)*. Самка отыскивает в земле личинку, с помощью жала парализует ее, но не убивает, а откладывает на нее яйцо; вылупившаяся личинка осы постепенно съедает свою жертву. Полезны как истребители личинок хрущей и других пластинчатоусых, поэтому делаются попытки их применения, а местами и применяют в борьбе с названными вредителями.

Семейство складчатокрылые, или *веспоидные осы (Vespidae)*, отличается продольно складывающимися передними крыльями, тело голое или в негустых волосках. Делятся на общественных и одиночных ос, которые

заготовляют провизию из убитых насекомых и ими выкармливают личинок. Крупная оса — шершень (*Vespa crabro* L.) и ее родичи делают бумажные гнезда и часто выкармливают личинок домашними пчелами, чем причиняют вред пчеловодству. Этот же и другие виды могут обгладывать зрелые плоды, особенно виноград, чем также вредят. Своеобразны распространенные на юге и в тропиках цветочные осы (подсемейство *Masarinae*), которые, подобно пчелам, имеют хоботок и выкармливают свое потомство медом и пыльцой; очевидно, это параллельная и самостоятельная ветвь развития антофильных перепончатокрылых, а не родичи или предки пчелиных.

Надсемейство роющие, или *сфекоидные осы (Sphecoidea)*,— хорошо отличаются кольчатой переднеспинкой, которая сзади по бокам не достигает крыловых крышечек. Известно до 10 тыс. видов, все они относятся к числу одиночных ос, являются охотниками, выкармливающими свое потомство парализованными или убитыми насекомыми и пауками. Гнездо делается обычно в виде норки в земле, куда и приносится добыча. Большинство видов и родов специализовано на розыске определенных видов добычи; осы аммофилы *(Ammophila)* парализуют обычно гусениц совок и пядениц, сфексы *(Sphex)* — саранчовых и кузнечиков, пчелиный волк (*Philanthus triangulum* F., рис. 161) — пчел.

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

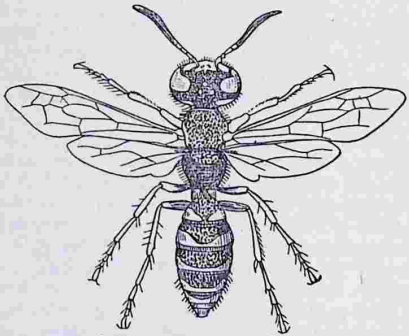


Рис. 161. Перепончатокрылые. Пчелиный волк *(Philanthus triangulum)*, самка (по Шарпу)



Рис. 162. Перепончатокрылые. Задняя нога самки пчелы *Clisodon* (по Шмидекнехту):
пят — пятка (1-й членик лапки)

Надсемейство пчелиные (Apoidea) — переднеспинка кольчатая, как у роющих ос, но тело в волосках, первый членик задней лапки сильно увеличен и превращен в пятку — аппарат для собирания цветочной пыльцы (рис. 162); потомство выкармливается медом и пыльцой. Громадная группа наиболее высокоорганизованных перепончатокрылых, у которых низшие формы питания (хищничество, паразитизм и фитофагия) заменены антофилией, т. е. питанием пыльцой и нектаром. У пчел она достигла наивысшей ступени развития в результате сопряженной эволюции этих насекомых и высших цветковых растений; пчелиные получили богатый источник пищи, а растения — возможность более экономного перекрестного опыления без затраты огромного количества пыльцы. Аромат и окраска цветков являются выработанными в процессе эволюции растений специальными сигналами для привлечения пчелиных. Известно около 30 тыс. видов, в том числе из СССР не менее 3,5 тыс. Биологически подразделяются на 3 группы — одиночных, общественных пчел и пчел-кукушек. Многочисленные одиночные пчелы состоят только из самцов и самок, каждая самка сама строит гнездо и собирает провизию для выкармливания личинок; наиболее обильны видами роды *Andrena* и *Halictus*, играющие существенную роль в опылении многих видов растений. Общественные пчелы уже полиморфны, помимо самцов и самок имеют многочисленных рабочих — неполовозрелых самок, выполняющих всю работу по строительству гнезда и заготовке провизии, выкармливанию потомства и кормлению продуцирующей яйца самки, или матки. Представитель — медоносная пчела (*Apis mellifera* L.) издавна культивируется человеком для получения меда и воска, громадна ее роль и в опылении растений.

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

Отряд 33. Блохи (Aphaniptera, или Siphonaptera)

Мелкие, бескрылые, сжатые с боков прыгающие насекомые, покрытые направленными назад волосками, щетинками, либо шипами или зубчиками, глаза отсутствуют, но обычно есть пара глазков, ротовые органы колюще-сосущие, грудные сегменты свободные, ноги с очень крупными тазиками, лапки 5-члениковые; наружные паразиты тепло-

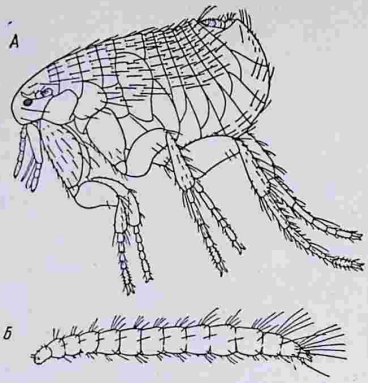


Рис. 163. Блохи. *А* — крысиная блоха (*Xenopsylla cheopis*); *Б* — личинка собачьей блохи (*Ctenocephalides canis* Curt.)

кровных, личинка червеобразная, безногая, куколка свободная, в коконе.

Известно свыше 1 тыс. видов, в том числе в СССР около 250. Внешне весьма своеобразны (рис. 163, *А*) и легко узнаются по приведенному выше диагнозу отряда. Покровы тела плотные, склеротизованные, с различным кутикулярными выростами, создающими сложную хетотаксию, которая имеет большое значение в систематике отряда. Зубцы на теле образуют ряды в виде гребней, или ктенидии. Сжатое с боков тело и направленные назад волоски, щетинки и другие придатки облегчают движение блохи в покровах хозяина и препятствуют выскальзыванию назад. Усики короткие, толстые, лежат в ямках и также не препятствуют движению. Они состоят из 3 истинных члеников, но вершинный из них, или булава, имеет вторичную кольчатость. Ротовые части в виде колющего хоботка и состоят из 3 колющих стилетов, образующих совместно трубку, которая заключена в футляр из сложенных губных щупалец; к хоботку прилегает пара хорошо заметных 4-члениcтых челюстных щупалец. Важнейший компонент хоботка — парные стилеты, представляющие собой лацинии, т. е. элемент нижних челюстей; прикрывающий их сверху непарный стилет есть не что иное, как надглоточник. Парные стилеты снабжены в вершинной части зубчиками, служащими для пропиливания кожи, а иногда и для прикрепления к ней. При сосании парные стилеты проникают в кожу, в ранку поступает слюна, и затем с помощью мышечного насоса передней кишки происходит быстрое всасывание крови.

Сегменты груди отчетливы и часто подвижны; задний край переднеспинки обычно несет гребень из зубцов. Ноги служат для цепляния, а также для прыгания; их тазики очень большие, уплощенные, а бедра короткие, лишь на задней паре более длинные. Брюшко состоит из 8 хорошо видимых сегментов, сплюснуто, как и тело, с боков. Последующий IX сегмент редуцирован, но X состоит из спинной чувствительной пластинки — сенсилия, расположенного позади VIII тергита, и заканчивается сзади проктигером; последний в литературе часто неточно

обозначается анальным сегментом, а его часть, т. е. сенсилий,— пигидием. Мальпигиевых сосудов, как у двукрылых,— 4; к задней кишке прилегают 6 ректальных желез, сходных с таковыми у двукрылых.

Яйца откладываются в щели пола, под ковры, в местах, где накопилась органическая пыль, и вообще в загрязненных местах; в природе яйца с тела хозяина попадают в норы и другие убежища. Вышедшие личинки червеобразны, безногие, подвижные, напоминают личинок длинноусых двукрылых (рис. 163, *Б*) и ведут активный не паразитический образ жизни; имеют шелкоотделительные железы, открывающиеся на нижней губе. Питаются различными органическими остатками и при достижении зрелости прядут кокон и превращаются в куколку свободного типа. Для выхода имаго требуется механическая стимуляция, например сотрясение пола; поэтому появление человека в пустовавшем помещении может способствовать быстрому вылуплению из куколок массы взрослых блох. Весь цикл развития продолжается недолго, например у человеческой блохи (*Pulex irritans* L.) 4—6 недель. Преимущественно паразиты млекопитающих, но живут также и на птицах.

Систематическое положение блох долгое время было спорным; одни сближали их с жуками, другие — с двукрылыми. В настоящее время блох сближают с двукрылыми, с которыми они сходны по сосущему ротовому аппарату, строению личинки (с губными шелкоотделительными железами) и некоторым особенностям внутреннего строения.

Значение блох двояко. С одной стороны, они являются докучливыми наружными паразитами человека и домашних животных; человеческая блоха особенно обильна в запущенных помещениях, поэтому лучшее средство борьбы с ней — чистота, особенно очистка от органической пыли и другой грязи щелей в полу, мебели и пр. С другой стороны, некоторые виды блох — переносчики и хранители чумной инфекции, которая передается им заболевшими чумой грызунами — крысами, сусликами, сурками и др. Чума передается как человеку, так и грызунам через испражнения зараженных блох или их кровь; существенное значение имеют расчесы на коже, куда и попадают чумные палочки. В ряде отсталых стран, а в средние века и в Европе, чума являлась чрезвычайно опасным эпидемическим заболеванием человека. В настоящее время она утратила свое прежнее значение, но в немногих местах с природной фауной грызунов и мало заселенных человеком еще сохранились очаги этой болезни; задача борьбы с чумой заключается в строгом контроле за всеми ее возможными природными очагами.

Отряд делится на ряд семейств. Упоминавшаяся человеческая блоха встречается и на домашних животных. В переносе чумной инфекции имеют значение некоторые виды блох с грызунов, например крысиная блоха (*Xenopsylla cheopis* Roths., рис. 163, *А*). Некоторые виды вредят

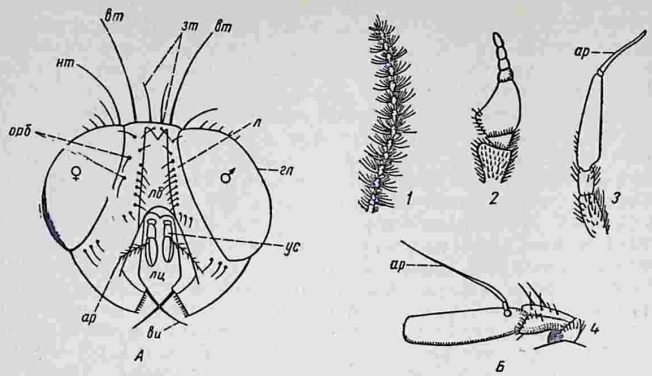


Рис. 164. Двукрылые. *А* — голова серой мясной мухи *(Sarcophaga)*, спереди (левая половина — самка, правая — самец); *Б* — типы усиков (из Штакельберга):

1 — галлица *(Cecidomyidae)*; *2* — слепень *(Tabanus)*, *3* — ктырь *(Asilus)*, *4* — тахина *(Tachinidae)*; *лб* — лоб, *лц* — лицо, *гл* — глаза, *ус* — усики, *ар* — аристa; щетинки: *нт* — наружные теменные, *вт* — внутренние теменные, *зт* — затеменные, *орб* — орбитальные, *л* — лобные, *ви* — вибриссы

тем, что прочно прикрепляются к ногам и вызывают сильные страдания; например, блоха-алакурт *(Vermipsylla alacurt* Schimk.) паразитирует на многих копытных животных на высокогорных пастбищах в горах Тянь-Шаня и в Монголии, сильно истощает скот, может нападать на человека.

Отряд 34. Двукрылые, или мухи (Diptera)

Насекомые с одной парой перепончатых передних крыльев, голова очень подвижная, ротовые органы в виде хоботка, приспособлены для сосания или слизывания, грудь большая, образована из сильно развитой среднегруди и тесно слившихся с ней маленьких передне- и заднегруди, личинки безногие, часть — с редуцированной головой, куколка нередко в ложнококоне.

Крупный и самый высокоорганизованный отряд. Описано около 80 тыс. видов, но в действительности их значительно больше, а в СССР, вероятно, не меньше 20 тыс.; например, только в одной хорошо изученной Ленинградской области найдено до 3 тыс. видов.

Тело от небольшого или маленького до умеренно крупного. Голова (рис. 164, *А*) часто шаровидная, соединена с грудью тонким шейным

стебельком и поэтому очень подвижная. Большая ее часть занята фасеточными глазами, которые нередко, особенно у самцов, соприкасаются между собой; глазков 3 или 2, иногда их нет совсем. Передняя часть головы между глазами состоит из лба — над усиками и лица — под усиками; лоб, следовательно, образует верхнюю сторону головы и сзади ограничен теменным треугольником. На голове могут быть развиты разнообразные щетинки: лобные, образующие часто «аллейку» из двух рядов над усиками, наружные и внутренние теменные, затеменные — позади глазков на затылке, вибриссы — близ ротового отверстия и др.; в целом хетотаксия головы широко используется в систематике отряда. Усики двух основных типов: многочлениковые (рис. 164, Б, *1*) — у представителей подотряда длинноусых *(Nematocera)* и короткие 3-члениковые (рис. 164, *Б, 2—4*) — в подотряде короткоусых, или собственно мух *(Brachycera)*. 3-й членик у короткоусых устроен разнообразно — либо кольчатый (рис. 163, *Б, 2*), т. е. подразделен на несколько колец, либо с придатком в виде щетинки или палочки; этот придаток называют аристой и он может быть концевым или спинным (рис. 164, *Б, 3, 4*).

Ротовой аппарат (рис. 165) представлен хоботком, но строение последнего необычайно разнообразно, что связано с различными способами питания; насчитывается не менее 5—6 модификаций хоботка и в этом отношении двукрылые превосходят все остальные отряды насекомых. В состав хоботка входят различные части, среди которых некоторые есть всегда, тогда как другие редуцируются или совсем исчезают. Постоянными компонентами ротового аппарата являются удлиненная верхняя губа, под которой располагается длинный и тонкий подглоточник со слюнным протоком; снизу ротовые части вкладываются в длинную нижнюю губу, которая на вершине обычно расширена и несет пару сосательных

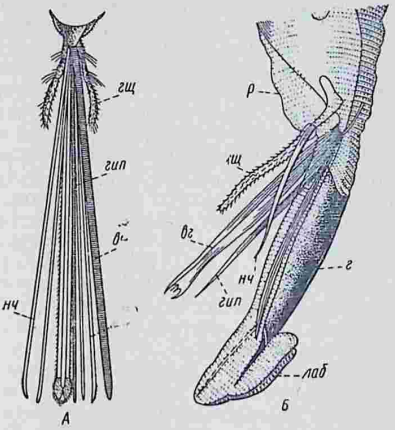


Рис. 165. Двукрылые, ротовые органы. *А* — колюще-сосущий хоботок комара *(Culex)*; *Б* — хоботок журчалки *(Eristalis)* (по Муру и Шванвичу):

в — верхняя губа, *ч* — верхние челюсти, *нч* — нижние челюсти, *гип* — гипофаринкс, *щ* — челюстные щупики, *р* — рострум, *г* — гаустеллум, *лаб* — лабеллум

лопастей — сосальце, или лабеллум; последний, видимо, представляет собой видоизмененные губные щупальца.

Наиболее полный набор ротовых частей имеется у кровососущих форм — таких, как комары *(Culicidae)*, мошки *(Simuliidae)* и др. из подотряда длинноусых и слепни *(Tabanidae)* — из короткоусых. Так, у комаров-кровососов ротовые части колюще-сосущие (рис. 165, *А*), сходны с хоботком клопов и равнокрылых. Жвалы и нижние челюсти превращены в 4 колющие щетинки, служат для прокалывания кожи, верхняя губа трубчатая, с завернутыми вниз боковыми краями и служит протоком для прохождения всасываемой пищи. Все эти рабочие части вместе с подглоточником вкладываются в нижнюю губу, которая не участвует в проколе и отгибаются при этом коленообразно назад. У слепней ротовые части сходного типа, но превращены в сильный, твердый колюще-режущий орган с более короткими и толстыми компонентами. Сосательный канал здесь образован верхней губой совместно со жвалами; дело в том, что желоб на верхней губе не замкнут и поэтому прикрыт жвалами. Сами жвалы лезвиеподобны, а нижние челюсти, как у комаров, в виде колющих щетинок; сильные жвалы способны прорезать толстую кожу млекопитающих.

При переходе от кровососания к другим способам питания жвалы исчезают, а остальные части могут претерпеть сильнейшие изменения. Так, у ктырей *(Asilidae)*, которые являются хищниками, развит твердый хоботок, но он лишен жвал, а нижние челюсти лезвиеобразны; пойманная жертва умерщвляется путем прокола и высасывается. У двукрылых, питающихся нектаром, а также плотными питательными субстратами, содержащими нередко и жидкость (например, навоз, разлагающаяся ткань и пр.), хоботок мягок, сильно преобразован, лишен жвал, а у высших групп также и нижних челюстей, нижняя губа превращена во втягиватель, или гаустеллум, на вершине которого сильно развит лабеллум (рис. 165, *Б*). Основная конусообразная часть такого хоботка называется рострумом и является собственно выростом головы, в который вошли остатки нижних челюстей. Втягиватель имеет желоб, прикрыт сверху верхней губой, под которой находится подглоточник со слюнным протоком.

Следовательно, хоботок здесь состоит из рострума, втягивателя и сосальца-лабеллума. Последний мясист, устроен особенно сложно, снабжен на конце хоботковым отверстием. На своей концевой поверхности он имеет у высших мух (*Muscidae* и близкие семейства) фильтрующий орган — псевдотрахеи; этот орган состоит из многих сходных с трахеями канальцев, выложенных изнутри серией неполных хитиновых колец. Каждый такой каналец, т. е. псевдотрахея, снабжен по своей длине серией мелких отверстий. При питании сосальце своими псевдотрахеями прижимается к субстрату и через отверстия происхо-

дит всасывание жидкой части пищи, которая затем достигает канала втягивателя; плотные же частицы пищи, размер которых превышает диаметр отверстий в псевдотрахеях, не проникают в последние и, следовательно, отфильтровываются. Так мухи могут использовать в пищу плотный субстрат, содержащий питательный сок. Но они могут использовать в необходимых случаях и плотный субстрат, если он содержит питательные вещества; для этой цели сосальце отгибается вверх и из хоботкового отверстия выдвигаются хоботковые, или престомальные зубцы, которые могут соскабливать пищевой субстрат и измельчать его.

При более сильном отгибании сосальца вверх всасывание жидкости может происходить и непосредственно через хоботковое отверстие, минуя фильтрующий орган; это происходит в тех случаях, когда пищей служит жидкость. Такой мягкий хоботок называется мускоидным и представляет собой весьма совершенный орган приема пищи; он может использовать разнообразные ее виды. У немногих высших двукрылых, перешедших к кровососанию — таких, как осенняя жигалка (*Stomoxys calcitrans* L.) и мухи це-це (*Glossina*), колюще-сосущий хоботок образовался уже из мягкого хоботка путем удлинения и склеротизации гаустеллюма и усиления хоботковых зубцов. Следовательно, здесь нет и в помине частей первичного колюще-сосущего хоботка комара и других низших кровососов — жвал и нижних челюстей, преобразованных в колющие щетинки. Так разными путями и на разных эволюционных уровнях решается одна и та же биологическая функция — кровососание.

Грудь состоит из плотно слившихся сегментов, переднегрудь и особенно заднегрудь малы, среднегрудь сильно развита и подразделена на серию обособленных частей. Так, среднеспинка (рис. 166) подразделена швами на переднюю часть, или прескутум, среднюю часть — щит, или скутум и заднюю часть — щиток, или скутеллум; плевры среднегруди, или мезоплевры также подразделены на ряд склеритов — дорсальную и вентральную части эпистерн и эпимер. Среднегрудь несет серию щетинок, которые имеют свою номенклатуру и широко используются в систематике. Мощное развитие среднегруди связано с тем, что летательная функция всецело перешла к передним крыльям.

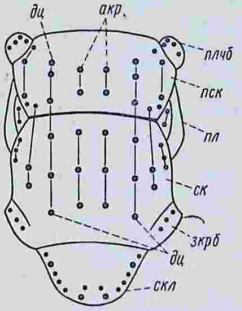


Рис. 166. Двукрылые. Среднегрудь синей мясной мухи (*Calliphora*), сверху (точками показано расположение щетинок) (по Генделю):

плчб — плечевые бугорки, *пск* — прескутум, *ск* — скутум, *скл* — скутеллум, *зкрб* — закрыловые бугорки, *пл* — плевры; некоторые щетинки: *акр* — акростихальные *дц* — дорсоцентральные

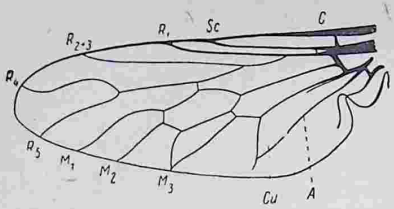


Рис. 167. Двукрылые. Крыло слепня *(Tabanus)* (по Штакельбергу)

Крылья представляют собой перепончатую пластинку с немногими поперечными жилками (рис. 167). По переднему краю идет обычно толстая костальная жилка (*C*), укрепляющая этот край, субкоста (*Sc*) короткая и упирается в передний, т. е. костальный край крыла. Остальная часть пластинки крыла часто занята ветвями радиуса (*R*) и медианы (*M*); кубитус (*Cu*) один или двуветвистый, анальных жилок (*A*) две или одна. У высших групп сильно выражена костализация жилкования, т. е. перемещение продольных жилок ближе к переднему краю, например, в семействе настоящих мух *(Muscidae)* и тахин *(Tachinidae)*. Задние крылья отсутствуют, но есть их видоизменение — жужжальца, представляющие собой небольшие булавовидные образования, обильно снабженные сенсиллами.

Полет многих двукрылых отличается высоким совершенством; ритм работы крыльев необычайно высок, составляет 330 колебаний в секунду у комнатной мухи (*Musca domestica* L.), 600 у комара, и есть данные, что он может достигать даже 1000 взмахов в секунду. Все это говорит об особо совершенной работе мышечного аппарата крыльев и его нервной регуляции и представляет собой исключительное и поразительное явление в животном мире. Считается, что жужжальца служат стимуляторами нервной системы, обеспечивают быстрое включение в работу крыльев и, с другой стороны, стабилизируют полет, т. е. позволяют сохранять насекомому равновесие. Ноги иногда могут быть очень длинными, например, у комаров и особенно долгоножек (семейство *Tipulidae*).

Лапки (рис. 168) снабжены парой коготков, под которыми есть по присоске, а между ними у некоторых развита срединная присоска — эмподий; но у многих эмподий отсутствует или рудиментарный, в виде щетинки.

Брюшко состоит из 4—10 видимых сегментов и у самца на конце несет сложный генитальный аппарат — гипопигий; строение последнего весьма существенно в систематике двукрылых. Самка у комаров-долгоножек еще сохранила створки истинного яйцеклада, но у остальных двукрылых он утрачен и заменен вторичным втяжным яйцекладом из измельченных вершинных сегментов брюшка (см. рис. 19, *Г*).

Внутреннее строение имеет свои особенности. Пищевод обычно имеет ответвление, ведущее в резервуар для пищи, или зоб; мышечный

желудок отсутствует либо представлен только мышечными стенками и лишен зубцов. Нервная система имеет все переходы от многоузловой у длинноусых (3 грудных и 7 брюшных ганглиев) до максимально концентрированной у высших групп, где все узлы брюшной нервной цепочки слиты в один общий грудной узел. Яичники самки состоят из разного числа политрофических яйцевых трубочек. Есть и живородящие виды, производящие на свет личинок, и у них число яйцевых трубочек сокращается до 1—2 в каждом яичнике; непарный яйцевод превращается в матку, яйца задерживаются здесь до перехода в личиночную фазу.

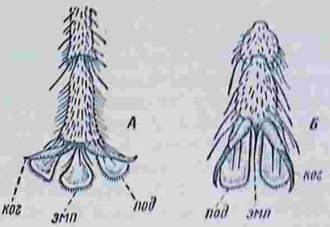


Рис. 168. Двукрылые. Окончание лапки и их придатки. *А* — с тремя присосками; *Б* — с парой присосок (по Верроллу):

ког — коготок, *под* — подушечки, или боковые присоски, *эмп* — эмподий, и срединная присоска

Яйца, или личинки при живорождении, откладываются на самые разнообразные субстраты и в различную среду — в воду, в почву или на нее, на растения, на тело животного, на различные гниющие или разлагающиеся вещества. Яйца обычно белые, веретеновидные, часто с характерной продольной бороздой. Личинки безногие, в большинстве кажутся безголовыми, но в действительности имеют сильно редуцированную голову; лишь у низших форм, как многие длинноусые, сохранили обособленную голову. Характерно для личинок преобладание двух продольных стволов трахейной системы, открывающихся сзади парой крупных дыхалец. Ротовые органы у «безголовых» личинок представлены парой длинных ротовых крючьев. Куколка либо свободная, либо в ложном коконе из отставшей от тела, но не сброшенной последней личиночной шкурки — пупарии; такая куколка называется скрытой (см. стр. 134). При выходе из куколки взрослого насекомого разрыв оболочки проходит продольно — у прямошовных *(Orthorrhapha)* или по кругу в виде маленькой крышечки — у круглошовных *(Cyclorrhapha)*.

Годичный цикл нередко отличается быстрой сменой генераций, многие виды поливольтинны и имеют в году 3—4 поколения; некоторые могут давать даже до 6—10 и более поколений в год, например комнатная муха и малярийный комар *(Anopheles maculipennis* Mg.) на юге.

Пищевой режим очень разнообразен. Многие представители питаются в фазе имаго и личинки гниющими веществами растительного и животного происхождения и тем самым способствуют быстрому вовлечению в круговорот всякого рода органических остатков. Немало также паразитических форм, и среди них есть как кровососы, так и истинные

паразиты, личинки которых развиваются в теле других насекомых, млекопитающих, птиц и других животных, а также и человека. Для кровососов характерно явление гонотрофического цикла, т. е. зависимость развития и созревания яиц от принятия порции крови. Некоторые относятся к числу хищников; при этом хищный образ жизни ведут либо взрослые особи, например ктыри *(Asilidae)*, либо личинки, например, у многих цветочных мух *(Syrphidae)*, но иногда хищничество свойственно обеим активным фазам, как у некоторых ктырей. Растительноядность также распространена у двукрылых, но среди них нет колющесосущих видов, которые бы, подобно равнокрылым или клопам, прокалывали бы ткани растений и высасывали клеточный сок, равно как нет и листогрызущих форм. Зато личинки многих видов живут в тканях растений и этим напоминают паразитов. Многие виды, даже среди кровососов и потребителей разлагающихся веществ, питаются нектаром или пыльцой растений. В целом двукрылые морфологически и биологически достигли высокого совершенства и, несомненно, представляют собой высший отряд в классе насекомых, уступающий некоторым перепончатокрылым лишь в отношении развития сложных инстинктов.

Значение двукрылых в природе и для человека разнообразно и необычайно велико. Они встречаются всюду, притом в большом числе особей и активно участвуют в круговороте веществ в природе. Личинки многих видов способствуют быстрой переработке создающейся в природе мертвой органической продукции — используют трупы, растительные остатки, в том числе листовой опад, участвуя, таким образом, и в почвообразовательном процессе. Некоторые, например цветочные мухи, играют заметную роль в опылении растений. Очень велика роль двукрылых как разнообразных врагов человека. Прежде всего среди них много кровососов (комары, мошки, слепни и др.), которые являются в некоторых районах не только докучливыми, но и изнуряющими насекомыми, снижающими работоспособность человека и продуктивность животных; комплекс таких кровососов нередко обозначается понятием «гнус», и успешная борьба с ним составляет одну из важнейших задач в ряде мест, особенно в мало освоенных районах лесной зоны. Необычайно велико значение кровососов и в переносе ряда заболеваний человека и домашних животных — кишечных, малярии, сибирской язвы, туляремии и др. Существенный вред, помимо ряда кровососов, приносят такие специфические вредители животноводства, как овода: кожные причиняют многомиллионные убытки порчей кож рогатого скота, другие — изнурением, снижением продуктивности и даже гибелью домашних животных.

Значителен ущерб, приносимый в сельском хозяйстве и вредителями растений; среди них широкую известность получили такие вредные виды, как гессенская (*Mayetiola destructor* Say.) и шведская (*Oscinella*

frit L.) мухи, ряд других вредителей. Непосредственная польза, приносимая человеку, в общем видимо достаточно велика, но мало изучена и плохо используется. Некоторые являются паразитами вредных насекомых, например тахины *(Tachinidae)*, либо полезными хищниками, как ктыри, личинки цветочных мух и др.; другие участвуют в опылении растений (цветочные мухи и представители некоторых иных семейств), хотя эта их роль не может быть поставлена в один ряд с ролью пчелиных. Таким образом, человек соприкасается с двукрылыми разнообразно. Изучение и борьба с ними составляет важную часть медико-санитарной и ветеринарной службы и защиты растений от вредителей. Немало интересного и существенно важного для теории и практики может быть почерпнуто при изучении роли двукрылых в природе.

Классификация отряда связана с немалыми трудностями и не может считаться достаточно установившейся. Наиболее широко распространено деление на 2 подотряда — длинноусых *(Nematocera)* и короткоусых *(Brachycera)*, установленное на основании отличий по фазе имаго. Позднее было предложено разделение двукрылых по признакам личинок и куколок на другие два подотряда — прямошовных *(Orthorrhapha)* и круглошовных *(Cyclorrhapha)*; для большинства первых характерно присутствие у личинок маленькой втянутой головы и отсутствие ложного кокона, или пупария, тогда как личинки круглошовных почти безголовые, а куколка помещается в пупарии. Однако деления на подотряды по признакам имаго и по признакам личинки и куколки не совпадают между собой, что привело к тому, что некоторые авторы стали предлагать комбинированную систему — разделение на три подотряда: длинноусых, короткоусых прямошовных и короткоусых круглошовных. Но и эта система не может считаться удовлетворительной ввиду того, что безголовые личинки и ложный кокон свойственны и ряду прямошовных. Предлагались и другие системы, но они еще не получили общего признания, поэтому целесообразно до разработки более совершенной классификации ограничиться разделением на подотряды лишь по признакам имаго, т. е. на длинноусых и короткоусых.

Подотряд длинноусые *(Nematocera)* отличается многочлениковыми усиками, которые обычно не короче головы с грудью, щупальца часто 3—5-члениковые; личинки у большинства с развитой головой и горизонтально подвижными жвалами, куколка свободная, но обычно без кокона, при выходе мухи куколочная оболочка раскрывается на спинке по прямому шву. Многие связаны с водой или с сырыми местами.

Семейство долгоножки (Tipulidae) — крупные комарообразные насекомые с очень длинными ногами, глазков нет, среднегрудь сверху с V-образным поперечным швом (рис. 169, *А*), самка с твердым истинным яйцекладом. Личинки (рис. 169, *Б*) с маленькой головой и корот-

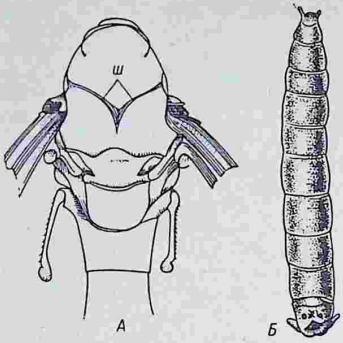


Рис. 169. Двукрылые. *А* — грудь долгоножки (*Tipula*) сверху; *Б* — личинка долгоножки (*Tipula*) (по Богданову-Катькову и Генделю):
ш — поперечный Y-образный шов среднегруди сверху

кими усиками, тело сзади тупо обрубленное с мясистыми выростами; живут в сырой почве, в гниющих растительных остатках, некоторые в воде, питаются частями растений или разлагающимися растительными веществами, отдельные виды — водными червями. Свыше 2,5 тыс. видов. Некоторые виды — серьезные вредители. Особенно на сырых местах может сильно вредить льняная долгоножка (*Tipula paludosa* Mg.) и другие виды, повреждающие различные полевые и овощные культуры; мелиорация сырых мест путем понижения уровня грунтовых вод — одно из мероприятий в борьбе с этими вредителями. На юге советского Дальнего Востока рису вредит рисовая долгоножка (*T. conjugata* Alex.).

Семейство бабочницы (Psychodidae) — мелкие, покрытые длинными волосками мушки, часто сходные с очень мелкими бабочками. Личинки живут в разлагающихся веществах, в почве или в воде. Сюда относится род москитов (*Phlebotomus*, рис. 170, *А*) — кровососов, распространенных в странах с жарким летом (у нас на север до 45—50° с. ш.). В отличие от таких кровососов, как комары (сем. *Culicidae*) и мошки (сем. *Simuliidae*), личинки москитов живут не в воде, а в разнообразных темных местах, богатых органическими веществами — в норах, дуплах, в домах с земляным полом и пр. Уколы москитов вызывают нестерпимый зуд, но особо велика роль этих кровососов как переносчиков лихорадки паппатачи и лейшманиозов — болезни кожи или некоторых внутренних органов (селезенка и др.), вызываемой жгутиконосцами — трипаносомами.

Семейство комары (Culicidae) — представители этого семейства имеют тонкие 15-члениковые коротко волосистые или у самца перистые усики, глазков нет, крылья с чешуйками по заднему краю и на жилках. Личинки и куколки водные, активные. Известно около 2 тыс. видов, из них многие кровососы. Наиболее широкую известность имеют малярийные комары (род *Anopheles*, рис. 170, *Б*), переносящие при кровососании возбудителей малярии — плазмодиев (простейших из отряда кровяных споровиков — *Haemosporidia*). Желтолихорадочный комар (*Aedes aegypti* L.), свойственный влажным тропикам и субтропикам,

переносит опасную вирусную болезнь — желтую лихорадку; у нас встречается в Закавказье. На Дальнем Востоке вирус другой тяжелой болезни — японского энцефалита —переносят *Ae. japonicus* Theob., *Ae. togoi* Theob. и другие виды.

Установлено также значение ряда видов комаров в переносе вирусных нейроинфекций как человека, так и домашних животных. Выяснено значение комаров и как механических переносчиков бактериального заболевания человека —туляремии. Велика роль ряда видов комаров как назойливых кровососов и компонентов гнуса. Для разработки мер борьбы с комарами-переносчиками потребовались многолетние исследования их биологии, экологии и систематики; в СССР в этом направлении много было сделано В. Н. Беклемишевым, А. С. Мончадским, А. А. Штакельбергом и другими исследователями, что позволило ликвидировать малярию как массовое заболевание.

Семейство мошки (Simuliidae) — мелкие коренастые, почти голые мушки с сильно выпуклой спинкой, подогнутой головой, с короткими 11-члениковыми усиками, внешне более напоминают мух, нежели комаров (рис. 170, *В*). Личинки живут в

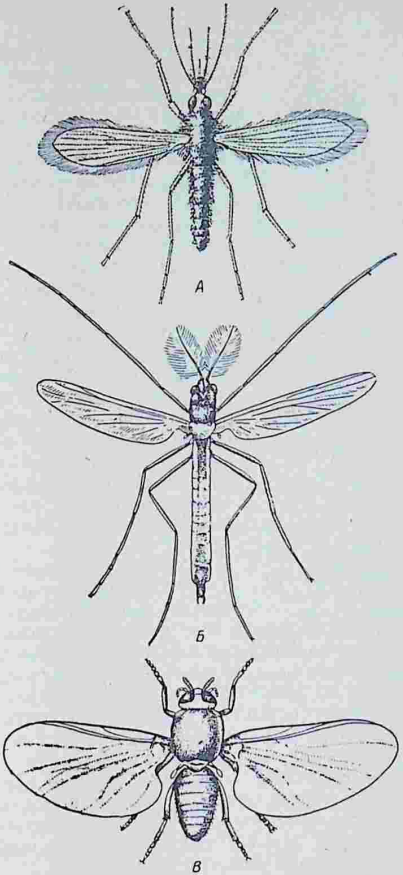


Рис. 170. Двукрылые (по Богданову-Катькову, Иммсу и Линднеру). *А* — москит *(Phlebotomus)*; *Б* — малярийный комар *(Anopheles maculipennis* Mg.), самец; *В* — мошка *(Simulium)*

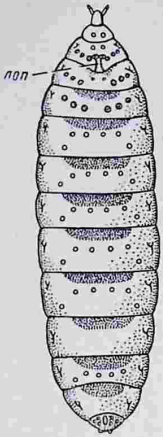


Рис. 171. Двукрылые. Личинка галлицы (*Contarinia*) снизу (по Киффер у):
лоп — лопаточка

текучих водах, требовательны к кислороду и в стоячей воде задыхаются. Мошки известны как очень назойливые и тягостные дневные кровососы; в помещениях не нападают. Распространены в умеренных и тропических странах, где есть непересыхающие водотоки; у нас являются важнейшим компонентом гнуса и особенно обильны в таежной зоне, где сильно изнуряют людей и домашних животных. Переносят некоторые паразитарные болезни человека и домашних животных, а также туляремию.

Семейство мокрецы (Ceratopogonidae) (=Heleidae) — самые мелкие из всех кровососов (длина иногда меньше 1 *мм*), голова не подогнута, усики 13—14-члениковые, длиннее головы. Личинки живут в стоячих водах или в сырых местах — в дуплах, лесной подстилке и пр. Кровососущие или хищники. К числу кровососов относятся виды рода *Culicoides* и других родов; нападают на человека и домашних животных во влажных местах днем и в сумерки, а также в помещениях. Составляют часть гнуса в ряде мест Закавказья, Сибири, на юге Приморья. Являются также переносчиками некоторых паразитарных и инфекционных болезней. Хищные виды нападают на насекомых, сосут у них кровь.

Семейство звонцы, или *мотыли (Chironomidae) (=Tendipedidae)*, внешне сходны с комарами, но с сильно выпуклой среднеспинкой, хоботок без колющих щетинок, усики самца перистые. Личинки живут в спокойных и слабо проточных водоемах всех климатических поясов мира; имеют длинное тело обычно с парой ложных ножек на переднегруди и парой «подталкивателей» на конце брюшка. Держатся в донном иле или минируют водные растения; составляют существенную часть пищи рыб в водоемах, используются так же как приманка в рыбной ловле и на корм в аквариуме. Некоторые личинки содержат в крови близкий к гемоглобину красный пигмент и поэтому сами имеют красный цвет; живут в бедной кислородом воде и являются факультативными аноксибионтами. Взрослые особи — не кровососы, часто при хорошей погоде перед спариванием образуют в воздухе танцующие рои, издают звенящий звук; идут на корм рыбам и водоплавающим птицам.

Семейство галлицы (Cecidomyidae) (=Itonididae) — мелкие комарики часто с четковидными длинными усиками (рис. 164, *Б, I*), крылья с немногими продольными жилками и без поперечных. Личинки (рис. 171) с редуцированной головой, грудь снизу несет особое палоч-

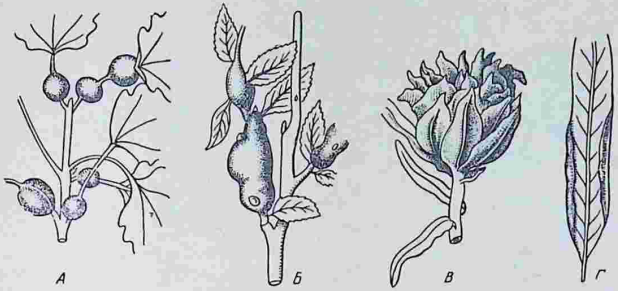


Рис. 172. Двукрылые. Некоторые галлы, вызванные галлицами: *А* — осиновой черешковой галлицы (*Syndiplosis petioli* Kieff.); *Б* — ивовой галлицы (*Rhabdophaga salicis* Schr.); *В* — ивовой розообразующей галлицы (*Rh. rosaria* L.); *Г* — ивовой краевой галлицы (*Dasyneura marginemtorquens* Br.) (по Домбровской)

ковидное образование — лопаточку; куколка в коконе, иногда в виде пупария. Большое семейство, до 3,5 тыс. видов. Преимущественно растительноядные формы, личинки нередко образуют на растениях галлы, живут в них и являются, следовательно, паразитами растений. Взрослые живут только 2—3 дня, не питаются. Резко выражена избирательность к растениям-хозяевам; характерная форма галла позволяет определять виды по растению-хозяину и галлу. Особенно многочисленны галлы на древесно-кустарниковых породах (рис. 172) и мелких многолетних полукустарничках (полыни, солянки и др.). Некоторые виды не делают явственных галлов, к их числу относятся такие известные вредители, как гессенская муха (*Mayetiola destructor* Say), просяной комарик (*Stenodiplosis panici* Rohd.) и др.; личинка первого вида сильно повреждает стебли пшеницы и других злаков, а личинка просяного комарика живет в цветках проса и вызывает их бесплодие, чем резко снижает урожай. Личинки некоторых видов ведут хищный образ жизни, обычно истребляя тлей и клещей. Особый интерес представляют галлицы из рода *Miastor* и *Oligarces*, способные к педогенезу; впервые это было открыто русским исследователем Н. Вагнером у *Miastor* еще в 1862 г.

Подотряд короткоусые (*Brachycera*). Усики короткие, 3-члениковые, 3-й членик резко отличается от других величиной и формой (см. рис. 164, *Б*, *2—4*), щупальца 1—2-члениковые; личинки «безголовые» или с зачаточной втяжной головой, их жвалы подвижны верти-

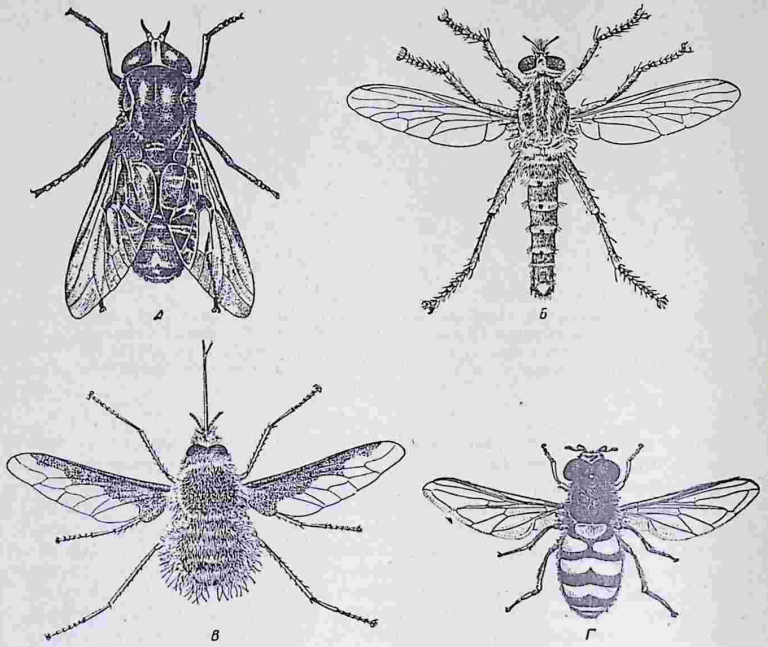


Рис. 173. Двукрылые: *А* — слепень *(Tabanus)*; *Б* — ктырь *(Philonicus)*; *В* — жужжало *(Bombylius)*; *Г* — журчалка *(Syrphus)* (по Богданову-Катькову и Верроллу)

кально и продольно, превращены в ротовые крючья, куколка в ложном коконе или без него. Подразделяются на 2 группы — прямошовных *(Orthorrhapha)* и круглошовных *(Cyclorrhapha)*.

Прямошовные (Orthorrhapha). Усики часто с кольчатым 3-м члеником, их ариста обычно концевая; куколка свободная, без ложного кокона, куколочная оболочка при выходе мухи разрывается на спинке по прямому шву.

Семейство слепни (Tabanidae) — крупные мухи (рис. 173, *А*) с сильно поперечной головой и очень большими, при жизни радужно отли-

вающими глазами, усики с кольчатым 3-м члеником (рис. 164, *Б*, *2*), тело без щетинок, лапки ног с 3 присосками (рис. 168, *А*). Кровососы, нападающие только на открытом воздухе на домашних животных и человека при жаркой солнечной погоде либо перед дождем при пасмурной погоде. Распространены по всему земному шару, но особенно обильны в местах с водоемами и зарослями растений при наличии стад крупных млекопитающих. Известно свыше 3,5 тыс. видов. Личинки развиваются в воде или около нее, в сырой почве, под камнями и пр. Мухи требовательны к влаге, время от времени летают к водоемам и захватывают с их поверхности капельку воды; при сухом воздухе прячутся в тень растений. При обилии слепней они изнуряют животных, снижая их продуктивность, и сильно досаждают людям. Помимо того, они через уколы механически переносят инфекционные заболевания, особенно сибирскую язву и туляремию.

Семейство львинки (Stratiomyidae) — небольшие или умеренно крупные мухи с уплощенным, в ярких отметинах, телом, усики и лапки как у слепней; часто на цветах; личинка — в почве, навозе, некоторые в загрязненных водоемах. В последнем случае личинки имеют сильно удлиненную и тонкую вершину тела, выставляемую на поверхность воды для дыхания.

Семейство ктыри (Asilidae) — хищные крупные или средней величины мухи с длинным брюшком (рис. 173, *Б*), тело в щетинках, усики с концевой аристой (рис. 164, *Б*, *3*) или без нее, лапки с 2 присосками и щетинкой между ними (рис. 168, *Б*). Обитатели открытых мест, многочисленные в аридных областях, около 5 тыс. видов. Охотятся на пауков и особенно на различных насекомых — жуков, пчелиных, стрекоз, саранчовых и др. Некоторые виды истребляют до 40—60% особей вредных саранчовых и тем самым приносят несомненную пользу.

Семейство жужжала (Bombyliidae) — обычно густо опушенные мухи с широким коротким брюшком, усики с концевым придатком, иногда 2-члениcтым, хоботок может быть очень длинным, крылья часто с темным рисунком (рис. 173, *В*). Мухи летают в жаркие солнечные дни, некоторые парят над цветками; длинный хоботок используется для высасывания цветочного нектара. Около 3 тыс. видов. Личинки паразитируют в гнездах одиночных пчел и ос, в кубышках саранчовых, на гусеницах и куколках совок и других насекомых; некоторые являются сверхпаразитами. Развитие сопровождается гиперметаморфозом: молодая личинка длинная, тонкая, гибкая, но, проникнув в гнездо или кубышку, становится более короткой, цилиндрической, малоподвижной. Некоторые полезны как паразиты саранчовых и других вредителей; другие имеют отрицательное значение как враги полезных насекомых, например сверхпаразиты вредных чешуекрылых.

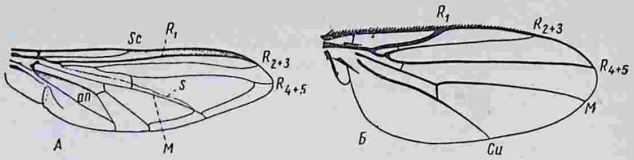


Рис. 174. Двукрылые: *А* — жилкование журчалки *(Syrphidae)*; *Б* — жилкование злаковой мухи *(Chloropidae)* (по Штакельбергу):
s — ложная жилка, *an* — анальная ячейка

Круглошовные (Cyclorrhapha). Усики обычно со спинной аристой, 3-й членик всегда простой; куколка в ложном коконе, его оболочка при выходе мухи открывается спереди в виде округлой крышечки. Высшая естественная группа двукрылых с большим числом семейств, выделяемая некоторыми авторами в отдельный подотряд.

Семейство журчалки, или *цветочные мухи (Syrphidae)*,— средней величины или крупные мухи (рис. 173, *Г*), часто с желтыми или другими яркими отметинами, обычно с голым телом, *R* на крыльях с 3 ветвями, между *R* и *M* есть ложная жилка, анальная ячейка есть, большая (рис. 174, *А*). Большое и всюду представленное семейство, до 4,5 тыс. видов. Мухи отличаются совершенным, в том числе стоячим, полетом, т. е. могут находиться как бы неподвижно в одной точке; держатся на цветах или около них, питаются пыльцой и участвуют в опылении растений. Некоторые внешне похожи на жалящих перепончатокрылых — ос и пчел; например шмелевидки (род *Volucella*) имеют крупное мохнатое тело и похожи на шмелей. Личинки с жесткой или кожистой кутикулой, без ясной членистости, по образу жизни разнообразны: 1) растительноядные, живут в тканях растений; 2) сапрофаги, живут в разлагающихся органических веществах и в грязной воде; 3) хищники, держатся открыто на растениях, истребляют тлей и личинок других равнокрылых; 4) нахлебники, или инквилины, в гнездах общественных насекомых — таких, как пчелы, термиты и др. Среди растительноядных широко распространены вредители лука — луковые журчалки *(Eumerus)*; их личинки портят луковицы. Многочисленные хищные виды полезны истреблением тлей и других равнокрылых.

Семейство пестрокрылки (Trypetidae) — усики без продольного шва на 2-м членике снаружи, лоб с аллейкой щетинок, крылья часто с темными пятнами, костальная жилка с перерывом; личинки растительноядны, живут в мякоти плодов, в головках сложноцветных, некоторые минируют листья. До 2,5 тыс. видов, среди которых известны и серьезные вредители растений. Личинки вишневых мух (*Rhagoletis cerasi* L.

и другие виды) повреждают плоды вишни и черемухи на юге СССР, дынная муха (*Myiopardalis pardalina* Big.) распространена на Кавказе; другие виды являются карантинными объектами, например средиземноморская плодовая (*Ceratitis capitata* Wd.) и маслинная (*Dacus oleae* Gmel.) мухи, распространенные в Южной Европе, Африке и других странах.

Семейство псилиды (Psilidae) — мелкие мушки с треугольной в профиль головой, *Sc* на крыльях укорочена, не достигает перерыва костальной жилки, анальная ячейка есть, вибриссы (щетинки у края рта) отсутствуют. Личинки растительноядны, у морковной мухи (*Psila rosae* F.) живут в корнях моркови и сильно вредят.

Семейство минирующие мухи (Agromyzidae) — мелкие мушки с округлой головой и аллейкой лобных щетинок, вибриссы есть, *C*, *Sc*, и анальная ячейка, как у предыдущего. Личинки в большинстве минируют листья различных растений.

Семейство плодовые мухи (Drosophilidae) — мелкие мушки без аллейки лобных щетинок, но с вибриссами, костальная жилка с 2 перерывами, глаза часто красные. Личинки развиваются в разлагающихся растительных остатках или минируют листья, мухи привлекаются некоторыми продуктами брожения и встречаются в домах, винных погребах, на гниющих плодах, вытекающем соке растений и пр. Знаменитая мушка — дрозофила (*Drosophila*) широко используется в генетических исследованиях.

Семейство злаковые мухи (Chloropidae) — мелкие голые, часто ярко окрашенные мушки, голова без аллейки лобных щетинок и без вибрисс, но с резко выделяющимся большим теменным треугольником, костальная жилка (*C*) с одним перерывом, *Sc* редуцирована, анальная ячейка отсутствует (рис. 174, *Б*). Личинки растительноядны, немногие хищны. Известные вредители злаков — зеленоглазка (*Chlorops pumilionis* Bjerk.), овсяная шведская муха (*Oscinella frit* L.) и др., их личинки живут в стеблях всходов, у более взрослых растений повреждается колос.

Семейство желудочные овода (Gasterophilidae) — насекомые средней величины, в волосках, ротовые органы недоразвиты; личинки паразитируют в пищеварительном тракте непарнокопытных (лошадей, ослов носорогов) и слонов. Широко распространен с лошадьми по всему свету лошадиный овод (*Gasterophilus intestinalis* Deg.); яйца откладываются на шерсть, личинки проникают в желудок, прикрепляются здесь к его слизистой оболочке и сильно истощают животных.

Семейство настоящие мухи (Muscidae) — серовато-бурые или черные, небольшие или довольно крупные мухи, голова с аллейкой лобных щетинок, 2-й членик усиков снаружи с продольным швом, эпимеры среднегруди без щетинок. Известно свыше 4 тыс. видов. Личинки по

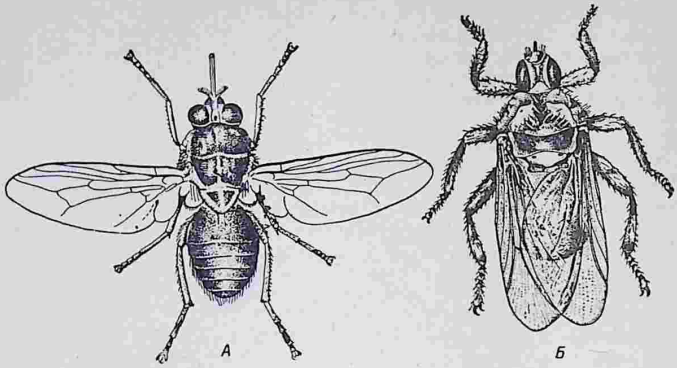


Рис. 175. Двукрылые: *А* — муха це-це *(Glossina)*; *Б* — конская кровососка *(Hippobosca equina)* (по Богданову-Катькову и Иммсу)

образу жизни разнообразны: 1) растительноядные, живут в тканях растений; 2) сапрофаги, живут в разлагающихся органических веществах животного или растительного происхождения (гниющие растения, навоз, фекалии человека и пр.); 3) хищники, нападают на живущих с ними в той же среде личинок обеих предыдущих групп; 4) немногие могут быть временными или постоянными паразитами. Взрослые мухи питаются нектаром цветов, на различных отбросах, содержащих белки и сахара, и на разлагающихся веществах, немногие относятся к кровососам.

Серьезными вредителями растений являются некоторые представители подсемейства *цветочных мух (Anthomyinae*; обычно выделяется в отдельное семейство) — такие, как капустные (*Hylemyia brassicae* Bouché и *H. floralis* Flln.) мухи, сильно вредящие корням капусты и других крестоцветных; лук сильно страдает от луковой мухи (*H. antiqua* Mg.), а листья свеклы минируют свекловичные мухи (*Pegomyia hyosciami* Pz., *P. betae* Crt.). Ряд видов — синантропы; они живут около человека за счет всевозможных отбросов. Это комнатная (*Musca domestica* L.), малая комнатная (*Fannia canicularis* L.), домовая (*Muscina stabulans* Flln.) мухи и пр. Комнатная и другие синантропные виды имеют большое эпидемиологическое значение как разносчики многих инфекций человека, особенно летних кишечных заболеваний (дизентерия, брюшной тиф). Из кровососов известна осенняя жигалка

(*Stomoxys calcitrans* L.), внешне она сходна с комнатной мухой, но имеет колюще-сосущий хоботок, личинки ее развиваются в соломистом навозе и в скоплениях гниющих растений. В тропической Африке распространены кровососущие мухи це-це *(Glossina)*, теперь выделяемые в отдельное семейство (рис. 175, *А*). Некоторые виды этих мух переносят трипаносом — возбудителей тяжелых заболеваний — африканской сонной болезни человека и болезни-наганы, поражающей домашний скот.

Семейство падальные мухи (Calliphoridae) — отличаются обычно металлической или блестящей окраской, эпимеры среднегруди со щетинками, ариста усиков длинноперистая. Личинки развиваются в трупах животных, в мясных отбросах, фекалиях и пр.; немногие паразитируют на млекопитающих, вызывая явление миаза, отдельные виды известны как паразиты насекомых и других беспозвоночных. Некоторые виды относятся к синантропам и встречаются в местах открытой продажи пищи, на бойнях, около мусорных ям, на экскрементах и пр.; эти виды имеют эпидемиологическое значение как механические переносчики микробов и яиц гельминтов. Из синантропов широко распространены синие (род *Calliphora*) и зеленые (род *Lucilia*) падальные мухи; некоторые из них могут откладывать яйца в незащищенные раны и вызывать факультативные миазы. Представители родов *Callitroga* и *Chrysomyia* известны в Африке, Америке и Австралии как возбудители миазов у овец и других домашних животных, причиняют большие потери в животноводстве; некоторые из них могут вызывать миазы и у человека. Из паразитов насекомых широко распространена *Stomorhina lunata* F.— паразит кубышек саранчовых.

Семейство серые мясные мухи (Sarcophagidae) — напоминает оба предыдущие семейства, но тело у этих мух, обычно серое, брюшко с шашечным рисунком. Личинки в трупах, гниющем мясе, навозе и фекалиях, некоторые могут вызывать миазы в теле домашних животных и человека, другие — паразиты насекомых. Известно более 2 тыс. видов; особенно многочисленны они в теплых широтах, немногие виды — синантропы. Известная вольфартова муха *(Wohlfahrtia magnifica* Mg.) живородяща, личинки откладываются на тело животных и иногда человека, проникают в ткани и вызывают очень болезненные и опасные миазы. Ряд видов рода *Blaesoxipha* паразитирует в теле саранчовых.

Семейство тахины, или *ежемухи (Tachinidae) (=Larvaevoridae)*, — тело в крепких щетинках, которые есть и на эпимерах среднегруди, ариста усиков голая, стерниты брюшка слабо выражены, не прикрывают края тергитов. Большое семейство, известно до 5 тыс. видов. Преимущественно паразиты насекомых, многие полезны истреблением вредителей. Яйца откладываются на тело, реже в тело хозяина, также на питающие хозяина растения; в последнем случае яйца попадают с пищей в его

кишечник. Есть также виды, у которых вылупившиеся личинки сами переходят на насекомых-хозяев. Мухи часто встречаются на цветках, где они питаются нектаром; поэтому цветущие нектароносы способствуют увеличению численности и полезной роли тахин как врагов вредных насекомых. Особенно сильно привлекают мух цветущие зонтичные, например семенники моркови.

Семейство овода (Oestridae) — тело в коротких волосках, без щетинок, ротовые органы рудиментарны; личинки паразитируют в млекопитающих. Делятся на носоглоточных *(Oestrinae)* и кожных *(Hypodermatinae)* оводов, которые нередко считаются отдельными семействами. Из носоглоточных широко распространены овечий *(Oestrus ovis* L.) и белоголовый *(Rhinoestrus purpureus* Br.) овода; они живородящи и самка на лету выбрызгивает личинок на ноздри животных. Личинки живут в носоглотке, вызывают сильное истощние животных, у овец возникает так называемая ложная вертячка, отчего они даже гибнут. Изредка эти овода выбрызгивают личинок в глаз человека, что может повести к слепоте, если быстро не оказать помощи. Кожные овода не живородящи, прикрепляют яйца на волосяном покрове животных. Личинки заканчивают свое развитие под кожей животного, где образуют твердые вздутия с отверстием для дыхания; созревшие личинки выходят наружу и окукляются в почве. Широко распространен бычий овод *(Hypoderma bovis* Deg.), личинки которого сосредоточиваются на спинной стороне крупного рогатого скота; приносит большой вред, вызывая порчу кож, снижение удоев молока и мясной продукции. На севере сильно страдает от оленьего овода *(Oedemagena tarandi* L.) северный олень.

Семейство кровососки (Hippoboscidae) — тело твердое, сплюснутое, голова маленькая, хоботок сильный, сверлящий, втяжной. Кровососы — паразиты млекопитающих и птиц. Самки рождают по одной готовой к окуклению личинке, которая вскоре и окукляется. Вследствие этой особенности биологии кровососок прежде выделяли в особый подотряд куклородных мух *(Pupipara)*; эта точка зрения теперь оставлена, так как сходное развитие обнаружено и у некоторых других живородящих мух, например у це-це (см. выше). Широко распространена конская кровососка — *Hippobosca equina* L., рис. 175, *Б*), еще сохранившая крылья; она нападает на лошадей и реже на крупный рогатый скот, скапливаясь массами на трудно доступных частях зада. Овечий рунец *(Melophagus ovinus* L.) лишен крыльев, внешне сходен с пастбищными клещами; истощает овец и снижает настриг шерсти.

ЭКОЛОГИЯ

Организм без внешней среды, поддерживающей его существование, невозможен, поэтому в научное определение организма должна входить среда, влияющая на него.

И. М. Сеченов

Автономный организм вне связи с земной корой реально в природе не существует. Его надо брать в его среде, ... правильнее в биосфере.

В. И. Вернадский

Подчинить основные принципы экологии стремлению человечества увеличить пищевые ресурсы, избежать загрязнения среды, создать самоподдерживающуюся экосистему космического корабля...

Е. П. Одум

ВВОДНЫЕ ПОНЯТИЯ

Предмет и содержание экологии. Все организмы составляют неотъемлемую часть той среды, в которой они обитают. Поэтому нельзя представить себе организмы как нечто независимое от всей совокупности внешних условий жизни. Взаимоотношения организма со средой и их последствия изучаются экологией (от греческих слов oikos, или ekos, — жилище, местопребывание и logos — наука).

Научные истоки экологии ведут свое начало с середины XIX в., хотя отдельные экологические представления возникали и раньше, иногда задолго до этого. Но в сущности лишь XX в. является веком бурного развития экологических идей и окончательного оформления экологии в самостоятельную биологическую научную дисциплину со своими методами исследования, с обширными научными задачами и тесной связью с практикой.

Помимо того, экологические идеи пронизывают многие другие биологические и прикладные дисциплины, в том числе общую энтомологию, сельскохозяйственную, лесную, медицинскую и ветеринарную энтомологию, паразитологию, зоогеографию, гидробиологию, охотничье-промысловое дело, науку о рыбном хозяйстве и пр.

Применительно к общей энтомологии и прикладным энтомологическим дисциплинам изучение экологии отдельных видов насекомых составляет важнейшую часть научных исследований; без проведения таких исследований невозможно решение ряда теоретических и практических задач, в частности, немыслима разработка методов борьбы с вредными видами и методов прогноза их массовых размножений.

Но виды в реальной природе существуют в виде популяций — естественных совокупностей особей одного вида. Поэтому изучение экологии вида должно осуществляться на двух уровнях — вначале путем изучения экологии отдельных особей, затем путем изучения экологии популяций. Так возникает разделение экологии на *аутэкологию*, с одной стороны, т. е. экологию особи, или индивидуума, и *популяционную экологию* — с другой.

Высшей формой жизни являются экологические системы видов, т. е. совокупная жизнь всех организмов, всех видов. Эти виды, населяя ту или иную территорию, связаны между собой и с местообитанием, образуют особые группировки организмов — их сообщества, или биоценозы. Возникает третий уровень экологического изучения организмов — *экология сообществ,* или *биоценология.* Этот биоценотический подход к изучению экологии организмов в сущности обеспечивает наиболее глубокое и полное познание в целом живого покрова нашей планеты — как высшего проявления жизни на Земле.

Факторы среды. Организмы существуют в трех первичных средах обитания — воздухе, воде и почве. Эта внешняя среда непрерывно взаимодействует с организмами, создает для них те или иные условия жизни и слагается из отдельных *экологических факторов.*

Все разнообразие этих факторов среды может быть сведено к следующим четырем категориям.

1. *Абиотические,* или неорганические, факторы: воздействие на организм климатических условий (тепла, влажности, света и пр.), а также таких факторов, как сила тяготения, состав и свойства атмосферы, радиоактивность, рельеф поверхности и пр.

2. *Гидро-эдафические,* или водно-почвенные, факторы: воздействие воды и почвы как особых сред обитания организмов. Применительно к экологии насекомых эта категория факторов, особенно почвенные факторы, имеет очень важное значение.

3. *Биотические,* или органические, факторы: воздействие на организмы живых сил природы, взаимоотношения между организмами на основе питания, внутривидовые отношения и пр.

4. *Антропические* факторы: воздействие на природу и организм деятельности человека — освоение земель под посевы и посадки культурных растений, вырубка лесов, строительство гидросооружений, пассивный и активный завоз различных иноземных животных и растений, борьба с вредителями и пр.

Первые три категории факторов являются первичными, или природными; они существовали в природе еще до появления человека. Что касается антропических факторов, то они представляют собой категорию вторичных факторов, возникших как качественно новое явление в жизни нашей планеты.

Однако эта классификация экологических факторов составляет лишь первую ступень в понимании взаимоотношений организмов со средой и не вскрывает всей сущности этих взаимоотношений. Прежде всего указанное деление среды не учитывает ее изменчивости. Помимо того, экологические факторы действуют на организм по-разному — одна часть этих факторов создает для них необходимые условия существования, а другая часть не является необходимой для организмов. Следовательно,

при анализе экологических факторов надо учитывать их необходимость, изменчивость и наличие приспособительных реакций у подвергающегося воздействию организма.

Одна из попыток учесть эти обстоятельства была сделана А. С. Мончадским, предложившим свою систему классификации экологических факторов. Всю совокупность последних он подразделил на две основные группы — факторы, изменяющиеся закономерно периодически и факторы, изменяющиеся без закономерной периодичности.

К группе закономерно изменяющихся факторов отнесены суточные и сезонные воздействия света, тепла, влаги, растительной пищи, а также взаимодействия особей одного и того же вида между собой. В целом это главным образом абиотические, гидроэдафические и частью биотические факторы. Их воздействие вызывает у организмов приспособительные реакции, нередко очень совершенные.

Что касается факторов, изменяющихся без закономерной периодичности, то к их числу отнесены такие воздействия, как влияние естественных врагов — паразитов, хищников и возбудителей болезней, а также деятельность человека. Следовательно, это в основном биотические и антропические факторы. Вследствие слабой приспособленности к воздействию этих факторов или полного ее отсутствия роль их может сильно сказываться на условиях существования организмов и динамике их численности.

Экологические свойства видов. Виды по своим требованиям к среде очень неодинаковы и часто резко различаются друг от друга. Одни из них, например, более требовательны к теплу, т. е. являются теплолюбами, или *термофилами*, другие же относятся к холодолюбам, или *криофилам;* различают также влаголюбов — *гигрофилов* и сухолюбов — *ксерофилов,* обитателей растительного покрова — *фитофилов* и обитателей поверхности или толщи почвы — *геофилов* и т. д. Равным образом одни виды избирают для жизни только целинные земли, тогда как другие могут заселять и распаханные участки и пр. Этот выбор условий жизни определяется наследственными качествами вида, выработавшимися в процессе его эволюции, и составляет одно из важнейших свойств вида. Такое избирательное отношение вида к экологическим условиям обозначается понятием требования вида. Последние являются таким же непременным свойством вида, как его морфологические и физиологические особенности.

Помимо того, виды различаются между собой неодинаковой широтой требований к факторам среды и неодинаковой терпимостью к их изменчивости. Некоторые виды способны переносить довольно широкий диапазон изменения того или иного условия среды, другие же, наоборот, проявляют очень строгую избирательность, могут нормально существовать только в строго определенном узком его диапазоне.

Например, многие саранчовые и ряд других насекомых отличаются своей многоядностью, т. е. могут питаться разнообразными растениями, относящимися к разным ботаническим семействам. С другой стороны, такие виды, как гороховая зерновка или виноградная филлоксера, проявляют строгую избирательность к кормовому растению: первая может жить и развиваться только на горохе, а вторая — только на виноградной лозе. Эта различная широта требований вида к факторам среды обозначается понятием *экологическая пластичность,* или экологическая валентность вида.

В связи со сказанным различают экологически пластичные, т. е. более выносливые, или *эврибионтные* виды, и экологически непластичные, т. е. мало выносливые, или *стенобионтные* виды (от греческих слов eyros — широкий и stenos — узкий). Если же подразумевается какой-либо определенный экологический фактор, например тепло, влажность среды, пища, местообитание и пр., то в зависимости от пластичности вида говорят о эвритермных и стенотермных, эвригигробионтных и стеногигробионтных, эврифагных и стенофагных, эвритопных и стенотопных видах и пр.

В целом специфичность требований к факторам среды и экологическая пластичность вида составляют его характерные черты, образуют его экологические параметры. Последние являются очень важными показателями свойств вида, его наследственных качеств и в целом составляют его *экологический стандарт.*

Проявляя избирательность по отношению к факторам среды, организмы тем самым как бы подчеркивают неравноценность этих факторов в создании благополучных условий жизни видов. Одни из этих факторов среды в процессе эволюции стали жизненно необходимыми; это соответствующие источники пищи, определенные показатели тепла, влажности среды и пр. Такие факторы среды нередко обозначают понятием *условия существования.* Другие факторы могут не играть заметной положительной роли в жизни вида, будучи для него, следовательно, безразличными или даже отрицательными; это, например, присутствие неподходящих кормовых ресурсов, неблагоприятных местообитаний, различных естественных врагов — паразитов и хищников и пр.

Таким образом, разнообразие и изменчивость факторов среды в реальной природе составляет лишь одну сторону тех сложных взаимоотношений, которые возникают у организма со средой. Другой не менее важной стороной является специфика избирательности по отношению к факторам среды, т. е. экологический стандарт вида. Взаимодействие этих двух сторон приобретает характер сложного и богатого содержанием явления, без вскрытия которого невозможно глубокое изучение экологии вида и экологии сообществ видов.

Важнейшие задачи экологии. Вследствие изменчивости экологических факторов взаимодействие организмов со средой приобретает дина-

мический характер. Важнейшим и непосредственным результатом воздействия изменяющихся факторов среды является изменение численности особей вида, фауны и группировок организмов, или биоценозов, происходящее во времени и пространстве. Показателем изменения численности особей у насекомых во времени являются массовые появления вредных видов в те или иные годы, например хлебных клопов-черепашек, саранчи, капустной белянки и др. Примерами изменения численности особей в пространстве могут служить изменение границ распространения колорадского жука, залет стай саранчи и пр.

Это изменение численности особей того или иного вида осуществляется в природе двумя экологическими механизмами: воздействием среды на плодовитость особей вида и воздействием на их выживаемость. Благодаря этим механизмам происходит либо возрастание, либо уменьшение численности особей вида в природе; другими словами, через изменение плодовитости и выживаемости численность особей вида находится в динамическом, т. е. изменчивом состоянии. Такое изменение численности особей вида во времени и пространстве нередко обозначается понятием *популяционная динамика* вида.

Что касается изменения фауны и биоценозов, то наиболее заметно они происходят под воздействием деятельности человека, т. е. антропических факторов — распашки целинных земель, вырубки леса, завоза полезных или проникновения вредных видов и пр.

Существенную сторону экологии составляет также изучение приспособлений видов к среде, обеспечивающие им через разносторонние связи со средой успешное развитие и существование. Эти приспособления могут проявляться в особенностях морфологии, физиологии и биологии вида.

Наконец, деятельность самих организмов и создаваемая ими органическая продукция оказывают огромное влияние не только на другие организмы, но и на среду жизни в целом — воздух, воду и почву.

Сказанным выше определяются роль и значение экологии в изучении организмов и ее научные задачи. Эти задачи могут быть сведены к трем основным положениям: 1) изучение уровня численности особей в популяциях и обеспечивающих его видовых приспособительных особенностей; 2) изучение закономерностей формирования и динамики биоценозов, их биологической продуктивности; 3) изучение характера воздействия и роли отдельных видов и их совокупностей в круговороте веществ и энергии в биосфере.

Применительно к общей энтомологии и к прикладным энтомологическим дисциплинам эти задачи имеют более узкий характер. Первоначальным этапом должно быть изучение действия экологических факторов на виды и сообщества насекомых с познанием закономерностей динамики численности видов и их состава; при решении практических задач

возникает необходимость в переходе к заключительному этапу: познанию и разработке путей активного изменения условий существования вредных и полезных видов — для экологического подавления первых и создания благоприятных условий для вторых. Очень важной стороной прикладных экологических исследований является также разработка методов прогноза возможных изменений численности особей у конкретных вредных или полезных видов, а также изменений в составе этих видов.

АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Температура среды. Среди абиотических факторов важнейшее значение в создании условий жизненной среды имеют климатические факторы — тепло, влажность, свет, движение воздуха. Из них особо важную роль для насекомых приобретает тепловой, или термический, фактор. Объясняется это тем, что насекомые, как уже указывалось в разделе «Анатомия и физиология», являются пойкилотермными организмами, т. е. имеют непостоянную температуру тела. В связи с этим жизнедеятельность насекомых, их поведение, скорость развития, а также и популяционная динамика нередко определяются температурными условиями среды; эти условия часто приобретают значение главнейшего, или ведущего, экологического фактора.

Температура тела насекомого и его состояние закономерно изменяются при изменении внешних температур (рис. 176). Активная жизнедеятельность насекомого возможна лишь в пределах определенного диапазона температур, который у разных видов может быть различным; на рис. 176 этот диапазон находится между 15—38° С, при оптимуме 26° С. Выше и ниже этой температурной зоны активности насекомые утрачивают способность быть активными, впадают в состояние либо теплового, либо холодового оцепенения (окоченения); однако при этом еще сохраняется способность вернуться к активному состоянию, если температура среды вновь вернется в пределы зоны активности.

Но слишком сильное повышение или понижение температуры среды, выходящее за пределы физиологических возможностей особи или вида, вызовет гибель организма. Произойдет полное нарушение жизненных процессов, в организме возникнут необратимые биохимические изменения.

Понижение температуры среды ниже 0° С вначале вызывает переохлаждение соков: они остаются незамерзающими вследствие содержания в них солей. При дальнейшем охлаждении среды понижение температуры соков может достичь так называемой критической точки, или точки максимального переохлаждения. В этом случае произойдет частичное замерзание и частичная кристаллизация соков с освобождением скрытой теплоты плавления; последняя на короткий промежуток времени поднимает

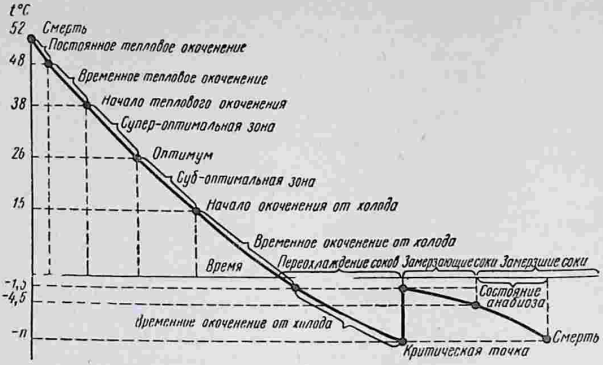


Рис. 176. Кривая Бахметьева, характеризующая изменение состояния насекомого под воздействием температуры среды (из Яхонтова по Бахметьеву)

температуру тела. Такое поднятие температуры соков тела приобретает значение последней защитной реакции организма и может спасти жизнь. Но дальнейшее понижение температуры среды вызывает новое падение температуры соков, окончательное их замерзание и гибель насекомого. Такие закономерности воздействия температуры на насекомых впервые были вскрыты П. И. Бахметьевым в самом конце XIX — начале XX в.; вследствие этого изображенная на рис. 176 кривая нередко обозначается как кривая Бахметьева.

Холодостойкость, или способность переживать воздействие пониженных температур, имеет очень большое значение в динамике численности и в распространении насекомых. Начатая изучением еще Бахметьевым, холодостойкость насекомых изучалась впоследствии многими авторами.

Как оказалось, холодостойкость не является величиной постоянной для одного и того же вида и в сильной степени изменяется в зависимости от его физиологического состояния и биохимических особенностей. С другой стороны, разные виды обладают различной холодостойкостью; одни из них, особенно виды из более теплого климата, гибнут при сравнительно незначительных опусканиях температуры ниже 0° С, другие же способны выдерживать значительное охлаждение в эксперименте — до —30, —50 и в опытах Л. К. Лозина-Лозинского с гусеницами стеблевого мотылька даже до —80 и —190° С. Объясняется это тем, что у многих

насекомых гибель наступает вскоре после начала кристаллизации воды в их теле, т. е. вскоре по достижении *критической точки,* или точки максимального переохлаждения, тогда как у немногих других видов или отдельных особей имеется способность к глубокому охлаждению, при котором они выдерживают воздействие температур, лежащих значительно ниже критической точки.

Переохлаждение соков играет физиологически защитную роль против кристаллизации воды, которая часто приводит к гибели насекомого. При этом оказалось, что уровень холодостойкости и, следовательно, точки максимального переохлаждения зависит в высокой степени от содержания воды в организме. Это содержание определяется процентным количеством всей воды по отношению к сырому весу тела.

Так, активные гусеницы стеблевого мотылька при содержании в теле 67—69% воды имели критическую точку минус 11—15° С; у диапаузирующих гусениц при содержании воды 56—57% точка максимального переохлаждения понизилась до минус 21—25° С. Установлено также, что холодостойкость некоторых видов может быть повышена путем искусственного отнятия у них воды, например при помещении их в эксикатор с хлористым кальцием или в другую сухую среду. Например, у личинок комнатной мухи подсушивание их тела со снижением веса на 4% понизило их точку переохлаждения с —12 до —22° С. Эти опыты с искусственной холодовой закалкой также свидетельствуют о зависимости холодостойкости от содержания воды в организме.

Однако в других случаях такой простой зависимости не получается. Оказалось, что нередко холодостойкость определяется не одним содержанием воды в организме, а ее физическим состоянием. Так, опытами Н. Л. Сахарова было установлено, что хорошо выкормившиеся, богатые резервами гусеницы озимой совки вымерзают только при —11° С, тогда как у водянистых недокормившихся гусениц с недостаточным содержанием резервов в теле холодостойкость снижается и они гибнут уже при —6° С. Это явление объясняется тем, что у хорошо выкормившихся упитанных особей насекомых в теле накапливаются гидрофильные коллоиды, например, в виде гликогена, способные удерживать воду как на своей поверхности, так, возможно, и путем химической связи. Такая прочно удерживаемая вода получила название *связанной воды;* она иногда составляет до 50% и более от всей содержащейся в теле воды и отличается способностью к большому переохлаждению. Этим связанная вода может быть противопоставлена *свободной воде,* легко теряемой организмом; потеря эта происходит вследствие отсутствия в нем физических и химических механизмов, удерживающих свободную воду. Наоборот, связанная вода оказывает большое сопротивление воздействию холода и замерзает при более низких температурах, нежели свободная вода. Замерзание же воды при высоком содержании ее в организме приводит

к его обезвоживанию, и к необратимым изменениям протоплазмы, влекущим за собой смерть.

Помимо роли связанной воды, существенное значение в повышении холодостойкости приписывается также и *интермицеллярной воде* — она заполняет ультрамикроскопические капиллярные пространства в протоплазме (Р. С. Ушатинская). Интермицеллярная вода, как и связанная, обладает большой способностью к переохлаждению в силу физических причин; известно, что помещенная в капилляры обыкновенная вода может быть тем сильнее переохлаждена, чем меньше диаметр капилляров.

Таким образом, холодостойкость насекомого обусловливается как содержанием воды в организме, так и ее физическим состоянием, т. е. соотношением между свободной водой, с одной стороны, и связанной и интермицеллярной водой — с другой.

Скорость развития насекомых как пойкилотермных животных в значительной мере зависит от температурных условий среды. Как оказалось, развитие насекомого может протекать лишь в пределах определенных температурных границ — верхней и нижней; выше верхней температурной границы и ниже нижней температурной границы физиологические процессы тормозятся и развитие прекращается. Соответственно сказанному эти границы получили название верхнего и нижнего *порогов развития;* иногда их называют также биологическими нулями развития.

Температуры, лежащие выше нижнего порога развития и не выходящие за пределы верхнего порога, получили название *эффективных температур*; только они могут обеспечить развитие насекомого, т. е. только они обладают способностью вызвать активизацию физиологических процессов и дать надлежащий эффект — вывести насекомое из нулевого состояния развития.

Определение величины эффективной температуры невозможно без знания нижнего порога развития. Если последний известен, то эффективная температура легко узнается по наблюдаемой температуре (t) с вычетом температуры порога развития (t_1), т. е. по разности $t-t_1$. Например, наблюдаемая температура равна 25° С, а порог развития 10° С; следовательно, эффективная температура равна 15° С.

Для завершения всего своего развития каждому виду насекомого необходимо определенное количество тепловой энергии; это ее количество обозначается понятием *сумма эффективных температур,* или просто *сумма тепла (С)*. Она может быть определена путем перемножения эффективной температуры ($t-t_1$) на продолжительность развития в днях (n), т. е. по формуле

$$C=(t-t_1)n.$$

Эта зависимость длительности и скорости развития от температуры может быть показана и графически (рис. 177). Линия длительности раз-

вития при этом приобретает характер гиперболы, а линия скорости развития в процентах — прямой. Гипербола развития для того или иного вида насекомого может быть построена на основании экспериментального определения в термостатах длительности развития не менее чем при двух различных температурах, что позволит вычислить и порог развития.

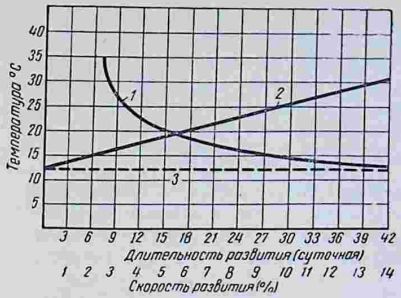


Рис. 177 Схема зависимости развития насекомого от температуры (по Кожанчикову):
1 — длительность развития в сутках, *2* — скорость развития в процентах, *3* — порог развития

Как показали многочисленные исследования, сумма эффективных температур, необходимая для развития особей того или иного вида, является для этого вида величиной более или менее постоянной, если нет осложняющих влияний или если прочие условия жизни находятся в оптимуме. В связи со сказанным, сумма эффективных температур, необходимая для развития одной полной генерации, нередко обозначают также понятием *термальная константа*. Она является довольно характерным видовым признаком и величина ее определяет степень требовательности вида к теплу как к экологическому фактору.

Ниже приводятся данные о пороге развития и сумме эффективных температур у некоторых видов насекомых (по И. В. Кожанчикову и другим авторам).

Таблица 1

Название вида	Нижний порог развития (*t*)	Сумма эффективных температур (*C*)
Яблонная тля (*Aphis pomi* Deg.)	7,0	114
Комнатная муха (*Musca domestica* L.)	12,0	230
Амбарный долгоносик (*Calandra granaria* L.) .	11,0	360
Капустная моль (*Plutella maculipennis* Curt.) .	9,8	380
Шведская муха (*Oscinella frit* L.)	8,0	400
Озимая совка (*Agrotis segetum* Schiff.)	10,0	1000
Рыжий таракан (*Blattella germanica* L.) . . .	6,5	1900

На основании этих данных можно примерно определить продолжительность развития при тех или иных постоянных температурах. Так,

например, при 21° С амбарный долгоносик будет развиваться около 36 дней: (21—11)×36=360, а комнатная муха — 25,5 дней: (21—12)× ×25,5=230.

По порогу развития и термальной константе можно рассчитать также число возможных поколений того или иного вида в какой-либо географической точке. Для этого необходимо взять средние многолетние температуры за все месяцы вегетационного периода и подсчитать сумму тепла, т. е. эффективных температур, которая набирается в данной географической точке выше порога развития изучаемого вида.

Например, расчет показывает, что в районе Ленинграда (г. Пушкин) в течение мая — сентября набирается примерно 740° С эффективных температур при пороге 8° С.

Таблица 2

Месяц	Число дней	Средняя многолетняя температура (°С)	Расчет
Май	31	9,2	(9,2—8)×31=37,2
Июнь	30	13,8	(13,8—8)×30=174,0
Июль	31	16,6	(16,6—8)×31=266,6
Август	31	14,7	(14,7—8)×31=207,7
Сентябрь	30	9,8	(9,8—8)×30=54,0
			Сумма 739,

Сопоставление этой полученной для окрестностей Ленинграда суммы эффективных температур с термальной константой шведской мухи создает впечатление, что она здесь не имеет достаточного тепла для развития двух полных поколений. Фактически же шведская муха имеет здесь три поколения.

Несовпадение расчетных и фактических данных объясняется тем, что шведская муха является обитателем приземного слоя воздуха, который имеет более высокую температуру, нежели метеорологические показатели, полученные в специальной будке. Следовательно, необходимо ввести поправку на разницу между показаниями температуры в метеорологической будке и в приземном слое воздуха; наблюдения показывают, что эта разница достигает в среднем 3—5° С. Если принять для района Ленинграда разницу в 3° С, то к цифре 739° надо добавить еще 459° (получаемых от перемножения 153 дней на 3); таким образом, получается цифра 1198°, что примерно и соответствует трем поколениям шведской мухи

Применяя ту же методику, можно рассчитать число возможных генераций в разных зонах СССР, например, у капустной моли, которая также живет в приземном слое воздуха.

Таблица 3

Наименование пунктов	Набирающаяся сумма тепла	Число поколений	
		по расчету	фактическое
Пушкин (близ Ленинграда)	760	2,0	2—3
Омск	1150	3,0	3—4
Краснодар	2300	6,0	5—6
Ташкент	2800	7,4	8—10

Приведенные расчеты довольно хорошо совпадают с фактическим числом генераций капустной моли в перечисленных географических точках; разница может быть объяснена тем, что расчет сделан по средним многолетним температурам, тогда как в отдельные жаркие или прохладные годы набирающаяся сумма тепла может быть больше или меньше средних показателей.

Метод суммы эффективных температур и гипербола развития используются также для определения сроков возможного появления в природе тех или иных фаз развития вредителей, сроков яйцекладки, возможности и продолжительности развития отсутствующих в данной местности опасных иноземных вредителей и пр.

Однако гипербола развития обладает лишь относительной точностью. Не следует преувеличивать и постоянство суммы эффективных температур; она не может быть константной в математическом смысле, так как обнаруживает изменчивость при отклонении условий среды от оптимума и у особей из разных частей ареала. Кроме того, скорость развития, а отсюда и продолжительность его может сильно изменяться под воздействием длины фотопериода, условий питания, сухости воздуха. Эти факторы осложняют развитие явлением диапаузы, благодаря чему расчет числа генераций или сроков появления той или иной фазы только на основании термальной константы может привести к ложным данным. Она является всего лишь примерной биологической величиной, устойчивой только в строго определенном диапазоне других факторов среды. Из этого следует, что расчет возможного числа поколений и фенологических показателей вида по методу эффективных температур и гиперболе развития следует производить с большой осмотрительностью и лишь в том случае, если есть уверенность, что другие факторы среды не искажают роль термического фактора.

Для определения продолжительности развития в зависимости от температурных условий предлагались различные другие методы, здесь не рассматриваемые. Отметим лишь то обстоятельство, что они либо также относительны, как и рассмотренные выше, либо трудно применимы на практике и имеют лишь теоретический интерес.

Влажность среды. Показатели влажности среды разнообразны, но в экологии насекомых наибольшее значение имеет относительная влажность воздуха, т. е. процент насыщения его водяными парами. Действие влажности сказывается разнообразно; оно изменяет содержание воды в тканях насекомого, а в связи с этим влияет на его поведение, его выживаемость и плодовитость. В одних случаях влажность среды действует непосредственно, в других — она действует через посредство принимаемой насекомым пищи или через другие факторы среды.

Обладая малыми размерами тела и, следовательно, большой поверхностью испарения, насекомые оказываются очень зависимыми от влажности среды как экологического фактора. Особенно это относится к обитателям открытой воздушной среды; здесь относительная влажность воздуха лишь в особых случаях достигает 100%, в большинстве же она ниже точки росы, что неизбежно создает условия для испарения насекомыми воды. Удержание в организме влаги в нужных пределах требует специальных механизмов как особых приспособлений для поддержания должного равновесия между организмом и средой. Такими приспособительными механизмами, регулирующими водный обмен у насекомых, являются морфологические, физиологические и экологические адаптации.

К числу морфологических приспособлений, или адаптаций, относятся развитие на покровах водонепроницаемой эпикутикулы, образование на теле у ряда тлей, червецов и других насекомых воскового налета или покрова, утолщение кутикулы, строение дыхалец, строение куколок и образование кокона и пр.

Вопрос о гигрофобной функции эпикутикулы уже рассматривался раньше (см. стр. 50); аналогичную функцию выполняют и восковые образования на коже. Что касается толщины кутикулы, то особенно значительна она у многих обитателей пустынь и сухих степей из числа саранчовых, кузнечиков, тараканов, жуков и других насекомых; в частности, среди жуков очень толстая кутикула свойственна характерным обитателям сухих ландшафтов — чернотелкам.

Строение дыхалец играет также существенную роль в регулировании испарения в разных по увлажнению средах, так как испарение воды из тела насекомых происходит в значительной степени с поверхности трахейной системы через дыхальца. В связи с этим особо большое значение может иметь размер дыхалец. Показателем величины дыхалец является так называемый *дыхальцевый индекс* — процентное отношение длины переднего грудного дыхальца к длине всей груди.

Оказалось, что у ряда кровососущих двукрылых, как комары, москиты и мокрецы, величина дыхальцевого индекса характеризует степень влаголюбивости видов: более влаголюбивые виды имеют и больший дыхальцевый индекс, следовательно, испаряют воду менее экономно и способны жить только во влажной среде, тогда как сухоустойчивые виды

имеют малый дыхальцевый индекс, испаряют более экономно и способны жить в более сухой среде.

Например, белый малярийный комар (*Anopheles pulcherrimus* Theob.) имеет малые размеры дыхалец (дыхальцевый индекс 7,53), поэтому отличается большой сухоустойчивостью и способен в дневные часы оставаться в местах с сухим воздухом и высокой температурой — среди зарослей растений, в сараях, пещерах и пр. Другой вид малярийного комара — *A. algeriensis* Theob., наоборот, чрезвычайно влаголюбив, имеет большие дыхальца (дыхальцевый индекс 10,75) и при попадании в сухой воздух быстро гибнет.

В особенностях строения куколок насекомых с полным превращением также можно найти черты приспособления к жизни в условиях различной влажности. Так, открытые куколки жуков и перепончатокрылых имеют нежные, тонкие покровы, легко проницаемые для воды и газов, и у многих видов располагаются в почве, обычно в земляных колыбельках, где влажность воздуха близка к 100%. Развитие таких открытых куколок в воздушной среде было бы сопряжено с большой потерей влаги и неизбежной гибелью; но у открыто живущих видов куколка заключена в кокон, который и предохраняет от излишней потери влаги. У имеющих покрытую куколку чешуекрылых образование кокона наблюдается обычно у видов, окукливающихся открыто на растениях (коконопряды, шелкопряды, павлиноглазки и др.) или в поверхностном, легко высыхающем горизонте почвы (луговой мотылек из огневок); виды же, окукливающиеся глубоко в почве, где влажность всегда высокая, не делают коконы (совки). Иногда один и тот же вид насекомого ведет себя по-разному в условиях различного увлажнения; во влажной среде не делает кокона, а в сухой — прядет его; это, например, отмечено у личинок жука известного амбарного вредителя — рыжего мукоеда (*Laemophloeus ferrugineus* St.) из семейства плоскотелок (*Cucujidae*). Значение кокона как приспособления к уменьшению потери влаги особенно наглядно вытекает из такого опыта: у вынутых из шелкового кокона куколок тутового шелкопряда потеря веса в 5 раз больше, чем у нормально развивающихся, т. е. заключенных в коконе куколок.

Жизнь под щитком характерна для многих кокцид; у них под щитком происходит развитие яйца и большая часть жизни вида. У яблонной моли (*Hyponomeuta mallinelus* Zell.) яйца также откладываются под щиток, образованный выделениями придаточных половых желез; здесь же происходит зимовка гусениц, которые весной вбуравливаются в листья, делают в них мины и, следовательно, живут под защитой тканей растения. Лишь позднее, достигнув более крупных размеров, гусеницы начинают вести открытый образ жизни.

К числу физиологических механизмов регулирования водного баланса тела насекомого относятся такие приспособления, как отсасывание воды

задней кишкой из непереваренных остатков пищи, как поглощение влаги покровами при контакте с ней, как поступление влаги в организм с пищей и пр.

Что касается экологических приспособлений, то они прежде всего проявляются в изменении местообитания особи. Так, почвообитающие насекомые при подсыхании верхних горизонтов почвы совершают *вертикальные миграции,* спускаясь в более глубокие слои, где сохраняется 100% влажность воздуха или близкие к ней показатели. При увлажнении же верхних горизонтов происходит перемещение вверх. Вертикальные миграции отмечены у личинок жуков — таких, как проволочники (личинки щелкунов) и личинки хрущей, у почвообитающих гусениц и др. Подвижные наземные формы насекомых — такие, как саранчовые, кузнечиковые, цикадовые, клопы и др., в засушливое время перемещаются на более пониженные, сырые места.

Многие насекомые перед окуклением, зимовкой или диапаузой перемещаются на новые места, чтобы поставить себя в условия высокой влажности. Одни из них собираются под растительными остатками и в лесной подстилке; к ним относятся клопы-черепашки, многие долгоносики, например гороховые, клеверный и другие, земляные блошки и пр. Другие виды уходят для переживания этих периодов жизни в почву, где влажность среды более постоянная, чем в наземных условиях; таковы гусеницы многих совок, многие жуки-долгоносики и пр. Некоторые укрываются в трещинах на коре деревьев или под отставшей корой или в дуплах, например гусеницы яблонной плодожорки; другие делают зимние гнезда, например гусеницы бабочки-златогузки; третьи остаются в тканях растений — в стеблях , в галлах и пр., например трипсы, гусеницы и куколки бабочек-стеклянниц, личинки и куколки некоторых жуков-усачей и др.; четвертые скручивают листья, например тли, жуки-трубковерты, листовертки и пр. Усиленное выделение тлями медвяной росы также рассматривается как приспособление к жизни в условиях недостаточной влажности воздуха. Пропуская через кишечник большое количество воды, эти насекомые тем самым препятствуют высыханию тела, создавая и в своих тканях и в окружающей воздушной среде высокое содержание влаги; в условиях насыщенного влагой воздуха выделение медвяной росы прекращается.

Однако по степени требования к влажности среды насекомые неоднородны, проявляют различную избирательность и среди них можно различать три группы видов: крайне влаголюбивых, или *гигрофилов,* средне влаголюбивых, или *мезофилов*, и сухолюбивых, или *ксерофилов.* Может наблюдаться и такое положение, когда в одних фазах развития насекомое является ксерофилом, а в других — мезо- или гигрофилом; в частности, повышенная требовательность к влажности среды часто наблюдается в фазе яйца, молодых личиночных стадиях и в фазе куколки, тогда

как более развитые личинки и взрослые особи нередко оказываются ксеро- или мезофилами. Выше, при рассмотрении приспособлений к регулированию водного баланса тела, уже приводились примеры высокой требовательности к влажности среды у кукулок ряда насекомых. Известно также, что при засухе и суховеях может происходить массовая гибель яиц гессенской и шведской мухи; с другой стороны, у такого довольно сухолюбивого вида, как марокканская саранча, слишком сырая весна может вызвать гибель перезимовавших в почве яиц.

В соответствии со своей избирательностью к влажности среды различные виды заселяют неодинаковые местообитания. Гигрофильные виды (или те или иные фазы их развития) заселяют сырые места, мезофильные — среднеувлажненные, а ксерофилы — сухие местообитания. Так, например, стеблевой мотылек может считаться гигрофилом, так как явно предпочитает такие местообитания, как долины рек и другие пониженные места с избыточным увлажнением; оптимальная относительная влажность воздуха у этого вида находится в пределах 80—100%.

Озимая совка может считаться мезофилом, так как ее оптимум относительной влажности воздуха лежит в пределах 50—80%; поэтому она обычно заселяет такие места, как паровые поля, пропашные культуры и другие аналогичные местообитания и лишь на крайнем юге переходит на более увлажненные участки. Примером ксерофильного насекомого может быть пустынная саранча (*Schistocerca gregaria* Forsk.), распространенная в сухих районах Африки и Юго-Западной Азии; оптимальная влажность воздуха для взрослой фазы пустынной саранчи равна примерно 40—60%.

Однако все эти показатели являются в значительной степени условными, так как в реальной природе действие влажности на насекомых часто практически неотделимо от действия других экологических факторов, и в первую очередь температуры и пищи.

Влияние влажности через посредство пищи особенно хорошо прослеживается на амбарных вредителях. Так, амбарный долгоносик питается зерном с содержанием влаги не более 20%, но наиболее оптимальные условия для жизни и размножения создаются при 14—16% влажности. Зерно с влажностью 12% тормозит размножение долгоносика, а при 11% он гибнет. На этом основан один из важнейших предупредительных методов борьбы с данным вредителем — хранение хорошо просушенного зерна.

Недостаток влаги в природе во время засухи может ухудшить условия питания у ряда растениеядных видов. Так, известны случаи массовой гибели личинок саранчовых при сильном выгорании травянистой растительности, служащей пищей этим насекомым. Засуха также угнетает цветение растений и резко сокращает накопление нектара в цветках. Все это сильно ухудшает нектарное дополнительное питание бабочек озимой совки, лугового мотылька и других потребителей нектара; в результате у

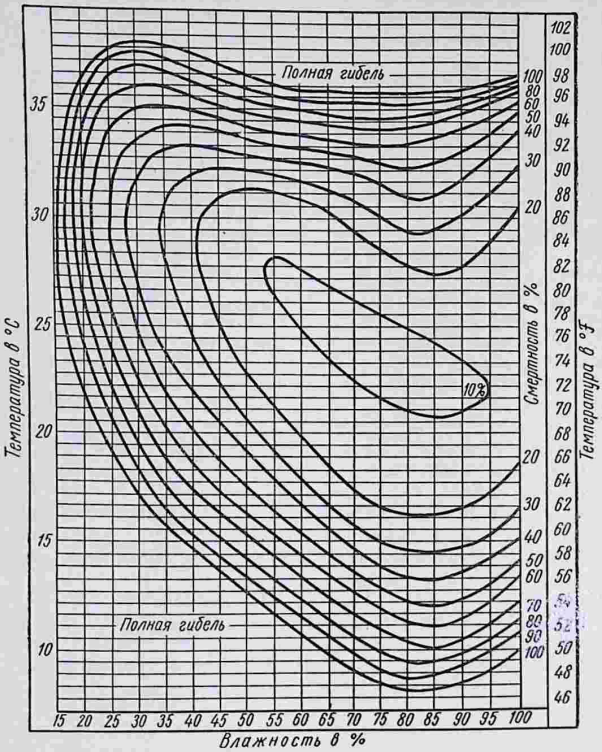


Рис. 178. Термогигрограмма развития куколок яблонной плодожорки (на ординатах нанесена температура, на абсциссах — влажность в процентах; кривые показывают смертность в процентах) (по Шелфорду)

таких видов происходит резкое снижение плодовитости, а иногда наблюдается и полное бесплодие. Недостаток капельной влаги (росы и пр.) снижает плодовитость яблонной плодожорки.

Засуха и высокая температура воздуха приводит к образованию в семяизвергательном канале самца лугового мотылька сгустка в виде пробки, препятствующей продвижению семенной жидкости; такие самцы практически становятся стерильными. С другой стороны, сухой воздух и высокая температура способствуют повышению концентрации сахаров в цветочном нектаре; как оказалось, высокая концентрация сахаров (свыше 25%) вызывает у самок лугового мотылька дегенерацию и рассасывание зачатков яиц в яйцевых трубочках.

Совместное действие температуры и влажности. Температура среды в сильнейшей степени может изменить характер воздействия влажности на насекомых. В связи с этим многие авторы особо подчеркивают необходимость изучения совместного влияния различных показателей температуры и влажности на скорость развития, состояние и плодовитость насекомых.

Так, лабораторные исследования смертности куколок яблонной плодожорки при совместном воздействии температуры и влажности позволили выявить оптимальные и пессимальные их показатели для данного вида (рис. 178); полученные таким методом графики называются *термогигрограммами*. Оказалось, что минимальная смертность (не более 10%) у этого вида наблюдается в пределах 53—95% относительной влажности при температуре 21—28° С; за пределами этих показателей, особенно при сильном снижении влажности воздуха, а также при сильном снижении или повышении температуры, смертность резко возрастает.

Изменение длительности развития у куколок озимой совки показано на другой термогигрограмме (рис. 179). Из нее следует, что различные комбинации влажности и температуры среды могут изменять продолжительность развития куколок озимой совки в пределах широкого диапазона времени — от 10 до 70 суток. Плодовитость бабочек этого же вида также сильно изменяется в зависимости от сочетания температуры и влажности среды, в условиях которых развивались куколки (по И. В. Кожанчикову):

Температура в С°	*Средняя и максимальная (в скобках) плодовитость*		
	55%	85%	95%
20	297 (1081)	841 (1891)	613 (1863)
30	171 (294)	377 (747)	30 (185)

Из приведенных данных следует, что наибольшая плодовитость наблюдается при 85% относительной влажности, но повышение темпера-

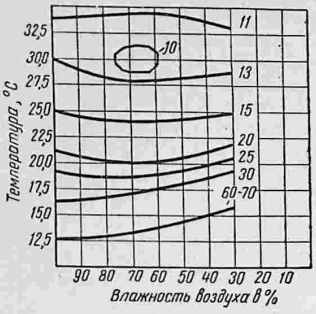


Рис. 179. Изменение длительности развития куколок озимой совки в сутках (цифры от 10 до 70 суток) в зависимости от сочетания температуры и влажности (по Кожанчикову)

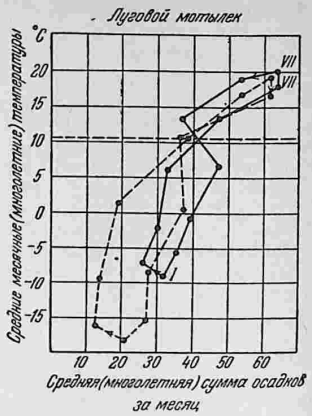


Рис. 180. Климограммы оптимума для лугового мотылька в Европейской части (сплошная линия) и в Сибири (прерывистая линия) (по Кожанчикову)

туры до 30° С способствует уменьшению числа отложенных яиц, особенно при 55 и 95% относительной влажности воздуха.

Таким образом, все основные показатели жизни и состояния насекомых — смертность, продолжительность развития и плодовитость — в сильнейшей степени зависят от конкретных сочетаний температуры и влажности среды.

Для оценки и анализа влияния сочетаний температуры и влажности на насекомых в природной обстановке применяется метод *климограмм*. Эти климограммы составляют по среднемесячным показателям температуры и количества выпавших осадков; по оси ординат откладываются температуры, по абсциссе — количество осадков (в миллиметрах). Точки пересечения затем последовательно соединяются от предшествующего месяца к последующему; в результате получается неправильный многоугольник, который и представляет собой климограмму (рис. 180). Вытянутость этой климограммы вверх говорит о жарком и сухом лете, вниз — о суровой зиме, вправо — о высокой влажности в соответствующие месяцы и пр.

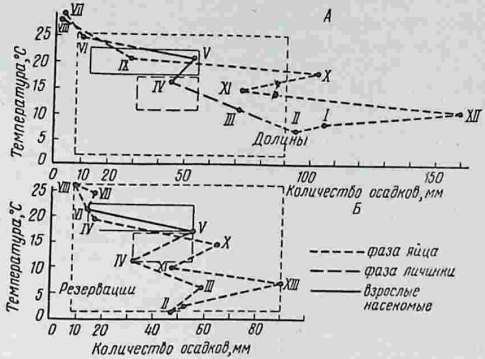


Рис. 181. Биоклимограмма Уварова для мароккской саранчи в Малой Азии (по Уварову): *А* — неблагоприятные условия жизни; *Б* — благоприятные условия жизни

Такие климограммы строятся для анализа условий жизни того или иного вида в различных частях ареала либо для анализа популяционной динамики, т. е. изменения численности особей вида по времени. Например, сопоставление климограмм, построенных для годов резкого возрастания численности особей взятого вида, с климограммами годов его численной депрессии может позволить вскрыть значение конкретных показателей температуры и количества осадков в создании благоприятных и неблагоприятных условий жизни этого вида.

Более удобной для экологического анализа условий жизни насекомых является *биоклимограмма,* предложенная Б. Уваровым (рис. 181). Но для ее построения необходимо знать сроки развития всех фаз в природе. Соответствующие линии многоугольника обозначаются по-разному для этих фаз; например, прерывистой линией обозначают фазу яйца, жирной разорванной линией — фазу личинки и сплошной линией — фазу взрослого насекомого.

Если теперь построить такую биоклимограмму для оптимальной части ареала или для годов массового появления вида, то таким путем будут выявлены наиболее благоприятные для него показатели температуры и влажности. Построив для всех фаз по крайним точкам их развития соответствующие четырехугольники, мы получаем показатели оптимальных условий жизни для яйца, личинки и взрослого насекомого. Эти четырехугольники затем наносятся на биоклимограммы неблагоприятных

условий жизни вида; в результате выявляются те конкрет
температуры и влажности, которые выходят за пределы опти
довательно, могут играть отрицательную роль в жизни ана
таким методом вида. На рис. 181, *А* как раз и показано, что
риод характеризуется излишним обилием осадков, что у
саранчи вызывает гибель зимующих яиц; слишком влажным
ся и период развития личинок, что может сопровождаться поя
них грибковых заболеваний.

Соотношение температуры и влажности имеет существенное
и при выборе видами для своей жизни соответствующих место
Особенности температурного режима и режима влажности в
ином местообитании характеризуют его *микроклимат*, т. е. кли
приземного слоя воздуха, где произрастают растения и протека
многих животных. Этот микроклимат, следовательно, может бы
рактеризован соответствующими величинами температуры и вла
воздуха, т. е. гидротермическими показателями.

Так, например, сырой луг с густым травостоем будет отличать
сокой влажностью воздуха, близкой к 100%, и сравнительно невыс
дневными температурами, лежащими в пределах 15—30° С; распол
ный же неподалеку возвышенный песчаный участок с редким траво
будет отличаться более сухим и теплым микроклиматом — относите
влажность воздуха может здесь опускаться в дневное время до
40%, а температура воздуха может подниматься до 30—40° С и выш

В соответствии со своими требованиями к среде разные виды б
по-разному относиться к микроклимату местообитаний; одни из этих
тообитаний будут заселяться одними видами, другие — комплек
других видов. На сухих песчаных участках будут встречаться
ки-чернотелки, сухолюбивые и теплолюбивые виды жуков-долгоносик
саранчовых и других насекомых, тогда как фауна сырых лугов бу
складываться из влаголюбивых и менее теплолюбивых видов — разли
ных комаров, мошек, мокрецов, подур, соответствующих видов саранч
вых, цикадок и пр.

Однако гидротермические показатели местообитаний зависят такж
от погодных условий и от климатической зоны. В связи с этим одно и т
же местообитание может оказаться неодинаковым по микроклимату в
годы с засушливой и жаркой погодой по сравнению с прохладными, сы
рыми годами; точно так же в более южных климатических зонах микро
климат внешне одного и того же местообитания будет иметь иные гидро
термические показатели, нежели на севере. В результате таких гидротер
гических отклонений от нормы многие виды вынуждены менять свои
естообитания, переселяясь в засушливые жаркие годы на более про
адные места. Сходным образом одни и те же виды на юге своего ареа
заселяют более тенистые и влажные местообитания, чем на севере.

Таким образом, изменение микроклиматических особенностей в мест обитаниях во времени и в пространстве порождает у видов смену мест обитаний. Как особый экологический принцип смена местообитаний бу дет рассмотрена более подробно ниже (см. стр. 391).

Действие света. Роль света как экологического фактора в жизни насе комых, несомненно, велика и часто не уступает, а в некоторых случаях даже превосходит роль других климатических факторов — температуры и влажности. Выше в разделе «Биология» уже отмечалась выдающаяся роль света как фактора, регулирующего годичный жизненный цикл ви дов: длинный фотопериод способствует беспрепятственному развитию многих видов, тогда как короткий фотопериод, наступающий в конце лета — начале осени, стимулирует переход в состояние диапаузы (см. стр. 156).

Приспособительное значение такой реакции насекомого на короткий день, очевидно, и уже объяснялось. Напомним, что короткий фотопери од является точным и безошибочным космическим сигналом скорого на ступления неблагоприятного осенне-зимнего периода жизни и переход в состояние диапаузы по этому сигналу обеспечивает виду своевременную физиологическую перестройку для подготовки к зимовке.

Оказалось также, что фотопериодическая реакция насекомых прояв ляется не только при сильной, но и при слабой освещенности: многие виды чувствительны к силе света, исчисляемой всего лишь 1—5 люксами. Иногда эта чувствительность еще более значительна, например, у коло радского жука, который обнаруживает первые признаки фотопериодиче ской реакции даже при силе света в 0,1 люкс. Следовательно, даже очень слабая освещенность действует на многих насекомых, как «день», вы зывая соответствующую фотопериодическую реакцию.

Такая высокая чувствительность к свету, несомненно, имеет приспосо бительное значение; благодаря ей исключается влияние на фотопериоди ческую реакцию колебаний интенсивности дневного света при смене погодных условий, например в безоблачные солнечные и пасмурные пе риоды дня.

Но действие света сказывается не только в том, что свет играет выда ющуюся роль в формировании годичного и сезонного циклов развития. Свет влияет на жизнь насекомых и по-иному. Прежде всего насекомые различаются неодинаковой жизнедеятельностью в течение светлой и тем ной частей суток: одни виды активны при дневном свете, другие — при сумеречном свете, третьи — при ночном.

Например, вся группа дневных, или булавоусых, бабочек (*Papilionoi dea*) относится к числу типично дневных насекомых; и, наоборот, бабоч ки из семейства совок, или ночниц (*Noctuidae*), активны ночью и в боль шинстве — типично ночные насекомые. Эта разная активность в течение суток нашла свое отражение и в самих названиях указанных системати-

ческих групп бабочек. К числу дневных насекомых относятся также саранчовые, многие двукрылые, жуки, перепончатокрылые и пр. С другой стороны, к ночным или сумеречным насекомым относятся многие ближайшие родичи саранчовых — кузнечики и сверчки; поэтому их стрекотание мы часто слышим вечером или ночью, тогда как у саранчовых оно наблюдается днем.

К характерным сумеречным насекомым относятся многие бабочки из семейства бражников *(Sphingidae)*, а также многие хрущи, например майские, июньский и др. Днем эти виды не активны, но с заходом солнца начинают интенсивно летать; в это время они спариваются, а нуждающиеся в дополнительном питании питаются. Заход солнца и снижение интенсивности освещения до определенного уровня становятся для этих видов активизирующим сигналом. Нередки и виды, жизнедеятельность которых протекает в суммеречное и продолжается в ночное время. К числу таковых относятся некоторые бабочки из семейства огневок, например луговой мотылек, некоторые совки и др.

Существенный интерес представляет также реакция на искусственный свет ночных, сумеречных и дневных насекомых. Как оказалось, многие насекомые особенно активно летят ночью на ультрафиолетовое излучение (длина волны 300—440 *ммк*). Коротковолновое излучение этого диапазона привлекает наиболее разнообразный состав насекомых; при этом по сравнению с обычной лампой накаливания (с длиной волны излучаемого света примерно 500—700 *ммк*) ультрафиолетовые лучи привлекают в 5—20 раз больше особей одного и того же вида. Установлено также, что интенсивность привлечения на свет в значительно меньшей степени зависит от мощности источника света, чем от его спектрального состава.

Особенно эффективным источником искусственного освещения ультрафиолетовыми лучами являются ртутные лампы. На свет этих ламп прилетают многие вредные виды насекомых; с другой стороны некоторые полезные насекомые-энтомофаги — такие, как сетчатокрылые, божьи коровки, отчасти наездники, прилетают на ртутные лампы в меньшей численности, чем вредные виды. Указывается также на то, что значительная часть прилетающих на ультрафиолет вредителей находятся в неполовозрелом состоянии; по мере старения особей их реакция на ультрафиолет падает. В связи со сказанным открываются перспективы использования ртутных ламп как одного из биофизических методов борьбы с вредными насекомыми, а также как метода учета численности и сроков появления вредителей.

Реакция на источник искусственного света может оказаться совершенно различной даже у близких видов. Так, в теплые ночи на юге СССР могут быть активными и некоторые саранчовые, которые в таких случаях прилетают на свет; к их числу относится, в частности, широко распространенный вид — пустынный прус (*Calliptamus barbarus* Costa). Но его

ближайший родич и известный вредитель — итальянская саранча, или обыкновенный прус (*C. italicus* L.), на свет не летит.

Очевидно, реакция насекомых на искусственный свет разнообразна: она может быть неодинаковой у разных, иногда даже близких видов, может изменяться от физиологического состояния — половой зрелости и возраста особей, она в сильнейшей степени зависит от спектрального состава излучения, температуры среды и пр.

Воздушные токи. Существенную роль как один из факторов расселения насекомых могут играть воздушные токи — горизонтальные и вертикальные. Многие мелкие насекомые, такие как тли, мелкие двукрылые, бабочки и др., не способны оказывать при полете сопротивление ветру и поэтому, в сущности, имеют пассивный полет. Ветер как горизонтальный поток воздушных масс является для таких насекомых одним из важнейших факторов расселения.

Однако воздушные токи способствуют расселению в некоторых случаях и бескрылых насекомых и личинок, обладающих парусностью. К числу таковых относятся молодые, покрытые длинными волосками гусеницы бабочек; благодаря длинным волоскам и малому весу тела такие гусеницы обладают большой парусностью, подхватываются ветром и расселяются на местности. Примером могут быть гусеницы первого возраста непарного шелкопряда; их волоски вдвое длиннее самого тела. Такие гусеницы могут быть отнесены ветром на расстояние до 20 *км*, что позволяет этому виду быстро заселить территорию в период своего массового размножения.

Насекомые, обладающие активным полетом, также часто разносятся ветром. Так, пустынная саранча имеет сильный активный полет, но уже при силе ветра 7 *км* в час передвижение стай саранчи идет по ветру. При этом особи саранчи в летящей стае находятся в активном состоянии и держатся в воздухе совместно, но стая не имеет своего собственного направления полета. Следовательно, миграции стай саранчи за десятки и сотни километров представляют собой пассивное перемещение под влиянием ветра находящихся в активном движении особей. В целом стаи пустынной саранчи перемещаются из области высокого барометрического давления в область барометрического минимума и в общем полет этих стай совпадает с направлением ветра. Барометрический минимум сопровождается выпадением осадков и, таким образом, осевшие массы саранчи оказываются в условиях высокой влажности среды, благоприятствующей быстрому половому созреванию и размножению саранчи. Особо благоприятной для пустынной саранчи является зона, расположенная между ветрами двух типов — муссонами и пассатами; в области встречи этих воздушных потоков выпадают обильные осадки, что и обеспечивает здесь оптимум условий для пустынной саранчи и вспышки ее численности.

Перемещению насекомых способствуют также и вертикальные воздушные токи, например движение теплого воздуха вверх в дневные и вечерние часы суток. Эти воздушные токи подхватывают насекомых, перемещают их в более высокие горизонты, где они попадают под воздействие сильных и постоянных ветров и вынуждены совершать воздушный дрейф. Дрейфующие насекомые могут оказаться на высоте 1—2 тыс. *м* и разносятся на сотни километров. Это относится к насекомым не только с активным, но и пассивным полетом.

Некоторые авторы перемещение насекомых в вечернее время из более низких воздушных горизонтов в более высокие объясняют создающейся в этот период температурной инверсией: приземные слои воздуха начинают охлаждаться скорее, нежели верхние слои, что и вызывает движение насекомых в сторону термического оптимума, т. е. вверх. Поднявшиеся таким путем особи под воздействием горизонтальных воздушных токов и перемещаются на то или иное расстояние. Так, в частности, объясняют перелеты масс лугового мотылька. Другие исследователи считают стимулом вечернего подъема летящих насекомых вверх не температурную инверсию, а разность освещения, создающуюся на различных горизонтах после захода солнца; более сильная освещенность верхних горизонтов воздушной среды способствует перемещению сюда летающих насекомых вследствие их положительного фототаксиса.

ГИДРО-ЭДАФИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Вода и почва как среды обитания. Большинство крылатых насекомых в активных фазах своего развития, особенно во взрослой фазе, относится к числу обитателей воздушной среды. Но значительная часть этих крылатых насекомых в неактивных фазах своего развития (яйцо и куколка), а нередко также и в фазе личинки является обитателями пресных вод и почвы. Помимо того, большинство первичнобескрылых насекомых и часть крылатых относится к числу постоянных обитателей почвы во всех фазах развития.

В целом свыше 90% видов всех насекомых в тот или иной период своей жизни обязательно связаны с водой или почвой как средами обитания и, следовательно, являются частью или полностью водными или почвенными организмами. Поэтому среди насекомых чисто наземные формы составляют, как это ни кажется необычным, небольшое меньшинство. Действительно, даже у таких, казалось, типичных обитателей воздушной стихии как саранчовые, многие бабочки, мухи и другие активно летающие насекомые значительная часть жизненного цикла протекает в почве. Так, у саранчовых яйца откладываются в почву и здесь находятся до 8—10 месяцев в году; поэтому саранчовые в сущности являются больше почвообитающими насекомыми, нежели наземными. Точно так

же у многих бабочек куколка развивается и нередко зимует в почве; примером может служить капустная совка (*Barathra brassicae* L.), гусеница которой развивается в течение лета на капусте и других крестоцветных, а окукление происходит в почве, где куколка может находится до 8 месяцев в году.

Водоемы и почвы составляют важнейшую часть биосферы — поверхностной оболочки Земли, где сосредоточена органическая жизнь. Эти обе среды жизни насыщены живым веществом, в создании которого важную роль играют и насекомые. Живые существа не только живут в водоемах и в почве, но и оставляют здесь после смерти строящую их мертвую органическую материю; следовательно, эта среда постоянно обогащается биогенной продукцией, т. е. продукцией органического происхождения. Почвы, водоемы, а также нефти и каменные угли, т. е. мертвые тела в биосфере, обогащенные или созданные органической жизнью, акад. В. И. Вернадский назвал биокосными телами. Следовательно, водоемы и почвы представляют собой *биокосную среду;* она служит на нашей планете и местом жизни, и местом создания органической продукции.

Водная среда. В жизни насекомых существенную роль играют лишь водоемы с пресной водой — реки, озера, пруды и даже лужи. Что касается морских водоемов, то роль их как среды обитания насекомых невелика.

К обитателям водоемов с пресной водой относятся многие группы насекомых. В своем большинстве они связаны с водой только в течение части своего жизненного цикла. Таковы целые специальные отряды — поденки, стрекозы, веснянки, большекрылые и ручейники; их личинки полностью развиваются в воде и имеют специальные проспособления для жизни в водной стихии — жабры и другие органы.

Помимо того, часть своего жизненного цикла проводят в водоемах и представители других отрядов; среди них особенно многочисленны двукрылые — комары, долгоножки, мошки, мокрецы, звонцы и др. Есть также отдельные роды и виды среди жуков и даже перепончатокрылых и бабочек, которые в фазе личинки, а в некоторых случаях и куколки живут и развиваются в воде. Таковы среди жуков представители рода радужниц (*Donacia*) из семейства листоедов; среди перепончатокрылых сюда относятся водные наездники (*Agriotypus*), паразитирующие в личинках ручейников. Все эти насекомые в своей крылатой фазе являются обитателями воздушной среды.

Но среди насекомых есть отдельные немногие виды и даже семейства, которые связаны с водной средой в течение всего или почти всего жизненного цикла. Таковы среди жуков—семейства плавунцов и водолюбов, среди клопов — семейство гладышей и др. Развитие личинки, а также и жизнь взрослого насекомого протекают у них в воде; в воде или на водных растениях развиваются и яйца. Взрослые насекомые у этих постоян-

ных обитателей водной стихии обладают обтекаемым телом и гребными ногами; однако они имеют вполне развитые крылья и способны временно покидать водоемы, перелетая в другие места, чем и обеспечивается заселение новых водоемов.

Условия жизни в водной среде определяются главным образом ее температурой, химизмом, содержанием кислорода и пищи. В свою очередь, эти условия в сильнейшей степени зависят от движения водных масс, т. е. течения; поэтому важнейшим показателем условий жизни водных насекомых следует считать характер течения в том или ином водоеме. В связи с ролью течения можно различать две основные экологические группы пресноводных насекомых — *реофилов,* или обитателей быстротекущих вод, и *лимнофилов,* или обитателей стоячих и медленнотекущих вод.

В быстротекущих водоемах — таких , как реки и горные ручьи, температура обычно более низка, но зато здесь обеспечивается высокое содержание кислорода. И, наоборот, в медленнотекущих и стоячих водах — таких, как пруды, озера и лужи, создается более высокая температура, но имеет место пониженное содержание кислорода, а иногда и острый дефицит его. В связи с этими условиями реофильные и лимнофильные насекомые существенно отличаются между собой по ряду морфологических, физиологических и биономических признаков.

Так, реофильные обитатели толщи воды имеют удлиненное, обтекаемое, обычно веретеновидное тело, способное противостоять быстрому движению воды; таковы личинки некоторых поденок, ручейников и других насекомых. Они отличаются также короткими или небольшими жабрами, активностью движений и чувствительностью к избытку углекислого газа и недостатку кислорода. Реофильные обитатели дна и грунтов обладают цепкими, сильными ногами, способными удерживать тело среди камней и других погруженных в воду предметов, либо легко зарываются в грунт. Нередко такие донные реофилы имеют также плоское тело, что облегчает им сопротивление быстрому движению воды.

С другой стороны, лимнофильные виды имеют сильно развитые жабры, часто более короткое, слабо обтекаемое тело, терпимы к высокому содержанию углекислого газа и к недостатку кислорода; некоторые, например личинки комаров-звонцов, могут временно быть аноксибионтами, т. е. жить в почти бескислородной среде.

Представители этих обеих экологических групп нередко свойственны одному и тому же отряду, а иногда и семейству насекомых. Так, реофильные виды известны среди личинок поденок, стрекоз, веснянок, ручейников; лимнофильные виды свойственны этим же группам, но единичны среди веснянок и обильны среди стрекоз. Примером тесной зависимости от быстроты течения может быть строение личинок и домиков ручейников (рис. 182).

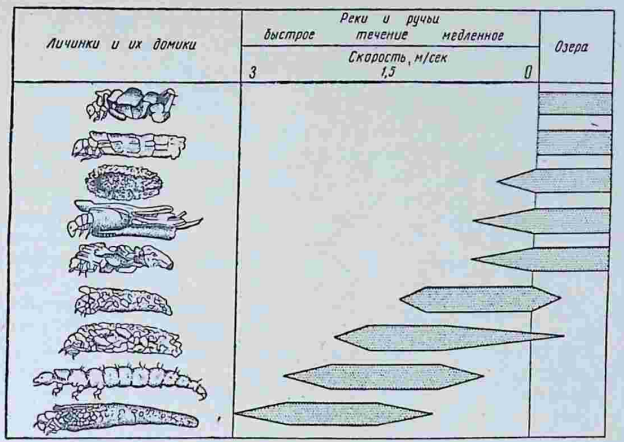


Рис. 182. Изменение строения домиков и личинок ручейников в водоемах с различной скоростью течения воды (по Кларку из Наумова)

Водные насекомые неодинаково относятся также к химическому загрязнению водоемов. Одни из них легко его переносят, например личинки некоторых двукрылых, в частности, журчалки из рода *Eristalis*. Другие, наоборот, очень чувствительные к загрязнению; к их числу относятся личинки большинства ручейников, которые могут служить тонким индикатором химического состояния водоемов, так как не выносят загрязненных человеком вод.

Водные насекомые различаются между собой также по характеру распределения в водоеме. Одни из них составляют население толщи воды, способное активно передвигаться в ней; это *нектонные* виды. Другие обитают в прибрежной зоне, т. е. являются *прибрежными* организмами. Третьи заселяют дно, т. е. составляют группу донных, или *бентонических*, видов; из них часть живет на поверхности дна, а часть способна закапываться в грунт и жить в нем.

Каждая из этих экологических групп, подобно реофилам и лимнофилам, обладает своими морфологическими особенностями. В целом обитатели водоемов образуют серию морфо-экологических типов — своеобразных жизненных форм, всем своим обликом отражающих тесную взаимозависимость организма и жизненной среды.

Совокупность водных насекомых составляет важную часть живого населения водоемов; живая и мертвая масса этих насекомых создает часть биологической продукции водоемов, играющей существенную роль в круговороте веществ. Некоторые из этих водных насекомых, как личинки поденок, часть личинок веснянок и ручейников, питаются преимущественно растительными остатками и мелкими водорослями, а сами служат важной составной частью пищи рыб, в том числе и промысловых. Следовательно, эти насекомые используют первичную биологическую продукцию водоемов, обеспечивая тем самым существование в них рыб; другими словами, отсутствие в водоемах личинок названных насекомых означает невозможность непосредственного использования рыбным населением первичной биологической продукции, создающейся в водной среде.

Но такие водные насекомые, как жуки-плавунцы и их личинки, личинки стрекоз, большекрылых, часть личинок ручейников и других насекомых, ведут хищный образ жизни, питаясь личинками прочих насекомых, а также червями и иными водными животными. В свою очередь, эти хищные водные насекомые служат пищей рыб и других позвоночных. Следовательно, и здесь данные насекомые играют определенную важную роль в круговороте веществ, создавая биологическую продукцию, усваиваемую более крупными организмами, имеющими нередко промысловое значение.

Водная стихия является также средой обитания ряда докучливых и нередко опасных насекомых — врагов человека и домашних животных. Таковы личинки известных кровососов — комаров, мошек, мокрецов и др., местами создающих трудные условия для работы и жизни человека. Некоторые из них, помимо того, являются переносчиками ряда заразных болезней; например, комары переносят малярию и тяжелые вирусные заболевания человека и домашних животных.

Таким образом, водная среда имеет важное значение не только в жизни насекомых и круговороте веществ в биосфере. Она создает через посредство насекомых промысловую биологическую продукцию и может служить очагом вредных насекомых — кровососов и переносчиков болезней. Наконец, состав обитателей может служить надежным показателем состояния и свойств водоемов и может быть использован для характеристики последних.

Почва. Как среда обитания почва отличается большим своеобразием и промежуточным положением между водной и воздушной средами. Являясь особым природным телом, почва представляет собой трехфазную систему: состоит из твердой, жидкой и газообразной фаз. Твердая фаза образует структурную основу почвы, которая всегда удерживает в себе то или иное количество воды и воздуха.

Эти свойства почвы сделали ее экологически и исторически той про-

межуточной средой обитания, через которую осуществился переход органической жизни от водного образа жизни к наземному, т. е. воздушному. Следовательно, почва явилась как бы мостом, по которому животная жизнь смогла перейти из водной стихии в воздушную и завоевала последнюю. Эти свойства почвы как среды обитания и ее роль в происхождении наземной фауны были вскрыты М. С. Гиляровым.

Выдающееся значение почвы в жизни животных, в том числе и насекомых, усиливается еще и тем, что почва является также субстратом для передвижения наземных видов.

При поверхностном рассмотрении может показаться, что почва бедна жизнью, что животный мир ее беден и немногочислен. Однако это ложное впечатление; в действительности почва оказывается насыщенной жизнью и превосходит в этом воздушную среду. Так, применение совершенной методики учета почвенной фауны (метод промывки почвы и др.) позволило получить точные показатели действительной заселенности почвы беспозвоночными вообще и насекомыми в частности.

Примером могут служить данные о заселении почвы насекомыми (число особей на 1 $м^2$ на глубине 0—30 *см*) в Оренбургских степях (по Т. Г. Григорьевой):

Участки	*Число особей насекомых*
Целинная степь	2030
Старая залежь	8690
Пшеничное поле	5790

В действительности заселенность почв еще более значительна, если учесть всех остальных беспозвоночных, живущих в ней — клещей, нематод, кольчатых червей и др.

По степени связи с почвой населяющие ее насекомые и другие организмы неоднородны. В связи с этим предлагались различные экологические классификации почвообитающих организмов. Наиболее простым и удобным является подразделение на три группы: *геобионты* — постоянные обитатели почвы, *геофилы* — обитающие в почве только в одной из фаз своего развития и *геоксены* — временно посещающие почву. К геобионтам относятся, например, многие представители подкласса первичнобескрылых (*Apterygota*). Но особенно многочисленны среди насекомых геофилы; к ним фактически относятся все те виды, которые часть своего жизненного цикла проводят в почве — это саранчовые, трипсы, многие жуки (чернотелки, щелкуны, пластинчатоусые и др.), среди бабочек — совки и пр. К числу геоксенов могут быть отнесены многие представители отрядов тараканових, клопов, жесткокрылых и др.

Рассмотренная классификация не может, однако, считаться вполне удовлетворительной, так как не отражает роли почвенных организмов в круговороте веществ в почве и в почвообразовательном процессе. В связи с этим она может быть дополнена подразделением всего почвенного населения на две группы — *активных* и *пассивных* почвообитателей. Первые активно передвигаются и питаются в почве, т. е. ускоряют круговорот веществ в ней; сюда относятся все те насекомые, которые живут в почве в фазе личинки или взрослого насекомого, например из жуков — щелкуны, чернотелки, пластинчатоусые, многие жужелицы. Что касается пассивных почвообитателей, то они связаны с почвой своими неподвижными фазами развития — яйцом или куколкой, либо если находятся здесь в фазе личинки или имаго, то лишь в состоянии физиологического покоя при диапаузе. Примером могут служить саранчовые и многие другие прямокрылые, откладывающие яйца в почву, а также различные представители наземных насекомых, окукляющиеся в почве (колорадский жук, многие виды земляных блошек, капустная и другие совки и пр.).

В жизни почвообитающих насекомых существенную роль играют *физические* и *химические свойства* почвы. Среди физических свойств особо важное значение имеют механический состав, структура и плотность почвы, а также ее влажность, температура и аэрация.

Физические свойства. Механический состав почвы определяется соотношением между глиной, песком, хрящем, галькой и другими производными материнских пород. К глине относятся частицы с диаметром не больше 0,01 *мм*, к песку — частицы с диаметром больше 0,01 *мм*, к хрящу — от 3 *мм* и больше и т. д. Отсюда различают следующие почвы:

песчаные	свыше 90% песка
супесчанистые	80 — 90% »
суглинистые	40 — 80% »
глинистые	20 — 40% »
тяжелые глинистые	менее 20% »

Структура почвы определяется соединением с помощью коллоидальных веществ механических элементов почвы, особенно глины, в прочные совокупности, или агрегаты. В соответствии с их величиной различают зернистые, ореховатые или комковатые почвы. Соотношение между этими структурным элементами в почве в сильной степени влияет на содержание в ней влаги и воздуха. Сила сцепления между собой структурных и механических элементов почвы определяют ее плотность, например целинные почвы отличаются большей плотностью, чем пахотные.

В целом от механического состава, структуры и плотности почвы зависят ее основные физические свойства — режим влажности, темпера-

туры и аэрации. В свою очередь, это в сильнейшей степени влияет на состав почвообитающих насекомых и передвигающихся по почве видов.

Так, известен довольно разнообразный комплекс видов насекомых-песколюбов, или *псаммобионтов*, т. е. избирающих для свой жизни песчаные почвы. К числу таких псаммобионтов относятся, например, известные вредители виноградной лозы — мраморные хрущи (виды рода *Polyphylla)*, личинки муравьиных львов и др. И, наоборот, виноградная филлоксера не терпит песчаных почв; поэтому посадка виноградной лозы на таких почвах избавляет виноградарство от этого опасного вредителя.

Структура и плотность почвы также сильно влияют на состав почвообитающих насекомых. Многие из них заселяют преимущественно только плотные целинные или залежные земли; таковы июньский хрущ *(Amphimallon solstitialis* L., рис. 118, *А*), жуки-кравчики (виды рода *Lethrus*, см. рис. 118, *В*) из того же семейства пластинчатоусых, что и июньский хрущ, полевые усачи (род *Dorcadion)* и пр. Теснейшим образом с плотными целинными землями связана мароккская саранча (см. рис. 92, *В*); она может откладывать кубышки только в такие почвы. Распашка целинных и залежных земель для таких видов часто является катастрофой, так как лишает их необходимых для жизни плотных почв.

Вместе с тем пахотные почвы оказываются благоприятными для жизни ряда насекомых — как вредных, так и полезных. Среди первых можно указать на личинок некоторых жуков-щелкунов, называемых проволочниками (см. рис. 119, *Д*), личинок жуков-чернотелок, или ложнопроволочников и др. Но отношение таких видов к пахотным почвам может быть неодинаковым. Известно, например, что некоторые виды проволочников предпочитают плохо обрабатываемые пахотные почвы, где поэтому и увеличиваются в численности; тщательная обработка почвы способствует угнетению и снижению численности таких видов, хотя и в чисто целинных почвах они тоже могут не находить для себя оптимума условий. Установлено также что парование полей очень сильно влияет на фауну вредных насекомых: на участках под паром такие растениеядные насекомые-вредители в массе погибают.

Что касается полезных насекомых, то в пахотных почвах увеличивается численность, например, некоторых хищных жуков-жужелиц; здесь они сами и их личинки приобретают более благоприятные условия для передвижения и поиска добычи. Отмечено также, что парование полей не вызывает массовой гибели насекомых-потребителей мертвых растительных остатков, играющих полезную роль в качестве почвообразователей (см. ниже).

Почвенный воздух обычно насыщен влагой, что создает здесь благоприятные условия для жизни и развития требовательных к влаге насекомых и отдельных фаз их развития. Покровы таких насекомых лишены способности удерживать влагу в сухой среде и, следовательно, только

почвенная среда может обеспечить им удержание в теле необходимого запаса влаги. Особо значительная зависимость от почвенной влаги наблюдается у неактивных фаз развития насекомых — яиц и куколок, так как они лишены способности активно избегать сухости. Поэтому пахота с оборотом пласта и выворачиванием яиц и куколок на поверхность почвы губительно действует на эти неактивные фазы насекомых.

Находящаяся в почве влага необходима также для жизни почвенной микрофлоры; роль ее состоит не только в участии в почвообразовательном процессе, но и в том, что патогенная микрофлора способствует гибели соответствующих почвообитающих насекомых. Известно, например, что почвенные мускардинные грибы (из группы нитчатых грибов, или гифомицетов — *Hyphomycetes*) поражают свекловичного долгоносика, хлебных жуков, гусениц озимой совки и других насекомых. Повышенная влажность почвы при сырой погоде благоприятствует гибели кубышек некоторых саранчовых в результате фузариоза — поражения грибами из рода *Fusarium*. Однако повышение влажности почвы может возникать не только вследствие дождливой погоды, но и под воздействием обработки почвы — пахоты, лущения стерни и пр.

Из всего сказанного можно сделать важный вывод, что воздействие на почву как на среду обитания орудиями обработки почвы может в сильнейшей степени влиять на состав и численность почвообитающих насекомых. Следовательно, с помощью обработки почвы современная агротехника может оказывать существенное воздействие на полезную и вредную почвенную фазу насекомых.

Колебание влажности почвы способно вызывать *вертикальные перемещения* насекомых в почве, что особенно характерно для проволочников. При высыхании почвы они спускаются в нижние ее горизонты на глубину до 1 м, а при повышении ее влажности держатся в верхних горизонтах и тогда могут особенно сильно вредить. Поэтому проволочники более всего вредят весной и при выпадении осадков. Вертикальные миграции наблюдаются и под воздействием термического фактора: зимой многие почвообитающие насекомые находятся в более глубоких горизонтах, нежели в теплое время года.

Термический режим почвы в сильнейшей степени зависит также от механического ее состава и характера растительного покрова. Легкие песчаные и супесчаные почвы с редким травостоем лучше прогреваются, чем почвы с большим содержанием глинистых частиц и покрытые густым травостоем; поэтому легкие почвы привлекают наиболее теплолюбивых насекомых. В северных частях распространения ряда насекомых легкие почвы нередко являются единственно возможным местом обитания, где только и могут быть найдены южные виды. Таковы майские хрущи, чернотелки, ряд видов саранчовых, живущих и закладывающих кубышки на песчаных почвах, и пр.

Химические свойства почвы определяются содержанием в ней растворимых неорганических соединений, органических веществ и ионным составом растворенных в почвенной воде веществ. Ввиду того, что концентрация солей в обычных почвах в связи с засухой или выпадением осадков подвергается заметным изменениям, почвенные насекомые являются относительно солевыносливыми, или *эвригалинными,* организмами. Но в засоленных почвах концентрация некоторых солей оказывается очень высокой, что резко изменяет состав и численность почвообитающих видов; фауна насекомых обедняется, выпадают проволочники, личинки хрущей и другие насекомые, но появляются особо приспособленные виды — солелюбы, или *галофилы,* не встречающиеся в почвах с более нормальной концентрацией солей. Такие галофильные виды встречаются, например, среди пустынных чернотелок в Казахстане и Средней Азии.

Ионный состав почвенных растворов определяет кислую, нейтральную или щелочную реакцию. Так, для луговых и других почв с повышенной влажностью, недостаточной аэрацией и с богатым содержанием гумуса обычно характерна кислая реакция; концентрация водородных ионов в этих почвах в пределах pH 4—5,2 оказалась особо благоприятной для таких обитателей нечерноземной зоны, как темный (*Agriotes obscurus* L.) и полосатый (*A. lineatus* L.) щелкуны; их личинки — проволочники в наибольшей численности встречаются в почвах с указанными показателями pH. И, наоборот, личинки таких южных видов, как хлебный жук-кузька (см. рис. 118, *Б*) и мраморный хрущ (*Polyphylla fullo* L.), избирают почвы в основном со слабо кислой, нейтральной и слабо щелочной реакцией (pH 6—8).

Содержание в почве органических веществ играет важную роль в жизни почвенных насекомых. Эти вещества находятся в почве в двух основных состояниях — в виде неразложившихся или лишь частично разложившихся органических остатках и в виде диспергированного вещества типа перегноя или гумуса. Вещества, состоящие из высокомолекулярных соединений, богаты энергией и поэтому служат для многих почвообитающих насекомых источником пищи.

Питание почвенных насекомых мертвыми ограническими веществами происходит либо путем использования неразложившихся или разлагающихся остатков, особенно растительного происхождения, либо путем пропускания через кишечник частиц самой почвы с находящимся в ней гумусом. Этот тип питания, если из него исключить питание мертвыми остатками животных, обозначается понятием *сапрофагия*; отсюда питающиеся мертвыми веществами растительного происхождения организмы называются *сапрофагами.*

Как оказалось, к числу насекомых — постоянных сапрофагов относятся низшие насекомые — подуры и щетинохвостки. Среди высших, или крылатых, насекомых *(Pterygota)* сапрофагия часто составляет свойст-

во лишь личиночной фазы; при этом способность к сапрофагии возмож
и у растениеядных почвообитающих насекомых.

Насекомые-сапрофаги играют существенную роль в круговор
веществ в почве; из мертвых органических веществ они строят свое т
и далее сами становятся источником пищи для хищных насекомых и д
гих животных. Помимо того, сапрофаги играют выдающуюся роль в п
вообразовательном процессе (см. ниже).

Содержание растительных остатков и гумуса в почве влияет
только на состав и количество почвообитающих насекомых, но такж
на вредоносность растениеядных форм. Установлено, что при более в
соком содержании органического вещества в почве увеличивается уст
чивость растений к вредным насекомым; кроме того, некоторые рас
ниеядные насекомые могут его использовать для питания наряду с т
стями живых растений. Так, в вегетационных опытах М. С. Гиляро
гибель растений от личинок июньского хруща в горшках с песк
в 1,5—2 раза превышала гибель в горшках с черноземом, содержащ
9% гумуса.

Недостаток влаги в почве заставляет даже сапрофагов питаться ж
выми растениями; это питание, однако, отражает не столько потребно
в пище, сколько потребность во влаге. Поэтому при содержании в поч
органических веществ и достаточной ее влажности многие личинки вр
ных насекомых (проволочники, хрущи и др.) снижают свою вредон
ность и даже перестают повреждать живые растения.

Значение насекомых в почвообразовании. Обита
щие в почве насекомые вместе с другими почвенными беспозвоночны
(кольчатыми червями, клещами и др.) играют важнейшую роль в почв
образовательном процессе. Эта их роль проявляется различными спос
бами — путем разложения растительных остатком, вовлечением в поч
органического вещества, прокладыванием в почве ходов и мин и пут
заглатывания частиц почвы и пропускания их через кишечник.

Разложение растительных остатков осуществляется насекомыми-са
рофагами, которые питаются этими остатками и таким образом вовле
ют их в круговорот веществ. Особо заметна роль насекомых-сапрофаг
в разложении поверхностного растительного опада и растительной по
стилки, создающихся в результате жизнедеятельности растений — опа
ших на землю листьев деревьев и отмерших частей травянистой раст
тельности. Среди насекомых, перерабатывающих растительные остатк
большое значение принадлежит подурам из первичнобескрылых и личи
кам мух и жуков из крылатых насекомых. Установлено, например, что
влажных лесах подуры совместно с клещами ежегодно перерабатыва
50% опада. Остающиеся в почве корни отмерших растений также служа
источником пищи некоторых подур, а также личинок жуков, мух и др
гих высших насекомых.

Используя в пищу растительные остатки, насекомые-сапрофаги способствуют разложению их своими ферментами; последние способны расщеплять даже такие стойкие соединения, как клетчатка. При питании растительные остатки измельчаются, распадаются на мелкие части (огрызки и пр.) или проедаются ходами; тем самым резко увеличивается общая поверхность разрушаемых растительных остатков, что активизирует деятельность сапрофитных грибов и бактерий. Усиление грибного и бактериального разложения приводит к преобладанию аэробных процессов (вместо анаэробных при прохождении через кишечник насекомых), что обеспечивает более полную минерализацию органических остатков и способствует более быстрому обогащению почвы необходимыми для растений питательными солями.

Вовлечение в почву органического вещества совершается при миграциях насекомых из одного горизонта в другой. Живущие в растительной подстилке и в самой почве многочисленные насекомые совершают суточные и сезонные вертикальные перемещения; при этом они в сильнейшей степени способствуют проникновению в почву органических веществ и перемешиванию разных слоев почвы. Установлено, что на необрабатываемых полях миграция почвенных насекомых и других беспозвоночных обеспечивают перемешивание верхнего 10-сантиметрового слоя за 5—6 лет.

Вертикальные и горизонтальные миграции насекомых сопровождаются проделыванием в почве ходов; часть этих ходов образуется при продвижении внутри отмерших корней. Образование ходов в почве способствует увеличению ее скважности, что улучшает ее аэрацию и проникновение влаги. В конечном счете более заселенные почвы оказываются и более дренированными, имеют улучшенный водный и воздушный режим.

Установлено, например, что поселения муравьев на солонцах способствуют улучшению почвы в местах расположения муравейника за счет вымывания излишка солей и обогащения почвы органикой; происходит своеобразная мелиорация почв. В условиях Средней Азии отмечена роль термитов и других насекомых не только в обогащении пустынных почв органическим веществом, но и в изменении их физических свойств и химизма. В тропиках термиты обогащают почву созданием термитников; последние, когда их оставляют термиты, разрушаются, что ежегодно прибавляет до 500 *кг* обогащенной земли на гектар.

В последнее время выяснена роль в почвообразовательном процессе и таких напочвенных насекомых, как саранчовые и жуки-чернотелки; своими экскрементами они способствуют гумусообразованию в сухих степях.

Существенна роль насекомых в создании зернистой водопрочной структуры почвы. Питание насекомых-сапрофагов, особенно при пропускании частиц почвы через кишечник, приводит к образованию копроли-

тов — экскрементов в виде органо-минеральных комочков, обогащенных гумусом и минеральными солями. Зернистая структура многих плодородных почв, как оказалось, в значительной степени образуется в результате деятельности насекомых и других беспозвоночных, а сами зернистые отдельности — не чем иным, как экскрементами.

Состав и значение насекомых в почвообразовательном процессе определяется природными условиями и типом почвы. В разных зонах и в различных почвах возникает свой характерный комплекс почвообитающих насекомых; такие комплексы становятся индикаторами природных и почвенных условий. Поэтому состав почвенной фауны может служить одним из критериев в диагностике почв (М. С. Гиляров).

Приспособления к жизни в почве. Будучи твердым телом, почва содержит в себе различные полости и скважины — между структурными ее отдельностями, а также в виде трещин, щелей, корневых следов, ходов крупных животных. Эти полости заняты воздухом, капельно-жидкой или пленочной водой. Мелкие почвенные насекомые, например подуры, могут передвигаться в почве без особых затруднений, так как их размеры не превышают размеров почвенных полостей; такие насекомые при передвижении используют полости и скважины и их движение в почве в принципе не отличается от движения по любому твердому субстрату.

Увеличение размеров тела создает затруднения при передвижении насекомых и вызывает появление специальных морфологических приспособлений. Эти приспособления свойственны в основном личинкам насекомых с полным превращением. Объясняется это тем, что взрослая фаза крылатых приспособлена для открытого, наземного образа жизни, поэтому в крылатом состоянии строгих почвообитающих насекомых типа геобионтов очень мало. Одним из немногих исключений являются медведки *(Gryllotalpidae)* с копательными передними ногами (см. рис. 14, *3*), приспособленными для проделывания в почве ходов; но и медведки не являются в полной мере почвообитающими насекомыми, так как имеют крылья, способны летать и передвигаться с помощью ходильных средних и задних ног по поверхности почвы.

Личинки же насекомых с полным превращением имеют удлиненную более или менее червеобразную форму. Такая форма тела обеспечивает возможность передвижения в почве различными способами — путем использования имеющейся скважности и путем активной прокладки ходов.

Использование для передвижения имеющихся почвенных полостей и трещин достигается путем увеличения гибкости тела с расчленением его на дополнительные, или ложные, сегменты; личинки таких насекомых в сущности повторяют способ, достигнутый кольчатыми червями. Таковы, например, личинки жуков-щелкунов из рода *Cardiophorus* и личинки мух из семейства лжектырей *(Therevidae)* с длинным, тонким, сильно



Рис. 183. Гибкие личинки с дополнительной (ложной) сегментацией тела: *А* — жука-щелкуна из рода *Cardiophorus*; *Б* — мухи из семейства лжекыгырей *Therevidae* (по Гилярову)

расчлененным телом (рис. 183). Они живут в легких почвах и в почвах с достаточной скважностью, что и обеспечивает им возможность передвижения в такой среде.

Однако в более плотных почвах возникает необходимость выработки специальных приспособлений для активного прокладывания ходов в почве. Это достигается различными способами — изменением толщины тела и разрыхлением твердой почвы.

Изменение толщины тела позволяет личинкам раздвигать при движении частицы почвы. Особенно это характерно для почвообитающих личинок мух, например, для личинок комаров-долгоножек (см. рис. 169, *Б*). Естественно, что этот способ передвижения возможен только в мягких субстратах, например в торфянистой, сырой почве и пр.

У личинок, проделывающих ходы в твердых почвах, возникает необходимость в разрыхлении почвы передним концом тела с последующим отгребанием нарытой почвы назад и закупоркой сзади хода. При этом возникает необходимость и в создании соответствующих точек опоры, что достигается фиксацией тех или иных частей тела в проделываемом ходе. К числу характерных представителей таких личинок относятся проволочники (см. рис. 119, *Д*), ложнопроволочники и личинки некоторых жуков-пыльцеедов (сем. *Alleculidae*). Их покровы тверды, сильно склеротизованы, обеспечивают прочную опору рыхлящих органов — челюстей и головы у проволочников, передних ног — у остальных; задний конец тела этих личинок имеет характерные выступы и выросты, необходимые для фиксации тела путем вонзания их в свод прокладываемого хода.

Другим примером являются личинки хрущей, долгоносиков и некоторых других жуков; эти личинки имеют С-образную форму, мягкое

тело и сильную, плотную голову с мощными верхними челюстями (см. рис. 56, *Д, И*). Рыхление твердой почвы производится с помощью верхних челюстей, которые попеременно втыкаются в субстрат и отодвигаются от него назад при сокращении брюшной мускулатуры. Фиксация тела такой личинки происходит в двух точках опоры — задним концом тела, упирающимся в дно хода, и первыми тремя сегментами брюшка, прижимающимися к своду хода. После ряда таких втыканий челюстей, которые действуют с помощью мощной мускулатуры, как кирка, отделяющая частицы почвы, личинка добивается расширения хода; тогда она фиксирует свой передний конец тела и подтягивает к нему брюшко.

Перестройка почвенной фауны. Почва является одной из важнейших производительных сил и ее высокое плодородие составляет непременное условие культурного земледелия. С практической точки зрения население почвы представлено двумя группами организмов — полезными и вредными. К числу полезных относятся сапрофаги — создатели почвенного плодородия, а также хищные и паразитические формы, нападающие на вредных растениеядных насекомых и других вредителей; к числу вредных — различные сельскохозяйственные и лесные вредители. Естественно, что разработка путей усиления роли полезных насекомых и ослабления вредных представляет собой существенную научную и практическую задачу.

Выше, при характеристике физических свойств почвы, уже указывалось на роль обработки почвы в изменении почвообитающей фауны, в создании неблагоприятных условий для вредителей и благоприятных — для полезных форм. Но возможны и другие пути воздействия на почвенную фауну.

Один из них — обогащение почвы наиболее эффективными почвообразователями путем акклиматизации или путем искусственного разведения (М. С. Гиляров). Акклиматизация мыслится в виде простого переноса активных почвообразователей в те подходящие для них места, где их почему-либо нет. Разведение полезных почвообразователей (подуры и др.) возможно в специальных компостах, которые после обогащения их полезными организмами могут вноситься в почву в качестве особых биологически активных удобрений. В указанном направлении делаются только первые шаги и надо надеяться, что этот путь даст эффективные результаты. Не следует только забывать, что насекомые составляют лишь часть организмов-почвообразователей.

Что касается подавления роли вредных насекомых, то помимо экологических воздействий на почвенную фауну через обработку почвы существенная роль принадлежит активному истреблению почвообитающих вредителей эффективными химическими веществами. Особенно большое значение приобретает разработка эффективной химической

борьбы с такими вредителями, как проволочники, личинки хрущей, некоторых мух, гусеницы подгрызающих совок. Следует, однако, иметь в виду, что длительное и неумеренное внесение в почву химических средств борьбы с названными вредителями может вызвать неблагоприятные последствия — угнетение или гибель полезной фауны. Все это говорит о большой сложности проблемы перестройки почвенной фауны и о необходимости настойчивых научных поисков наиболее рациональных путей такой перестройки.

БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Важнейшую роль в жизни насекомых играют их взаимоотношения с различными живыми организмами — животными и растениями. Все эти живые силы природы выступают в качестве биотических факторов среды, воздействующих на каждый отдельный организм и его совокупность — популяцию и вид.

Основу взаимоотношений насекомых с биотическими факторами среды составляют пищевые, или трофические, взаимоотношения и связи. Потребление пищи является физиологической необходимостью, что и вызывает появление разнообразных приспособлений, направленных к использованию тех или иных источников пищи.

Будучи гетеротрофными организмами, насекомые нуждаются в органических веществах, созданных другими живыми существами. Азот и углерод тела насекомых заимствуется в процессе питания от других животных и от растений, что и создает теснейшую зависимость насекомого-потребителя от организмов-поставщиков пищи. В конечном счете пища становится одним из важнейших экологических факторов и важнейшим условием существования.

Пищевая специализация. Источники пищи насекомых весьма разнообразны. В одних случаях для питания и получения пищи используются живые организмы — животные и растения; в других случаях употребляются продукты их жизнедеятельности — непереваренные остатки пищи в виде помета и отмершие или опавшие части растений; наконец могут использоваться в пищу сами мертвые животные и растения.

Приспособительная эволюция видов и конкурентные межвидовые отношения обеспечили насекомым возможность широкого использования названных источников пищи и породили избирательное отношение к ним. Специализация видов насекомых на этих источниках пищи способствовала возникновению разнообразных пищевых режимов. Так, возникли растительноядные насекомые, или *фитофаги,* к которым относится огромное число видов; нередко питание растительной пищей, или фитофагия, становится характерным свойством целых семейств, надсемейств и отрядов насекомых. Таковы семейства жуков-усачей, листое-

дов, долгоносиков, короедов и др., объединяемые в группу растительноядных; к фитофагам относится также все надсемейство саранчовых, отряд равнокрылых и пр.

Питание за счет животных характерно для *зоофагов*; последние подразделяются на *хищников* и *паразитов*. К хищникам относятся виды, обладающие более крупными размерами и большей силой, нежели их жертва, и способные ее уничтожить единовременно; типичными хищниками среди насекомых являются из жуков большинство жужелиц и божьих коровок, стрекозы, сетчатокрылые, мухи-ктыри, богомолы, многие кузнечиковые и др. Паразиты используют других животных не только как источник пищи, но и как среду обитания, возлагая на своих хозяев регуляцию своих взаимоотношений со средой. Среди насекомых к паразитам относятся многие перепончатокрылые, именно настоящие наездники, наездники-бракониды, проктотрупоиды, большинство хальцид и др., многие двукрылые, например тахины, различные овода и пр., все представители отрядов пухоедов и вшей, немногие жуки, например нарывники.

Питание на мертвых, нередко разлагающихся растительных остатках характерно для *сапрофагов*; к ним относятся многие подуры, личинки многих двукрылых, некоторых жуков и др. Питание трупами животных свойственно *некрофагам*; типичными их представителями являются жуки-мертвоеды, личинки падальных мух и пр.

Из других потребителей специальной пищи могут быть упомянуты *копрофаги*, т. е. насекомые, питающиеся навозом или пометом; к их числу относятся многие роды навозников — жуков из семейства пластинчатоусых, ряд жуков стафилинид, личинки некоторых мух, а также ряд подур. Эти насекомые играют большую роль в переработке помета высших животных.

Избирательное отношение к различным источникам органического вещества как поставщикам пищи является лишь начальной ступенью пищевой специализации. В связи с этим фитофагия, хищничество, паразитизм, сапрофагия, некрофагия и копрофагия могут рассматриваться как проявление пищевой специализации *первого порядка*; она основана на использовании в пищу резко неодинаковых источников органического вещества.

Другой формой является пищевая специализация *второго порядка*; она характеризует уже степень требовательности к пище в пределах каждой категории первого порядка. Применительно к растительноядным насекомым различают: одноядных, или *монофагов*, т. е. питающихся только каким-либо одним видом растения или немногими близкими видами; ограниченноядных, или *олигофагов*, т. е. питающихся родственными видами растений, относящихся к одному или немногим близким семействам; и, наконец, многоядных, или *полифагов*, питающихся мно-

гочисленными видами растений, относящихся к разнообразным семействам. Виды, питающиеся разнообразной пищей животного и растительного происхождения, называют всеядными или *пантофагами.*

К числу одноядных относятся, например, виноградная филлоксера, живущая только на виноградных лозах из рода *Vitis*, и гороховая зерновка, способная жить и развиваться только в зернах культурного гороха и не повреждающая других бобовых. Монофаги представляют собой крайний тип пищевой специализации второго порядка и среди насекомых немногочисленны.

К группе ограниченноядных относится большое число видов. Как указывалось, для них характерно питание родственными растениями, относящимися к одному или немногим близким ботаническим семействам. Например, свекловичные долгоносики (виды рода *Bothynoderes*) питаются не только сахарной свеклой, но и другими представителями семейства маревых *(Chenopodiacea)*, в частности шпинатом, сорняком лебедой и пр. Колорадский жук повреждает картофель и другие пасленовые. Вводимые новые сельскохозяйственные лесные и декоративные растения подвергаются нападению тех насекомых, которые питаются на диких родичах этих вновь возделываемых культур. Так, бататы (родом из Америки), относящиеся к семейству вьюнковых *(Convolvulacea)*, при возделывании в субтропиках СССР повреждались частью многоядными вредителями, частью насекомыми, питающимися на обычном сорняке — вьюнке.

Интересны особенности пищевой специализации таких олигофагов, как огородные блошки (виды рода *Phyllotreta*) и бабочки репная и капустная белянки. Все они питаются на растениях из семейства крестоцветных *(Cruciferae)*, но гусеницы названных белянок и ряд видов огородных блошек могут питаться также на растениях из семейства резедовых *(Resedaceae)* и семейства каперцовых *(Capparidaceae)*. Оба эти семейства являются ближайшими родичами крестоцветных и все вместе сходны между собой биохимически, так как содержат в своих тканях одинаковые или близкие химические вещества — глюкозиды, жирные и эфирные масла, органические кислоты, белки и пр. В частности, крестоцветные и родственные им резедовые и каперцовые характеризуются содержанием в их тканях глюкозидов, дающих при расщеплении горчичные масла. Для растений из семейства розоцветных *(Rosaceae)* характерно наличие цианогенных глюкозидов, например амигдалина, дающих при расщеплении цансодержащие вещества. Некоторые из этих соединений, обладая сильным запахом и специфическим вкусом, играют роль *сигнальных веществ*; эти сигнальные вещества воздействуют на органы обоняния и вкус тех или иных видов, приспособившихся к питанию соответствующими видами растений, и тем самым делают возможным розыск необходимых кормовых растений.

Доказано, что при питании на наиболее предпочитаемых растениях насекомые имеют меньшую смертность, развиваются быстрее, достигают большего веса и оказываются более плодовитыми. Например, при питании гусениц озимой совки на лебеде вышедшие бабочки откладывали 940—1700 яиц, а при питании на кукурузе — всего лишь 80—290 яиц. Фасолевая зерновка, выкормившаяся на фасоли, откладывала в среднем 79 яиц, при выкармливании на менее подходящем для нее горохе — 34, а на чечевице — лишь 19 яиц. Следовательно, не только олигофаги (фасолевая зерновка), но и многоядные вредители (в данном примере озимая совка) имеют круг наиболее подходящих кормовых растений, на которых питание создает особо оптимальные условия для роста, развития и размножения соответствующих видов насекомых.

Помимо растительноядных организмов, пищевая специализация второго порядка характерна и для многих хищников и паразитов. Так, хищные жуки — божьи коровки питаются тлями и кокцидами, многие наездники паразитируют на строго определенных видах насекомых-хозяев и т. д.

Широкое распространение пищевой специализации среди животных имеет большое биологическое значение. С одной стороны, она ослабляет межвидовую конкуренцию, так как препятствует накоплению на одном и том же виде пищи большого количества сходных по требованиям видов животных. С другой стороны, питание на наиболее подходящих кормовых растениях, к которым уже произошло приспособление, обеспечивает наивысшую выживаемость и плодовитость вида.

Закономерности пищевой специализации имеют не только теоретическое, но и практическое значение. На ее основе можно предугадать вероятный состав вредителей на вновь вводимой сельскохозяйственной культуре; вместе с тем эти закономерности являются одной из теоретических основ таких мероприятий по борьбе с вредителями, как введение правильного севооборота или плодосмена, подбор неповреждаемых культур и пр.

Питание животных связывает их с другими организмами более или менее прочными *пищевыми связями*; особенно стойки эти связи у монофагов и олигофагов. Однако эти связи не ограничиваются только парой компонентов: потребителем и поставщиком пищи. Большинство потребителей может в свою очередь быть поставщиками пищи для других организмов и т. д. Так создаются *цепи питания*, последовательно связывающие между собой несколько видов организмов.

Цепи питания начинаются от растения или мертвых органических веществ и заканчиваются животными-хищниками или паразитами (см. рис. 192). Так, на пшенице питаются злаковые тли, которые, в свою очередь, истребляются жуками и личинками божьих коровок; последние в свою очередь заражаются паразитическими видами насеко-

мых, а также могут являться добычей мелких насекомоядных птиц, являющихся, в свою очередь, нередко добычей крупного хищника. Для цепей питания характерно также и то, что они обычно имеют ответвления; эти ответвления создаются другими хищниками или паразитами, живущими за счет хозяев, входящих в основную цепь питания. Например, за счет злаковых тлей живут не только хищные божьи коровки, но также и личинки хищного сетчатокрылого — золотоглазки, которая, в свою очередь, может истребляться другими насекомыми или птицами.

Так, пищевые связи и цепи питания объединяют между собой различные организмы и создают между ними систему сложнейших и прочных взаимоотношений.

Опыление растений. Перенос пыльцы и перекрестное опыление цветковых растений — одна из самых выдающихся и, как теперь установлено, древних функций насекомых в природе. Привлекаемые пыльцой и нектаром как источниками пищи, насекомые стали регулярно посещать цветки растений. Перелетая затем на другие цветки того же вида растений, насекомые переносят и приставшую к телу пыльцу; при этом пыльца попадает на рыльце завязи, чем и достигается перекрестное опыление.

Успеху перекрестного опыления способствует ряд обстоятельств: одновременное цветение данного вида растений, выработка у растений специальных приспособлений для привлечения и приема насекомого-опылителя, выработка у насекомых специальных приспособлений к сбору пыльцы и способность к быстрому образованию условных рефлексов.

Одновременное цветение растений одного и того же вида увеличивает шансы посещения насекомым-опылителем многих цветков данного вида. Выработка специальных приспособлений для привлечения и приема насекомых-опылителей составляет характерную черту *энтомофильных* растений, т. е. растений, опыляемых насекомыми. Энтомофилия у растений проявляется разнообразно — в яркой окраске, издаваемом аромате и в строении цветка. Яркая окраска и аромат становятся привлекающими сигналами, на которые у насекомых-опылителей при посещении цветков вырабатываются условные рефлексы; благодаря этому сильно увеличивается посещаемость цветков одного и того же вида и резко повышается возможность перекрестного опыления.

Выработка у растений специальных приспособлений в строении цветка для приема насекомого обеспечивает успешное посещение цветка и нанесение пыльцы на тело опылителя. Нередко это ведет к энтомофильной специализации — растение приспосабливается к приему строго определенных групп насекомых. Так, клевера наиболее всего приспособлены к посещению их соцветий шмелями, а люцерна — одиночными пчелами. Длинные трубчатые цветки, свойственные табакам, некоторым орхидным и другим растениям, приспособлены для опыления бабочка-

ми. Открытые цветки с доступным нектаром и пыльцой свойственны многим группам растений, например розоцветным, сложноцветным, лютиковым и др.; такие цветки охотно посещаются многими опылителями, в особенности пчелиными и цветочными мухами. Но среди двукрылых есть и очень специализованные опылители; так, некоторые мелкие длинноусые из семейства мокрецов — единственные опылители цветков дерева-какао.

Перенос пыльцы многими насекомыми производится механически — пыльца пристает к телу и в таком виде и переносится на другое растение. Но у тропических ос-мазарид пыльца переносится в зобу. Наконец, у наиболее совершенных опылителей — пчелиных — пыльца собирается с помощью особых щеточек, расположенных на ногах или на нижней стороне брюшка. На ногах эти щеточки из волосков у насекомых первоначально служили для очистки тела, ротовых частей и усиков от приставших частиц, от пыли и пр. На этой основе у пчелиных выработался специальный собирательный аппарат как приспособление для сбора и транспортировки пыльцы.

Приспособление насекомых к посещению генеративных органов растений с целью питания пыльцой и нектаром или сбора их получило название *антофилии.* Возникла антофилия на основе питания древних насекомых спорами папоротников и других споровых, а также пыльцой покрытосеменных растений; споры и пыльца вырабатывались в больших количествах, содержат в себе ценные питательные вещества и неизбежно должны были стать важным источником пищи. Ими питаются такие древние группы насекомых, как кузнечиковые, уховертки, трипсы, сетчатокрылые, жуки. В дальнейшем эти насекомые стали регулярно посещать генеративные органы голосеменных, опыляющихся, как известно, с помощью ветра, и сами способствовали переносу пыльцы; однако этот перенос пыльцы был несовершенным и не имел особых преимуществ по сравнению с ветроопылением. И все же в этом питании древних насекомых спорами и пыльцой и в первичной их связи с генеративными органами растений таились новые и выдающиеся возможности для эволюции насекомых и растений.

Появление в середине — конце мезозоя высших двукрылых, а также, вероятно, высших чешуекрылых и особенно высших перепончатокрылых — пчел и ос — явилось предпосылкой для бурного развития перекрестного опыления с помощью насекомых. Вслед за этим появляются высшие цветковые растения — покрытосеменные. Между высшими насекомыми и покрытосеменными растениями возникает тесный биотический контакт, вырабатываются сигнальные приспособления для привлечения насекомых — яркая окраска цветка и его аромат, появляется новое пищевое вещество в цветке — нектар. Покрытосеменные стали опыляться высшими насекомыми, эволюция тех и других стала сопря-

женной и убыстренной. Все это в значительной мере способствовало расцвету покрытосеменных и дальнейшей прогрессивной эволюции высших групп насекомых. Несомненно, насекомые сыграли немалую роль в том, что покрытосеменные заняли на нашей планете господствующее положение.

Установлено, что большинство высших цветковых растений, примерно 81% их видов, опыляется насекомыми; остальные покрытосеменные опыляются с помощью ветра, но, вероятно, произошли от энтомофильных форм. Следовательно, огромная генеративная продукция этих растений, создаваемая в виде семян и плодов в природе, на посевах и в садах, обязана деятельности насекомых-опылителей. Такова выдающаяся роль последних в жизни нашей планеты и в создании урожая культурных растений.

В связи со сказанным особо важное значение приобретают мероприятия по усилению полезной работы насекомых-опылителей. Одним из них является расширение пчеловодства, другие должны быть направлены на сохранение и усиление деятельности диких опылителей, особенно пчелиных.

Повреждение растений и вредоносность. Многие растительноядные насекомые при питании на культурных и хозяйственно используемых растениях вызывают на них разнообразные повреждения. Эти повреждения причиняются различными способами — питанием на растениях, откладкой яиц в их ткани, переносом бактериальных, вирусных и грибных болезней растений.

Следует иметь в виду, что те или иные повреждения, нанесенные насекомыми, далеко не всегда перерастают в действительный вред; для этого необходимо чтобы повреждения нанесли экономический ущерб в результате снижения количества и качества получаемой продукции. Следовательно, п о в р е ж д е н и е — это одна из внешних сторон экологического взаимоотношения насекомого с растением, тогда как в р е д представляет собой уже сложное экономическое явление, здесь не рассматриваемое.

Прием пищи при питании на растениях происходит двумя различными способами: с помощью грызущих ротовых органов и с помощью сосущих. Под воздействием грызущих и сосущих вредителей растение претерпевает различные внешние изменения, нередко сопровождающиеся существенными анатомо-физиологическими изменениями. Повреждения при яйцекладке менее распространены и свойственны сравнительно немногим насекомым. Они наблюдаются, например, у некоторых кузнечиков (см. рис. 86), у стеблевых сверчков (см. рис. 89, *А*), у орехотворок и др. Перенос возбудителей болезней представляет собой широко распространенное среди растительноядных насекомых явление, особенно среди сосущих. Переносчики болезней растений известны среди цика-

Личинки трипсов, но также установлены у немногих кузнечиков, жуков и других грызущих насекомых. Примерами могут служить перенос цикадой Dalbulus maidis вирусного заболевания — столбура паслёновых, а также трипсом (см. рис. 115) бактериальной рябухи табака.

Повреждение органа растений при питании грызущих насекомых приводит к уменьшению ассимиляционной поверхности корней нарушает поступление влаги в растение и минеральное питание, при повреждении стеблей — и питательных веществ к частям растения.

Самых желтые или другого цвета пятна; целостность растения не нарушается. Нередко изолируются от живых пробкой нормальные и сосущих насекомых. Нередко изолируются от живых пробкой нормальные и сосущих насекомых. Нередко изолируются от живых пробкой нормальные и сосущих насекомых

деляются следующими основными условиями: особенностями воздействующего на растения органа насекомого (грызущие или сосущие ротовые части, яйцеклад), повреждаемым органом растения (листья, плоды, ствол, корни и пр.), способностью насекомого производить предварительную подготовку растения для питания и реакцией растения на повреждение. В соответствии с этими условиями можно различать следующие основные типы повреждений (рис. 184).

I. Повреждения без предварительной подготовки растения самим вредителем, т. е. насекомое питается той или иной частью растения в ее натуральном состоянии.

1. Повреждение листьев и хвои.

Грубое объедание грызущими насекомыми, т. е. объедание органов подряд без особого выбора. Сюда относятся повреждения многих насекомых — саранчовых, гусениц многих бабочек, ложногусениц пилильщиков, некоторых жуков и пр. (рис. 184, *А*).

Выборочное объедание грызущими насекомыми, т. е. частичное использование субстрата в пищу. Примерами могут быть: *дырчатое* прогрызание — повреждение многими жуками-листоедами, гусеницами некоторых бабочек и др. (рис. 184, *Б*); *скелетирование* — выедание мягкой ткани листа с оставлением нетронутыми жилок, например, личинками жуков-листоедов, гусеницами некоторых бабочек, ложногусеницами некоторых пилильщиков и др. (рис. 184, *В*).

Минирование, т. е. образование ходов в пластинке листа живущей в нем личинкой; в результате мякоть листа между обоими слоями эпидермиса выедается и здесь образуются обесцвеченные полости или узкие ходы. Характерно для личинок некоторых мух (например, свекловичная муха, семейство минирующие мушки), гусениц некоторых бабочек и ложногусениц отдельных видов пилильщиков (рис. 184, *Д*).

Появление пятен в местах сосания тлей, клопов, трипсов и других сосущих насекомых. Пятна эти появляются вследствие изменения зеленой окраски на бурую, желтую, белую или иного цвета.

Скручивание и *гофрирование* листьев, возникающие вследствие неравномерного роста тканей в местах укола и сосания тлей и других сосущих насекомых; поэтому сосущие особи оказываются в той или иной мере скрытыми в деформированных листьях. Этот тип повреждений является уже переходным к категории II, т. е. повреждениям с предварительной подготовкой растения.

2. Повреждение скелетных частей — стеблей, стволов и ветвей.

Выедание ходов в древесине, лубе или коре личинками жуков-усачей, златок, короедов, некоторыми гусеницами и др. Образовавшиеся ходы могут быть очень сложными и характерными для вида вредителя, например у короедов (рис. 184, *Е*).

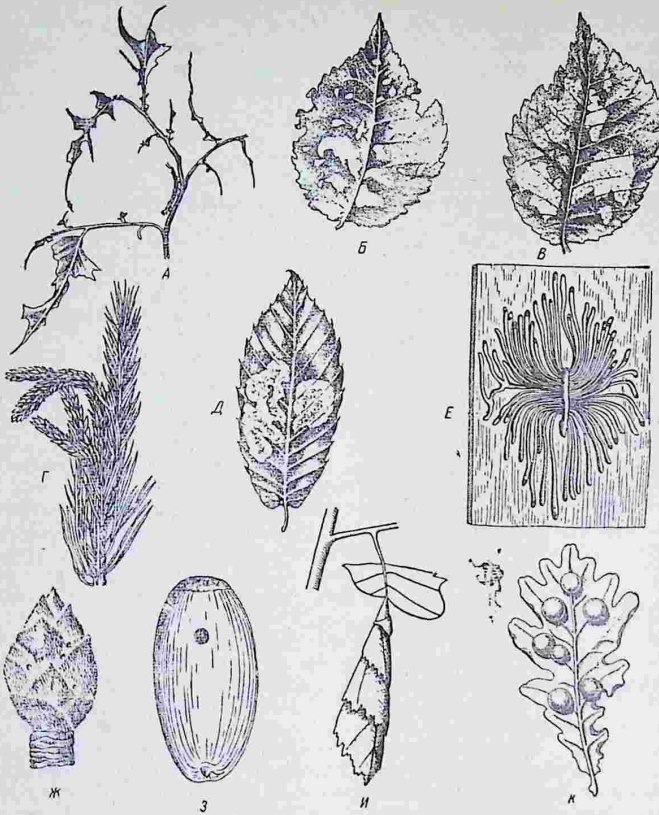


Рис. 184. Типы повреждений (по разным авторам из Бей-Биенко): *А* — грубое объедание листьев гусеницами; *Б* — дырчатое прогрызание листа жуком-листоедом; *В* — скелетирование листа личинкой листоеда; *Г* — деформация (искривление) побегов сосны гусеницами побеговьюнов; *Д* — минирование листа ложногусеницами пилильщика; *Е* — ходы, короеда-заболонника *Scolytus* в древесине; *Ж* — наколы на почках жуков-трубковертов; *З* — выедание дубового желудя личинкой желудевого долгоносика с образованием выходного отверстия; *И* — листовая трубка березового трубковерта; *К* — листовые галлы орехотворки на дубе

Деформация стебля, ветвей или побегов вследствие питания личинок, находящихся внутри этих частей растений, наблюдается как у травянистых растений (например, коленчатость стеблей пшеницы, поврежденных гессенской мухой), так и на кустарниках и деревьях (например, искривление побегов сосны гусеницами побеговьюнов (см. рис. 141, *В*; 184, *Г*).

Отмирание верхушечного листа у молодых злаков под влиянием сосания клопов-черепашек на стебле или питания внутри стебля личинок шведской мухи, личинок стеблевых хлебных блошек и др. Верхушечный лист желтеет и скручивается, а стебель и остальные листья сохраняют зеленую окраску.

Подгрызание стебля у его основания, часто приводящее к отмиранию растения, производится гусеницами подгрызающих совок, личинками хрущей и др. как у травянистых растений, так и у древесных растений, особенно у сеянцев и саженцев.

3. Повреждение корней.

Объедание корней снаружи или перегрызание их медведками, проволочниками, личинками хрущей и долгоносиков и др.

Выедание ходов в корнях, корне- и клубнеплодах личинками некоторых усачей и златок (в корнях древесных растений), личинками капустных мух (в корнях крестоцветных) и проволочниками (в корнеплодах и клубнях картофеля).

Выедание бактериальных *клубеньков* на корнях бобовых личинками клубеньковых, или гороховых, долгоносиков.

4. Повреждение генеративных органов и листовых почек.

Наружное объедание почек на деревьях и кустарниках гусеницами некоторых бабочек и некоторыми жуками-долгоносиками, а также *внутреннее выедание почек* молодыми гусеницами весной.

Выедание бутонов, т. е. нераспутившихся цветков, изнутри с уничтожением тычинок и пестиков; бутоны обычно не распускаются и опадают. Примеры: весенние повреждения жуками яблонного цветоеда на яблоне и летне-осенние повреждения хлопковой совкой на хлопчатнике.

Объедание цветков снаружи гусеницами некоторых бабочек, отдельными видами долгоносиков, жуками-бронзовками (роды *Cetonia*, *Potosia* и др.) из семейства пластинчатоусых.

Объедание завязей и семян — наружное (повреждения гусеницами зерновой совки и хлебными жуками на колосьях хлебных злаков, личинками клеверного долгоносика на завязях клевера) или внутреннее повреждение зерен гороха в бобах гусеницами гороховых плодожорок; выедание изнутри желудей дуба личинками желудевого долгоносика (рис. 125; 184, *З*).

Минирование плодов личинками, например, мякоти яблока гусеницами яблонной плодожорки.

Наколы на почках, бутонах и плодах, производимые жуками из семейства трубковертов в весеннее время. Свою длинную головотрубку с мелкими ротовыми челюстями на конце эти жуки глубоко погружают в повреждаемую часть растения, вследствие чего здесь образуются характерные мелкие отверстия (рис. 184, *Ж*).

Сосание на плодах, семенах, бутонах и почках, производимое сосущими насекомыми — пшеничным трипсом и клопами-черепашками на колосьях хлебных злаков с высасыванием зерен, различными щитовками — на плодах и пр.

Повреждение семян при хранении и после высева в поле. Оно может быть: *внутренним*, если вредитель находится внутри зерна, причем семена могут и не иметь признаков повреждения (амбарный долгоносик, зерновки, зерновая моль, гусеницы хлопковой моли в семенах хлопчатника); либо *наружным*, т. е. с явными признаками наружного объедания (амбарная моль). *Высеянные семена* могут повреждаться в поле проволочниками, ложнопроволочниками и др.

II. Повреждения с подготовкой растения вредителем для питания.

5. Повреждения с механической подготовкой субстрата для питания.

Листовые гнезда на деревьях, образованные из одного или нескольких листьев, скрепленных паутинкой; в гнездах питаются группы гусениц (боярышница, златогузка, яблонная моль, дубовая листовертка и др.). Если в этих гнездах происходит зимовка вредителя, они называются *зимними гнездами* (боярышница, златогузка).

Листовые трубки, образующиеся при скручивании одного или нескольких листьев; внутри таких трубок находятся питающиеся мякотью гусеницы некоторых листоверток или личинки жуков-трубковертов (рис. 124, *Б*; 184, *И*).

Листовые комки, образованные из срезанных с растений листьев и помещенные в гнездо в земле жуками-кравчиками (см. рис. 118, *В*); такие комки листьев образуют своеобразные силосы, которыми питаются личинки кравчиков.

6. Повреждения с физиологической подготовкой живого субстрата для питания.

Галлы, т. е. вздутия или орешки, возникающие вследствие местного разрастания тканей под влиянием раздражения при питании насекомых (рис. 172; 184, *К*); галлы могут быть *листовые* (у мух-галлиц, орехотворок, некоторых тлей), *стеблевые* (некоторые галлицы и орехотворки) и *корневые* (например, при питании виноградной филлоксеры на корнях виноградной лозы).

Естественные враги. Насекомые имеют многочисленных естественных

врагов, а именно: патогенных микроорганизмов, паразитических червей, хищных и паразитических насекомых и других членистоногих, хищных позвоночных животных. Все они играют ту или иную роль в ограничении размножения и распространения вредных насекомых, поэтому приносят пользу человеку и некоторые из них используются для *биологической борьбы* с вредителями; но эти же организмы при поражении или нападении на полезных насекомых (медоносная пчела, тутовый шелкопряд) могут причинять человеку и существенный вред.

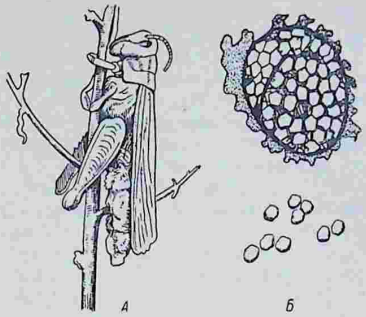


Рис. 185. Болезни насекомых (по Поспелову и Уварову): *А* — итальянская саранча, пораженная грибком саранчовой эмпузой; *Б* — полиэдры в жировом теле гусеницы монашенки, ядро клетки раздуто и наполнено ими

Патогенные микроорганизмы составляют существенную часть естественных врагов насекомых. К их числу относятся грибы, бактерии, вирусы и из животных — простейшие. Они вызывают у насекомых различные заболевания, которые уже давно привлекают к себе внимание в связи с идеей использования их для борьбы с вредителями. В настоящее время это направление изучения насекомых оформляется как самостоятельный раздел энтомологии — *патология насекомых*. Она может быть определена как область знания, изучающая причины и симптомы болезней и вызываемые ими в организме насекомого морфологические, биохимические и функциональные изменения.

Грибные болезни, или микозы, вызываются у насекомых представителями главным образом из классов фикомицетов *(Phycomycetes)* и несовершенных грибов *(Fungi imperfecti)*. Среди фикомицетов особенно много патогенных представителей входит в состав семейства энтомофторовых *(Entomophthoraceae)*, именно грибов из родов *Empusa* и *Entomophthora*.

Наиболее известными представителями являются мушиная эмпуза (*Empusa muscae* Cohn.), поражающая комнатную муху, и саранчовая эмпуза (*E. grylli* Fres.), поражающая саранчовых и других прямокрылых. Заражение происходит при попадании спор на покровы насекомого, особенно при сырой погоде. Гифы гриба проникают через покровы, особенно в тонких частях (между сочленениями), и попадают в полость тела, где и быстро развиваются. Пораженное насекомое взбирается на

растение и гибнет (рис. 185, *А*). Массовое распространение этой болезни среди саранчовых вызывает их гибель на обширных территориях.

Представители рода *Entomophthora* поражают гусениц капустной белянки, капустной моли, златогузки и других чешуекрылых, а также яблонную медяницу, некоторых червецов и других насекомых.

Из числа несовершенных грибов большое число энтомопатогенных представителей относится к порядку гифомицетов *(Hyphomycetes)*. Среди них особую известность получили, так называемые, мускардинные грибы — комплекс видов, для которых характерно образование на поверхности пораженного насекомого плотного покрова из конидиальных тел.

Среди мускардинных грибов многих насекомых поражает белая мускардина (*Beauveria bassiana* Bals.). Она может причинять большой ущерб шелководству, поражая гусениц тутового шелкопряда. Но в последнее время она используется для микробиологической борьбы с личинками колорадского жука, гусеницами белянок, яблонной плодожорки и другими вредителями путем применения в сочетании с пониженными дозировками ядов; такие дозировки ослабляют вредителя и усиливают действие гриба.

В условиях субтропиков Кавказа для борьбы с серьезным вредителем цитрусовых — цитрусовой белокрылкой — успешно был акклиматизирован гриб из рода ашерсония *(Aschersonia)*. Из других несовершенных грибов следует упомянуть о представителях рода *Fusarium*; массовая гибель кубышек саранчовых при сырой погоде может вызываться грибами этого рода.

Бактериальные болезни, или бактериозы, составляют наиболее распространенный среди насекомых тип заболеваний. Пораженные насекомые отличаются меньшей подвижностью, снижением потребления пищи, а также выделениями из кишечника и рта. После гибели тело принимает коричневый или черный цвет, часто становится мягким и бесформенным, внутренние ткани могут издавать запах; затем насекомое высыхает, сморщивается, но кутикула остается неповрежденной. Инфекция обычно проникает в организм через кишечник при питании кормом, содержащим бактерии или их споры. Если бактерия локализуется только в кишечнике и его придатках, возникает кишечный, или *дизентерийный*, тип инфекции. При проникновении в полость тела с размножением бактерий в гемолимфе и распространением с ее помощью в теле инфекции возникает болезнь типа *септицемии*; при проникновении инфекции во все части тела возникает *полная инфекция*.

Одной из форм дизентерии является флашерия шелковичного червя и гусениц других бабочек. Возбудителем болезни считались некоторые бактерии типа палочки *(Bacillus)* и кокков *(Streptococcus)*, но несомненным представляется участие также вирусной инфекции.

Широкую известность получил кишечный коккобацилл саранчи (*Coccobacillus acridiorum* d'Her.), который многократно и безуспешно пытались использовать в борьбе с саранчовыми. Как показал В. П. Поспелов, этот коккобацилл представляет собой кишечного симбионта, но при неблагоприятных условиях, именно при сырой дождливой погоде, проникает в кровь саранчи и вызывает разложение ее тканей.

Бактериальные болезни типа септицемии известны, например, среди гусениц бабочек и личинок колорадского жука. В сущности в септицемию переходит и кишечное заболевание саранчи, вызываемое коккобациллой при проникновении ее из кишечника в кровь. Болезнь типа септицемии недавно открыта у гусениц известного вредителя сибирских лесов — сибирского шелкопряда; эта болезнь вызывается особым видом бацилла (*Bacillus dendrolimi* Tal.). Ряд других представителей рода *Bacillus* вызывает у пчел болезни, называемые гнильцами пчел; пораженные личинки (детка) гибнут и болезнь обычно уничтожает всю семью.

Высокая патогенность для насекомых некоторых бактериальных инфекций явилась стимулом для разработки методов микробиологической борьбы с вредными насекомыми. С этой целью приготовляются специальные бактериальные препараты, применяемые методом опыливания или опрыскивания зараженных вредителями мест.

Вирусные болезни также распространены среди насекомых. В отличие от других микроорганизмов вирусы не способны жить в искусственных средах и являются обязательными паразитами, развивающимися только в живых клетках. Для многих вирусов также характерна кристаллическая структура. Одним из широко известных вирусных заболеваний насекомых является желтуха тутового шелкопряда, вызываемая вирусом, способным образовывать в зараженных клетках многоугольные блестящие кристаллические тела — *полиэдры* (рис. 185, *Б*). Желтуха, следовательно, является примером полиэдренной болезни, или *полиэдроза*; заболевшие гусеницы покрываются желтыми пятнами, иногда кажутся ожиревшими и в последующем умирают; их внутренние ткани распадаются и содержимое тела превращается в вязкую жидкую массу. При рассмотрении этой жидкости под микроскопом обнаруживаются свободно плавающие полиэдры в ядрах клеток.

Полиэдры отмечены у многих видов бабочек, у пилильщиков и других насекомых. Заражение происходит как через откладываемые яйца, т. е. трансовариально, так и при попадании инфекции в кишечник и в полость тела. Помимо желтухи тутового шелкопряда, примером полиэдроза может служить верхушечная болезнь гусениц известного лесного вредителя — монашенки; зараженные гусеницы перед смертью обычно переползают на верхушки деревьев, собираются здесь большими массами, повисая на ветвях. Часть зараженных гусениц может достичь фазы

куколки и даже имаго. Сильное развитие этой болезни способствует очищению лесов от данного вредителя.

Помимо полиэдренных болезней, гусеницы бабочек страдают также от вирусных болезней типа *гранулезов*; они характеризуются тем, что в цитоплазме зараженных клеток больного насекомого обнаруживаются зернистые включения, или гранулы. Такого рода гранулезы отмечены у гусениц яблонной плодожорки, капустной белянки, сибирского шелкопряда, озимой совки и других видов. При поражении гранулезами брюшная сторона тела гусениц обычно светлеет, приобретает беловатую или беловато-желтую окраску; гусеницы становятся вялыми и затем гибнут.

В настоящее время делаются попытки использования вирусных болезней насекомых в целях микробиологической борьбы с вредителями.

Особую группу патогенных микроорганизмов составляют различные представители типа простейших животных *(Protozoa)*. Вызываемые ими болезни могут быть названы протозойными. В отличие от грибных, бактериальных и вирусных заболеваний протозойные болезни обычно развиваются медленно и часто имеют хронический характер, т. е. не вызывают быстрой гибели хозяина; отмирание зараженных особей насекомых происходит в этих случаях постепенно.

Среди патогенных простейших наибольший интерес и значение имеют болезни, вызываемые представителями отряда микроспоридий *(Microsporidia)* из класса споровиков *(Sporozoa)*. Широкую известность имеют болезни, вызываемые микроспоридиями из рода *Nosema*. К их числу относятся *нозематоз* пчел и *пебрина* шелковичного червя.

Нозематоз пчел (возбудитель — *Nosema apis* Zand.) проявляется различно — заметно, слабо или незаметно. При явной форме взрослые особи постепенно слабеют, семьи гибнут или слабеют, не роятся, выход доходного меда резко падает или сводится к нулю. Возбудитель поселяется в средней кишке пчелы, поражая эпителий, отчего средняя кишка становится молочно-белой; происходит нарушение пищеварительного процесса, ухудшается питание пчел, они слабеют и гибнут. Болезнь сильнее проявляется при неблагоприятных условиях зимовки и питании на падевом меде.

Пебрина шелковичного червя (возбудитель — *Nosema bombycis* Naeg.) поражает все ткани и все фазы развития тутового шелкопряда. На теле пораженных гусениц старших возрастов, а также куколок и бабочек появляются темные пятна, похожие на зерна перца (отсюда название болезни — по-провансальски pebrino значит перец). Больные гусеницы при сильном проявлении болезни становятся вялыми, питаются и растут слабо; шелк делается менее прочным. Заражение происходит при питании пищей, зараженной больными гусеницами, а также через откладываемые яйца.

Болезни, вызываемые микроспоридиями, известны и среди вредных насекомых; в связи с этим делаются попытки использования микроспоридий для борьбы с вредителями.

В целом все микроорганизмы, вызывающие у насекомых болезни, т. е. грибы, бактерии, вирусы и простейшие, могут быть обозначены как *энтомопатогенные* микроорганизмы. К их числу можно отнести и микроскопические или субмикроскопические формы рассматриваемых ниже паразитических червей, вызывающих у насекомых заболевания; крупные же формы паразитических червей по своему воздействию на насекомого-хозяина скорее напоминают паразитических насекомых.

Паразитические черви, связанные с насекомыми, многочисленны и разнообразны. Одни из них относятся к числу *стационарных* паразитов насекомых, для других насекомые являются лишь *промежуточными* хозяевами, от которых они переходят к *окончательному* хозяину — позвоночным животным и человеку. Сказанным определяется и значение паразитирующих в насекомых червей. Стационарные паразиты живут в теле насекомого длительное время, иногда всю жизнь, и могут быть полезными как естественные враги вредителей. Паразиты второй группы, развивающиеся в насекомых как в промежуточных хозяевах, могут иметь существенное медико-ветеринарное значение как враги человека и домашних животных; насекомые для паразитов этой группы играют роль временного очага, в котором хранятся разнообразные паразиты человека и домашних животных.

К числу стационарных паразитов насекомых относятся многие представители типа круглых червей *(Nemathelminthes)*, принадлежащие к классам нематод *(Nematodes)* и волосатиков *(Nematomorpha)*. Вызываемые этими червями заболевания и поражения насекомых, или *гельминтозы* (от слова гельминт — паразитический червь), могут быть объединены в две группы: *кишечные* и *полостные гельминтозы*.

Кишечные гельминтозы в целом менее опасны для жизни насекомых, нежели полостные. Паразитические черви — возбудители кишечных гельминтозов — поселяются в кишечнике преимущественно таких насекомых, которые обладают хорошо развитой пищеварительной системой с длинным кишечником; здесь обеспечивается более полное переваривание пищи и медленное ее продвижение, что создает для паразита благоприятные условия питания. К числу хозяев таких паразитических червей относятся таракановые, медведки, хрущи и навозники, водолюбы и др.; в кишечнике саранчовых и гусениц бабочек, наоборот, происходит быстрое продвижение пищевых масс, поэтому кишечные гельминты у данных насекомых почти отсутствуют.

В тех случаях когда кишечные гельминты поселяются в хозяине в очень большом количестве, они могут сильно угнетать его. Примером может служить нематода *Parasitylenchus dispar* Fuchs., паразитирую-

щая в жуках короеда-типографа; в задней кишке этого короеда сосредоточивается до 200—300 нематод, благодаря чему жировое тело быстро исчезает, жук слабеет, его половая продукция падает или он становится бесплодным. Результатом такого паразитирования может быть снижение численности и даже полное исчезновение короеда в том или ином зараженном лесу.

Полостные гельминтозы вызываются паразитами, поселяющимися в полости тела и потребляющими здесь кровь насекомого-хозяина и его жировое тело. В результате этого полостные гельминты сильно ослабляют хозяина, способствуют недоразвитию его половых желез, т. е. вызывают у него половую стерилизацию, и в конце концов губят его. Вследствие этого полостные гельминты могут иметь существенное значение в качестве врагов вредных насекомых, ограничивая их размножение и вредность.

Примером могут служить нематоды-мермитиды *(Mermithidae)*, паразитирующие в теле саранчовых и других насекомых. Заражение происходит у одних видов мермитид при помощи яиц, откладываемых на растения и затем попадающих внутрь саранчового при поедании растений; другие виды в стадии молодой личинки внедряются в тело саранчового через тонкие части их покровов.

Биологически интересна нематода *Tylenchinema oscinellae* Good., паразитирующая в шведской мухе. Поселяясь в полости тела шведской мухи, этот паразит вызывает полную кастрацию самцов и самок; однако муха сохраняет способность летать и при посещении растений самка вместо яиц откладывает личинок нематоды.

Насекомые как промежуточные хозяева паразитических червей человека, домашних и диких животных представляют интерес в качестве косвенных врагов человека и животных. Живя в промежуточном хозяине, паразит не размножается, а проходит лишь начальную часть своего цикла развития; завершение цикла и размножение происходят лишь в окончательном хозяине.

В эту группу паразитов насекомых входят не только круглые, но также и плоские черви *(Plathelminthes)*. Среди нематод можно указать на ряд представителей отряда нитчаток *(Filariata)*, промежуточными хозяевами которых могут быть и кровососущие насекомые; в теле человека и млекопитающих животных нитчатки завершают свое развитие, вызывая различные заболевания — *филяриидозы*. Так, в тропиках широкое распространение имеет болезнь элефантиазис, или слоновость, проявляющаяся в виде громадных лимфатических опухолей на руках или ногах. Возбудители болезни — нитчатки из рода *Wuchereria*, поселяющиеся в лимфатических сосудах человека; самки производят зародышей, которые поступают в кровь и при сосании комаров *Aedes* и *Culex* проникают в их тело.

Другие филяриидозы могут распространяться с помощью таких кровососущих двукрылых, как слепни, мошки и мокрецы; все эти болезни распространены в тропических странах и не встречаются в умеренном климате. Среди нематод известны также виды, промежуточными хозяевами которых являются жуки-копрофаги, т. е. питающиеся навозом. Так, один из видов рода *Physocephalus* паразитирует в кишечнике свиней, куда он попадает при заглатывании зараженных личинками паразитов жуков-копрофагов; в кишечнике свиней этот паразит достигает половозрелого состояния.

Среди плоских червей заслуживают упоминания дигенетические сосальщики *(Digenea)* из рода *Prosthogonimus*, личинки которых паразитируют в личинках стрекоз; при поедании последних домашними и дикими птицами паразит попадает в тело птицы, вызывая заболевание — *простогонимоз.*

Хищные и паразитические членистоногие составляют разнообразную и очень существенную группу естественных врагов насекомых. Особенно многообразны хищные и паразитические насекомые, нередко играющие большую роль в подавлении деятельности вредителей. В целом эта группа естественных врагов насекомых обозначается термином *энтомофаги.* Впрочем, некоторые авторы относят к энтомофагам и микроорганизмы, вызывающие у насекомых болезни, что нельзя считать правильным; как уже указывалось, этих возбудителей болезней насекомых лучше называть энтомопатогенными организмами.

Среди хищных насекомых особенно большое значение в истреблении вредителей имеют жуки-жужелицы и их личинки, питающиеся гусеницами бабочек и другими насекомыми, а также жуки божьи коровки и их личинки, истребляющие тлей, кокцид и медяниц. Существенна роль личинок сетчатокрылых и личинок мух-журчалок в истреблении тлей. Из других хищных насекомых следует упомянуть стрекоз, богомоловых, некоторых кузнечиков и клопов, жуков-стафилинид, мухктырей, некоторых муравьев. В целом хищные насекомые составляют важный комплекс полезных насекомых, из которых некоторые успешно используются в борьбе с вредителями; к их числу относятся божьи коровки, некоторые сетчатокрылые, клопы и муравьи.

Паразитические насекомые как естественные враги других насекомых особенно многочисленны. К их числу относятся такие обширные группы, как наездники, хальцидовые и проктотрупоиды из перепончатокрылых, тахины и серые мясные мухи из двукрылых, нарывники из жесткокрылых и немногие другие группы насекомых. По особенностям паразитирования эти энтомофаги подразделяются на две биологические группы — наружных, или эктопаразитов, и внутренних паразитов, или эндопаразитов. Первые живут на теле хозяина снаружи и питаются через его покровы; вторые развиваются внутри тела хозяи-

на. Особой формой эндопаразитов являются *яйцееды*, т. е. паразитические формы, развивающиеся внутри отложенных яиц насекомых; это довольно разнообразная группа очень мелких паразитических перепончатокрылых из хальцидовых и проктотрупоидов.

Насекомое-хозяин является для паразита не только источником питания, но и средой обитания. Вследствие этого между их жизненными циклами устанавливается согласованность, приобретающая характер биологической гармонии. Это достигается путем синхронизации сроков появления имаго паразита и заражаемой фазы развития хозяина, одинакового числа генераций и совпадения сроков наступления диапаузы. Такая согласованность сезонного развития паразитических насекомых и их хозяев создает впечатление полной зависимости первого от второго. Однако эта биологическая зависимость не устраняет способности паразитических насекомых самостоятельно реагировать на воздействия абиотических факторов среды — света и тепла. В целом паразитические насекомые обладают своей спецификой требований к абиотическим факторам среды, что должно учитываться при попытках акклиматизации полезных видов для биологической борьбы с вредителями.

В фазе имаго паразиты ведут свободный образ жизни и обычно нуждаются в дополнительном питании. С этой целью они посещают цветущую растительность, используя для питания пыльцу и нектар цветков. В других случаях используется клеточный сок, выступающий из ранок растений, либо гемолимфа будущего хозяина, выступающая из специально нанесенных ранок. Дополнительное питание обеспечивает созревание половой продукции и часто способствует значительному повышению плодовитости энтомофагов. В конечном итоге это ведет к увеличению численности последних и к повышению их полезной роли как истребителей вредных насекомых.

Однако эффективность энтомофагов может быть снижена действием их собственных естественных врагов. Особенно отрицательна роль *сверхпаразитов*, т. е. паразитов паразитов; иногда возникает тройная или даже четвертная цепь паразитов. В этих случаях различают первичных паразитов, которые, в свою очередь, являются хозяевами вторичных паразитов, или паразитов второго порядка; последние могут заражаться паразитами третьего порядка и т. д.

От сверхпаразитов следует различать *сопаразитов*, т. е. паразитов разных видов, живущих одновременно в одном и том же хозяине. Последствия сопаразитизма могут быть неодинаковыми: либо один из паразитов уничтожает другого, либо оба они гибнут вследствие недостатка питания и гибели хозяина, реже оба паразита выживают.

Наконец, существует и *множественный* паразитизм, т. е. наличие у одного и того же вида насекомого-хозяина целого ряда энтомофагов, паразитирующих в различных его фазах развития. Множественный па-

разитизм охватывает не только первичных паразитов, но также сверхпаразитов и сопаразитов. Примерами могут служить комплексы паразитов у сибирского шелкопряда и яблонной плодожорки. Первый имеет свыше 60 паразитов и сверхпаразитов из числа перепончатокрылых и двукрылых, включая паразитов яиц, гусениц и куколок. А у яблонной плодожорки зарегистрировано даже свыше 120 паразитов из тех же отрядов насекомых.

Насекомые-энтомофаги используются в биологической борьбе с вредными насекомыми разными способами, о чем будет более подробно сказано в конце раздела о биотических факторах.

Другую группу энтомофагов образуют представители класса паукообразных *(Arachnoidea)*, именно пауки *(Araneina)* и клещи *(Acarina)*. Пауки составляют заметную часть населения беспозвоночных на поверхности почвы и на растениях. Несомненно, пауки играют существенную роль как хищники, истребляющие насекомых; в ряде случаев они, вероятно, могут приносить пользу уничтожением и вредителей. Однако эта их роль изучена недостаточно.

Что касается клещей, то очень многие из них являются паразитами насекомых, иногда крайне специализованными; некоторые в личиночном состоянии ведут паразитический образ жизни, а в старших фазах развития становятся хищниками, немногие относятся к числу постоянных хищников, питающихся мелкими насекомыми. Особенно большое число эктопаразитов насекомых относится к группе гамазовых, клещей *(Gamasides)*, часто встречающихся на покровах многих жуков, например навозных. Личинки краснотелковых клещей *(Trombidiidae)* паразитируют на наружных покровах насекомых, а взрослые особи и нимфы ведут свободный образ жизни как хищники, питающиеся яйцами и молодыми личинками насекомых.

Одним из хорошо изученных краснотелковых видов является красный клещ саранчи *(Eutrombidium debilipes* Leon.), распространенный на юге СССР. Его красные личинки живут на теле перелетной саранчи и других саранчовых как эктопаразиты, не причиняя большого вреда; нимфы и взрослые особи питаются яйцами саранчи в кубышках, местами уничтожают до 25% кубышек и тем самым способствуют некоторому разреживанию популяций саранчи.

Представителем типичных хищников может служить щитовковый клещ *(Hemisarcoptes malus* Shim.), истребляющий щитовок и их яйца на плодовых культурах. Особенно охотно питается яйцами запятовидных щитовок (видов из рода *Lepidosaphes)*, но нападает также и на ивовую и другие виды щитовок.

Хищные позвоночные составляют немаловажную группу естественных врагов насекомых и имеются во всех классах позвоночных — среди рыб, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих.

Некоторые рыбы являются истребителями живущих в воде личинок вредных насекомых, таких, как личинки комаров, мошек и др. Широкую известность и распространение получила рыба гамбузия *(Gambusia)*, разводимая в водоемах для борьбы с личинками малярийных комаров.

Среди амфибий питание насекомыми не только широко распространено, но нередко является основным. Живущая в Южной Америке крупная жаба ага (*Bufo marinus* L.) даже используется для биологической борьбы с вредителями; с этой целью жаб поселяют на плантациях и в садах. Многие рептилии также являются энтомофагами.

Но особо выдающуюся роль в истреблении насекомых, в том числе и вредных, играют насекомоядные птицы; насекомые для них — повседневная пища. Особенно много насекомоядных птиц известно среди представителей отряда воробьиных *(Passeriformes)*; это скворцы, ласточки, синицы, мухоловки, трясогузки и многие другие. Есть также питающиеся насекомыми представители других отрядов, в частности дятловые *(Piciformes)*, мелкие сокола (кобчик и пустельга) из дневных хищников (*Falconiformes*), серая куропатка из куриных (*Galliformes*) и др.

Если эти птицы встречаются в достаточном количестве, они могут принести заметную пользу в садах, парках, на полях и огородах, препятствуя нарастанию численности тех вредителей, которыми они питаются. Приносить пользу некоторые птицы могут и вдалеке от населенных пунктов. Так, розовый скворец (*Pastor roseus* L.) истребляет саранчовых в их очагах. В настоящее время установлено, что розовый скворец может полностью уничтожить разрозненные скопления саранчи, в частности остаточные ее группы после проведения химической борьбы; следовательно, его деятельность усиливает эффект химической борьбы с саранчой.

В целом насекомоядные птицы должны рассматриваться как подлежащий охране полезный природный фонд. Поэтому задачей и обязанностью энтомологов, как впрочем и биологов, работников сельского и лесного хозяйства, является участие в мероприятиях по охране и привлечению полезных птиц. Необходимо поощрять такие старинные обычаи, как оберегание гнезд ласточек и устройство скворечен.

Есть среди птиц и опасные враги полезных насекомых; к их числу относится, например, распространенная на юге СССР золотистая щурка, или пчелоедка (*Merops apiaster* L.), истребляющая жалящих перепончатокрылых, особенно медоносную и других пчел.

Из млекопитающих насекомыми питаются многие представители отрядов насекомоядных *(Insectivora)* и летучих мышей *(Chiroptera)*. Специализованными потребителями муравьев и термитов являются муравьеды (Южная Америка) из отряда неполнозубых *(Edentata)* и трубкозубы (Южная Африка) из отряда трубкозубых (*Tubulidentata*).

Биологическая борьба. Рассмотрение естественных врагов насекомых показало большое их разнообразие и вскрыло важную их роль в ограничении распространения и размножения вредных видов. В связи с этим издавна и в разных странах возникала идея использования этих естественных врагов для биологической борьбы с вредителями. Так, в Китае много столетий тому назад были сделаны попытки применения муравьев для борьбы с вредителями цитрусовых; муравьев собирали в горах и переносили в цитрусовые сады.

В нашей стране почти сто лет тому назад знаменитый естествоиспытатель И. И. Мечников предложил для борьбы с вредителями использовать микроорганизмы; и хотя ему не удалось по состоянию науки в то время добиться практических результатов, его можно считать основоположником микробиологического метода борьбы с вредителями. В США давно была применена домашняя птица для борьбы с вредными саранчовыми.

В настоящее время биологический метод все более становится на научный фундамент, привлекает к себе внимание многих исследователей и имеет ряд успехов. Однако он еще не получил достаточно широкого распространения из-за неразработанности и трудности решения ряда возникающих биологических, хозяйственных и организационных вопросов. Несомненно, многие из этих препятствий в процессе исследований будут устранены, что и обеспечит дальнейший прогресс биологической борьбы с вредителями.

Необходимость дальнейшей разработки методов биологической борьбы с вредителями диктуется прежде всего его высокой экономической эффективностью и перспективой заменить или ослабить применение химических средств борьбы в тех случаях, когда это становится необходимостью.

Основными методами биологической борьбы с вредителями являются: микробиологический метод, акклиматизация естественных врагов, сезонная колонизация энтомофагов и содействие местным энтомофагам.

Микробиологический метод привлекает к себе особое внимание, так как в ряде случаев были получены положительные результаты. Перспективным является применение смешанных энтомопатогенных микроорганизмов, например грибных и вирусных, вирусных и протозойных, либо различных видов бактерий и пр. Эти патогенные организмы совместно усиливают свое действие на хозяина, т. е. дают синергетический эффект. Отсюда открываются перспективы создания источников смешанной инфекции в очагах вредителей.

В сущности сходный эффект по принципу синергизма достигается и при применении микроорганизмов в смеси с пониженными дозировками ядовитых веществ; последние ослабляют вредителя и тем самым усиливают роль микроорганизмов.

Акклиматизация естественных врагов богата примерами выдающейся результативности. Так, для подавления завезенной в Европу из США кровяной тли, опасного вредителя яблони, на его родине был разыскан специализированный паразит — афелинус (*Aphelinus mali* Hald.) из хальцидовых. Благодаря акклиматизации афелинуса в Западной Европе и в СССР в ряде мест кровяная тля перестала быть опасным вредителем яблонь. Другим примером может служить вывезенная из Австралии хищная божья коровка родолия (*Rodolia cardinalis* Muls.) — эффективный истребитель австралийского желобчатого червеца, или ицерии. Ицерия попала с посадочным материалом из Австралии во многие субтропические страны и стала очень сильно вредить цитрусовым и другим субтропическим культурам. Ввоз и акклиматизация родолии в зараженные ицерией районы способствовали успешному подавлению очагов данного вредителя. В частности, у нас на Кавказе были спасены от гибели и выкорчевки цитрусовые и другие ценные культуры. Наконец, при рассмотрении грибных болезней насекомых приводился пример успешной акклиматизации в субтропиках Кавказа гриба ашерсонии против цитрусовой белокрылки (см. стр. 378).

Близким к методу акклиматизации является внутриареальное расселение естественных врагов, т. е. их переселение в новые районы распространения вредителя, где данные естественные враги еще отсутствуют. Следовательно, полезные организмы расселяются по ареалу вредителя для более широкой их акклиматизации в пределах распространения данного вредителя.

Сезонная колонизация состоит в искусственном разведении энтомофагов с последующим ежегодным их выпуском в начале развития вредителя; в дальнейшем энтомофаг самостоятельно развивается в течение сезона и подавляет вредителя. Примером может служить разведение и выпуск яйцееда — трихограммы (*Trichogramma evanescens* Westw. из хальцидовых и другие виды рода); трихограмма заражает яйца озимой совки, яблонной плодожорки и других вредных бабочек и может подавлять этих вредителей.

Содействие местным энтомофагам составляет труднейшую и вместе с тем важную современную задачу биологической борьбы с вредителями. Местные энтомофаги являются обычными обитателями сельскохозяйственных угодий или прилегающих к ним участков и могут приносить существенную пользу, если их численность будет достаточной.

Меры содействия местным энтомофагам могут быть весьма разнообразными. Например, посев медоносов и многолетних бобовых, посадка цветущих нектароносных кустарников создают благоприятные условия для дополнительного питания энтомофагов и повышения их плодовитости. Высадка семенников зонтичных культур и лука близ посадок

капусты способствует привлечению мух тахин и повышает зараженность ими гусениц капустной совки — основного вредителя капусты.

Многообразны пути содействия местным энтомофагам с помощью приемов агротехники и способов применения химических средств борьбы с вредителями. Например, ленточная обработка химическими средствами позволяет энтомофагам сконцентрироваться на необработанных лентах (полосах) и тем самым не только уйти от действия яда, но и повысить свою полезную роль в местах концентрации. Существенное значение в сохранении энтомофагов и в удешевлении борьбы с вредителями может иметь ограничение или отказ от химической борьбы с вредителями, сильно зараженными энтомофагами. Эти и другие методы разумного ограничения химической борьбы, направленные на усиление полезной роли местных энтомофагов, составляют сущность прогрессивного принципа интегрированной борьбы с вредителями.

В целом изыскание и разработка различных методов биологической борьбы с вредителями позволит использовать естественных врагов как полезную природную силу в борьбе с вредными насекомыми. Но на этом пути предстоит еще сделать много научных исследований и организационных усилий.

АНТРОПИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Воздействие человека и его хозяйственной деятельности на организмы, в том числе и на мир насекомых, составляет в настоящее время одну из самых мощных форм экологического воздействия в природе. Но будучи сам частью природы, человек лишь потребляет вещества в ней, но не создает их. Поэтому все наше «преобразование» живой природы в сущности сводится к разрушению или изменению сложившихся тысячелетиями природных взаимоотношений организмов со средой — с целью получения разнообразной биологической продукции. И задача состоит в том, чтобы познать экологические законы и правильно их применять при использовании природы.

Распашка и освоение под сельскохозяйственные культуры целинных земель, вырубка и раскорчевка с этой целью леса, осушение болот, орошение засушливых степей и пустынь, пастьба скота и многие другие проявления хозяйственной деятельности человека в сильнейшей степени изменяют состав фауны насекомых. Одни виды при этом полностью вытесняются и исчезают, другие, наоборот, получают особо благоприятные условия для жизни и размножения.

Все эти воздействия осуществляются широким фронтом и обычно затрагивают не отдельные виды организмов, а целые их комплексы вместе с окружающей средой — биоценозы, или экологические системы.

Поэтому подробное рассмотрение вопроса об экологическом воздействии человека на такие экологические системы целесообразно рассмотреть в разделе «Биоценология насекомых» (см. стр. 405).

МЕСТООБИТАНИЕ И АРЕАЛ КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ

Каждый вид и слагающие его популяции занимает в природе ту или иную территорию, т. е. владеет определенным пространством. Пространственное распределение вида в значительной степени или полностью определяется экологическими условиями среды и избирательным отношением вида к ней. Основными формами пространственного распределения организмов на земной поверхности является заселение местообитаний и географическое распространение.

Распределение по местообитаниям. Избирательное отношение видов к факторам среды порождает избирательность и к местообитаниям, т. е. экологическую специализацию по отношению к участкам территории, которые он пытается занять и заселить. Участок территории, занятый популяцией вида и характеризующийся определенными экологическими условиями, называется местообитанием вида, или *стацией*.

Так, пшеничное поле является стацией пшеничного трипса, шведской мухи, гессенской мухи, разных видов клопов-черепашек и хлебных жуков, хлебной жужелицы и других видов. Стациями азиатской саранчи будут пониженные, обычно поросшие тростником болотистые участки по берегам рек, озер и морей на юге СССР, а стациями майского хруща — сосновые боры и другие лесные массивы, поляны, вырубки.

Каждая из таких стаций характеризуется своим растительным покровом, свойствами почвы, особенностями микроклимата и пр. Следовательно, каждая стация является как бы суммированным показателем условий среды, свойственных определенному участку земной поверхности.

Как оказалось, каждый вид насекомого имеет свой характерный набор заселяемых стаций; у одних видов этот набор разнообразен, у других — строго ограничен определенным типом местообитания. Между этими крайними показателями избирательности вида к местообитаниям существуют разнообразные переходы. Например, для азиатской саранчи характерна, как указывалось, строгая связь с болотистыми стациями, а итальянская саранча встречается в более разнообразных местообитаниях — на целинных степных участках, залежных землях, пастбищах и пр. Пшеничный трипс, шведская и гессенская муха встречаются лишь на посевах хлебных злаков и на злаковниках с участием луговых злаков, например на лугах или пырейных залежах. А капустная совка

может встречаться не только на овощных полях и огородах с капустой и брюквой, но также на посевах свеклы, гороха, подсолнечника, на плантациях табака, клеверищах и в других местообитаниях.

Набор заселяемых тем или иным видом стаций столь характерен для каждого вида, что может служить важнейшим видовым отличительным признаком, не менее значимым, чем морфологические и другие отличия. Более того, исследования показали, что в пределах родственной группы насекомых (представителей одного и того же рода или семейства) невозможно подобрать пару видов, которые бы заселяли один и тот же комплекс стаций. Эта закономерность в самом общем виде находит свое отражение в принципе Гаузе (по имени советского исследователя Г. Ф. Гаузе), который может быть сформулирован так: два близких вида сосуществовать не могут.

В основе этого явления лежит межвидовое соревнование, другими словами конкурентные отношения между видами, возникающие при использовании условий среды. Путем такого соревнования и происходит экологическое разделение близких видов, уменьшающее конкуренцию между ними. Следовательно, экологическая дифференциация между близкими видами может рассматриваться как один из механизмов регуляции численности особей в пространстве.

Само же свойство видов избирательно заселить те или иные стации представляет собой важнейшую экологическую закономерность, обозначаемую как принцип постоянства в выборе местообитаний, или *принцип стациальной верности.* Очевидно, изученность и характеристика любого вида насекомого, особенно имеющего практический интерес, не может считаться удовлетворительной без сведений о составе занимаемых им стаций. Очевидно также, что виды и их комплексы могут служить экологическими индикаторами внешних условий и их изменений в пространстве и времени.

Итак, стация есть местообитание вида. Однако в некоторых случаях местообитание вида обозначают понятием биотоп. Такое смешение терминов нельзя считать целесообразным; под понятием *биотоп* лучше подразумевать участок территории, заселенный сообществом организмов, т. е. их естественным комплексом — биоценозом (см. стр. 405).

Принцип смены местообитаний. Установление избирательной привязанности организмов к стациям явилось важным итогом полевого экологического изучения видов. Однако дальнейшие исследования показали, что принцип стациальной верности оказывается действительным лишь в условиях ограниченного диапазона пространства и времени. В широком их диапазоне возникает диаметрально противоположное явление — закономерное изменение видами своих местообитаний. Эта закономерность обозначена нами как *принцип смены местообитаний.*

Смена местообитаний как экологическая закономерность представляет собой сложный комплекс явлений, протекающих частью в пространстве и частью во времени. В широком диапазоне пространства смена местообитаний проявляется в виде зональной и вертикальной смены стаций и зональной смены ярусов; а в широком диапазоне времени — в виде сезонной и годичной смены стаций.

Зональная смена стаций характерна для видов широко распространенных, заселяющих ряд природных зон, т. е. для трансзональных видов. Проявляется зональная смена стаций как закономерно направленное изменение местообитаний при переходе вида из одной природной зоны в другую: при продвижении к северу избираются более сухие, хорошо прогреваемые открытые стации с разреженным растительным покровом, часто располагающиеся на легких песчаных или каменистых почвах; при продвижении к югу тот же вид заселяет более увлажненные и тенистые стации с густым растительным покровом и с глинистыми почвами.

Примеры зональной смены стаций у трансзональных видов приведены в табл. 4.

Таблица 4

Виды	Местообитание	
	север	юг
Перелетная саранча (*Locusta migratoria* L.)	Центр европейской части СССР: песчаные места	Юг Европы, Средняя Азия, Казахстан: сырые болотистые места с густым травостоем
Итальянская саранча (*Calliptamus italicus* L.)	Юг лесной зоны: меловые холмы и песчаные места	Средняя Азия, Закавказье: предгорья, долины рек, оазисы
Майский хрущ (*Melolontha hippocastani* F.)	Север европейской части СССР: открытые места около леса	Юг европейской части СССР: под пологом леса
Июньский хрущ (*Amphimallon solstitialis* L.)	Лесная и степная зона: открытые целинные участки и старые залежи	Полупустыни юго-востока, Средняя Азия: берега рек и каналов, сады
Озимая совка (*Agrotis segetum* Schiff.).	Север европейской части СССР: паровые поля и посевы озимых	Средняя Азия: искусственно орошаемые поля

Из таблицы видно, что перелетная саранча в средней полосе европейской части СССР заселяет песчаные места, а на юге — болотистые стации. Итальянская саранча близ северной границы распространения (например, в центральных черноземных областях и в Западной Сибири) живет на склонах сухих меловых обнажений с редким травостоем и на

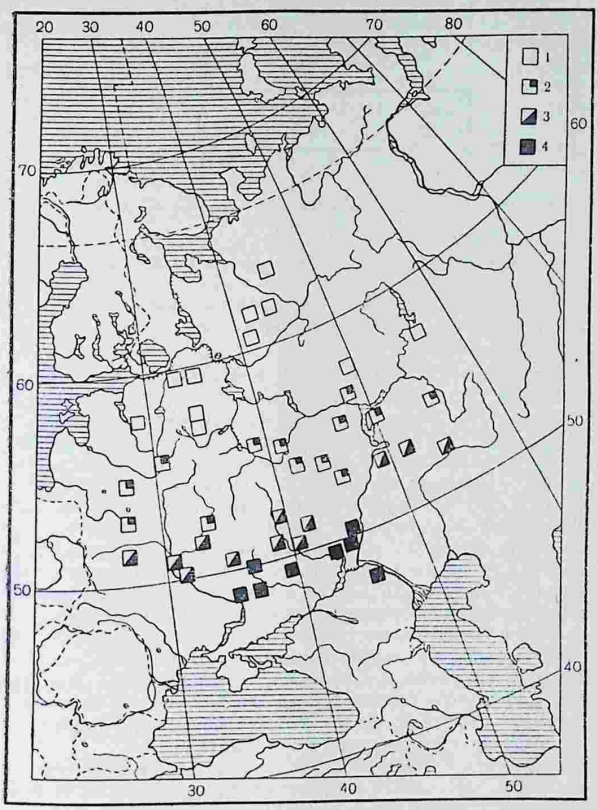


Рис. 186. Зональная смена местообитаний у восточного майского хруща в европейской части СССР (по Березиной из Воронцова):

1 — встречается вне лесного полога, *2* — вне лесного полога и под слабым затенением, *3* — под пологом леса и редко вне его, *4* — под пологом леса

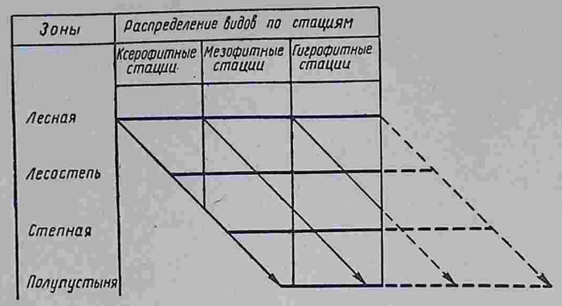


Рис. 187. Диаграмма зональной смены стаций (по Бей-Биенко)

песчаных местах, а в Средней Азии и в Закавказье заселяет хорошо орошаемые участки с густым травостоем, например люцерновые поля в оазисах; в Средней Азии этот вид даже называется оазисным прусом.

Сходным образом происходит смена стаций и у других приведенных в таблице видов — майского и июньского хрущей и озимой совки. Изменение стаций у майского хруща при продвижении с севера европейской части СССР к центру и далее к югу показано также на карте (рис. 186).

Графически зональная смена пояснена на специальной диаграмме (рис. 187). Все стации на этой диаграмме распределены по характеру растительного покрова и микроклимату на три экологические группы — ксерофитные (сухие теплые стации с разреженным травостоем), мезофитные (умеренно или средне увлажненные) и гигрофитные (сильно увлажненные с густым травостоем). Смещение видов в более влажные стации при продвижении к югу показано косыми стрелками; при этом влаголюбивые виды лесной и отчасти лесостепной зоны лишаются возможности проникнуть в более южные зоны, так как более влажные стации, чем гигрофитные, физически и экологически немыслимы (на рис. 186 показано прерывистыми стрелками).

Зональная смена стаций является экологическим следствием закона географической зональности и объясняется возрастанием по мере движения на юг количества тепла, получаемого земной поверхностью. Так, количество солнечного тепла (эффективной радиации) за вегетационный период, т. е. с апреля по сентябрь включительно, воспринимаемое 1 $см^2$ земной поверхности, изменяется по географической широте следующим образом (в больших калориях):

65° с. ш. (зона тайги) . . . . . 68 *ккал*
50° с. ш. (зона степей) . . . . . 85 *ккал*
40° с. ш. (зона пустынь) . . . . . 107 *ккал*

Резкое возрастание эффективной радиации по мере движения на юг ставит расселяющийся здесь вид в условия избытка тепла. Внешне одинаковые стации на севере и юге в действительности резко различаются между собой по тепловому режиму; например, температура на поверхности песчаного участка в лесной зоне летом обычно не превышает 35—40° С, а в пустыне она достигает 65° С и выше.

Этот избыток тепла на сухом юге может быть устранен путем перехода в более увлажненные и тенистые стации; высокая почвенная влажность в таких стациях при сухом воздухе способствует охлаждению через усиленное испарение, а тень умеряет прогревающий эффект южного солнца. В конечном итоге в таких влажных стациях создается более прохладный микроклимат, что и позволяет здесь жить некоторым северным видам. С другой стороны, недостаток тепла и избыток влаги на севере компенсируется переходом на более сухие и теплые стации.

Вертикальная смена стаций аналогична зональной, но проявляется в горных условиях. Наиболее обычной формой вертикаль-

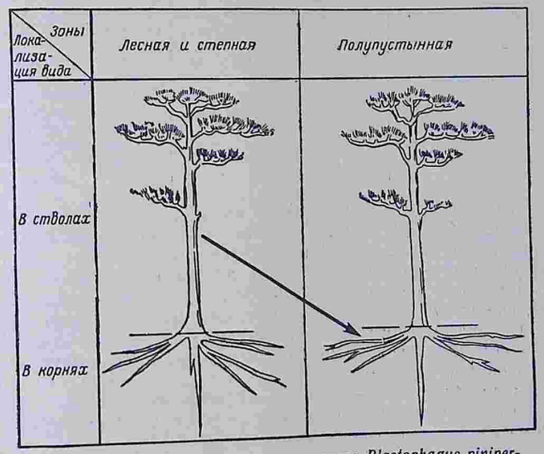


Рис. 188. Зональная смена ярусов у короеда *Blastophagus piniperda* L. (по Бей-Биенко)

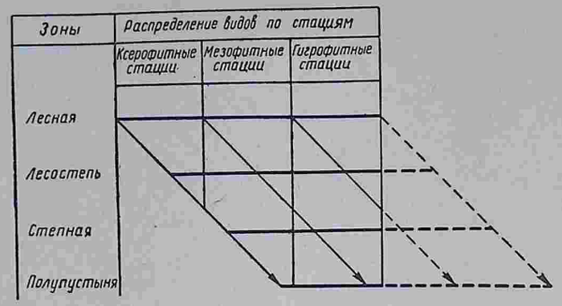


Рис. 187. Диаграмма зональной смены стаций (по Бей-Биенко)

песчаных местах, а в Средней Азии и в Закавказье заселяет хорошо орошаемые участки с густым травостоем, например люцерновые поля в оазисах; в Средней Азии этот вид даже называется оазисным прусом.

Сходным образом происходит смена стаций и у других приведенных в таблице видов — майского и июньского хрущей и озимой совки. Изменение стаций у майского хруща при продвижении с севера европейской части СССР к центру и далее к югу показано также на карте (рис. 186).

Графически зональная смена пояснена на специальной диаграмме (рис. 187). Все стации на этой диаграмме распределены по характеру растительного покрова и микроклимату на три экологические группы — ксерофитные (сухие теплые стации с разреженным травостоем), мезофитные (умеренно или средне увлажненные) и гигрофитные (сильно увлажненные с густым травостоем). Смещение видов в более влажные стации при продвижении к югу показано косыми стрелками; при этом влаголюбивые виды лесной и отчасти лесостепной зоны лишаются возможности проникнуть в более южные зоны, так как более влажные стации, чем гигрофитные, физически и экологически немыслимы (на рис. 186 показано прерывистыми стрелками).

Зональная смена стаций является экологическим следствием закона географической зональности и объясняется возрастанием по мере движения на юг количества тепла, получаемого земной поверхностью. Так, количество солнечного тепла (эффективной радиации) за вегетационный период, т. е. с апреля по сентябрь включительно, воспринимаемое 1 $см^2$ земной поверхности, изменяется по географической широте следующим образом (в больших калориях):

65° с. ш. (зона тайги) . . . . . 68 *ккал*
50° с. ш. (зона степей) . . . . . 85 *ккал*
40° с. ш. (зона пустынь) . . . . . 107 *ккал*

Резкое возрастание эффективной радиации по мере движения на юг ставит расселяющийся здесь вид в условия избытка тепла. Внешне одинаковые стации на севере и юге в действительности резко различаются между собой по тепловому режиму; например, температура на поверхности песчаного участка в лесной зоне летом обычно не превышает 35—40° С, а в пустыне она достигает 65° С и выше.

Этот избыток тепла на сухом юге может быть устранен путем перехода в более увлажненные и тенистые стации; высокая почвенная влажность в таких стациях при сухом воздухе способствует охлаждению через усиленное испарение, а тень умеряет прогревающий эффект южного солнца. В конечном итоге в таких влажных стациях создается более прохладный микроклимат, что и позволяет здесь жить некоторым северным видам. С другой стороны, недостаток тепла и избыток влаги на севере компенсируется переходом на более сухие и теплые стации.

Вертикальная смена стаций аналогична зональной, но проявляется в горных условиях. Наиболее обычной формой вертикаль-

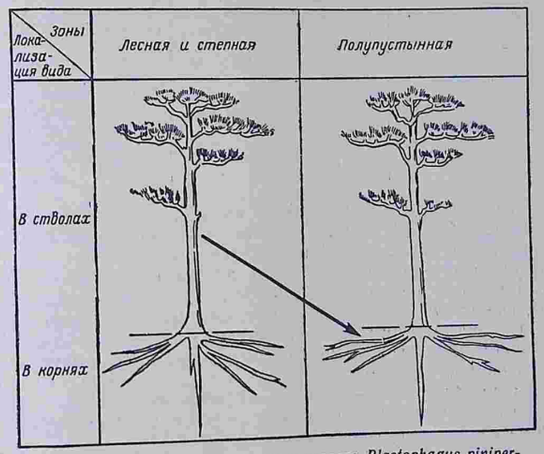


Рис. 188. Зональная смена ярусов у короеда *Blastophagus piniperda* L. (по Бей-Биенко)

ной смены стаций является переход видов на более ксерофитные стации по мере повышения вертикального уровня. Например, серый кузнечик в лесном поясе Кавказа держится на мезо- и гигрофитных стациях, а в альпийском — в ксеро- и мезофитных.

Зональная смена ярусов проявляется в том, что трансзональные виды, как показал М. С. Гиляров и другие авторы, в разных зонах занимают неодинаковые ярусы. Так, в более сухих зонах они нередко из наземных видов становятся хотя бы частично почвенными; с другой стороны, некоторые виды при продвижении на север перемещаются из более высокого растительного яруса в более низкий (табл. 5).

Таблица 5

Виды	Занимаемые ярусы	
	север	юг и юго-восток
Короед лесной садовник (*Blastophagus piniperda* L.)	Центр и север: развивается под корой ствола и крупных ветвей сосны	Юго-восток европейской части СССР: развивается на корнях сосны
Жук-олень (*Lucanus cervus* L.)	Лесная зона: личинка в гниющих стволах и пнях	Степная зона: личинка в гнилых корнях до глубины 100 *см*
Розанная листовертка (*Cacoecia rosana* L.)	Лесная зона: живет среди ягодных кустарников, яйцекладка у почвы	Степная зона: заселяет плодовые сады, яйцекладка в кроне деревьев
Пшеничный трипс (*Haplothrips tritici* Kurd.)	Лесостепь: личинки зимуют в стерне злаков	Степи юго-востока европейской части СССР и Казахстана: личинки зимуют в почве

Самым необычным и удивительным из приведенных примеров является переход таких, казалось, наземных видов, как короеды, к жизни на корнях, т. е. к подземному образу жизни (рис. 188).

В итоге зональная смена стаций и ярусов и вертикальная смена стаций ставит вид в двойственные и противоречивые условия. С одной стороны, вид предъявляет к среде определенные требования, вытекающие из его наследственных физиологических свойств; с другой стороны, при успешном расселении в другие зоны и в горах вид вынужден переместиться на другие стации или даже сменить ярус. Все это приводит к важным последствиям: изменяется экология, физиология и биология видов, что стимулирует внутривидовую дифференциацию; смена стаций становится одним из факторов эволюции.

Зональная и вертикальная смена местообитаний имеет существенный интерес и в практическом отношении. Она должна учитываться при

разработке зональных мер борьбы с вредителями, может дать основания для понимания изменения экологии вида в разных зонах и прогноза этих изменений при таких мероприятиях, как орошение земель и создание лесных массивов на юге, как осушение земель, возделывание пропашных культур, вырубка леса, применение черных и занятых паров на севере и пр.

Смена местообитаний во времени связана с изменениями микроклимата в течение одного сезона или в течение ряда лет. При изменениях микроклимата в течение одного и того же сезона происходит сезонная смена стаций. Она бывает особенно резко выраженной в областях с жарким и сухим климатом.

Одной из наиболее обычных форм сезонной смены стаций является переселение степных и пустынных видов в период летней засухи и выгорания природной растительности на более увлажненные местообитания с зеленым и густым растительным покровом — на посевы, на луга и в западины, под полог леса. Так, в Нижнем Поволжье многие виды насекомых летом мигрируют в лиманы — затопляемые участки с более богатой, чем в степи, растительностью; другой пример — переселение вредных кузнечиков в Крыму и на Кавказе с мест, где травостой выгорел, на посевы, с последующим повреждением этих посевов. Переселение насекомых в период сенокоса со скошенной площади на посевы и другие участки с густым растительным покровом также может рассматриваться как одна из форм сезонной смены стаций.

Отклонение погодных условий от средней нормы в ту или иную сторону отражается на микроклимате занимаемых насекомыми местообитаний и приводит к годичной смене стаций. В более сухие и теплые годы происходит переселение видов на влажные стации, а во влажные годы — на более сухие стации.

Так, перелетная саранча в южном Казахстане в сухие годы концентрируется на западинах с более влажной почвой и относительно густым растительным покровом; здесь же происходит и откладка кубышек. В более влажные годы, наоборот, избираются более возвышенные сухие места, где откладываются и кубышки.

В центральной Украине переселение в сухие жаркие годы на более влажные стации А. Ф. Кришталь выявил у разнообразного комплекса видов насекомых; при этом на влажных стациях происходит значительное увеличение количества встречающихся видов и их обилия (численности на 1 $м^2$), за исключением видов северного происхождения. В сырые и прохладные годы происходит не только обогащение фауны сухих стаций, но и расширение заселяемой территории у мезо- и гигрофилов при сокращении обилия ксерофилов и видов южного происхождения.

Таким образом, путем смены местообитаний виды в изменяющихся условиях среды изыскивают для себя наиболее подходящие условия

жизни. В сущности смена местообитаний позволяет этим видам сохранять свой экологический стандарт, свои требования к гидротермическим факторам даже в изменяющейся среде.

В целом, принцип постоянства в выборе местообитаний, как и его антипод — принцип смены местообитаний, свидетельствует о сложности взаимоотношений вида с той средой, которая создается на заселяемых видами участках территории земной поверхности. Без учета и понимания этих взаимоотношений вида с местообитанием невозможно понять его экологию и некоторые стороны его биологии, что будет затруднять и разработку необходимых практических мероприятий — мер борьбы с вредными видами и мер содействия полезным видам.

Ареал вида. Область географического распространения вида нередко обозначается кратким понятием *ареал*. Последний в сущности является географически увеличенной стацией и, следовательно, зависит как от избирательных требований вида к среде, так и от суммы экологических условий, слагающихся на территории ареала,— климата, растительного покрова и пр.

Однако по сравнению со стацией ареал вида представляет собой еще более широкое и сложное явление. Он определяется не только современными экологическими условиями, но и геоисторическими воздействиями, т. е. изменениями физико-географических условий в прошлом — климата, растительного покрова, формы земной поверхности и пр. Следовательно, ареал вида есть суммированный эффект современных и предшествующих условий.

Процесс изменения ареалов во времени изучается исторической зоогеографией и здесь не рассматривается. Что касается современных факторов, влияющих на географическое распространение видов, то из них наибольшее значение имеют термические условия, влажность среды и наличие подходящих кормовых ресурсов.

Роль *климатических* факторов в распространении насекомых проявляется разнообразно. Прежде всего это сказывается на числе видов: более теплые и влажные области нашей планеты имеют наиболее богатую фауну. Особенного расцвета и исключительного разнообразия насекомые достигают в тропиках, тогда как в умеренном климате они значительно менее разнообразны, а в полярной зоне представлены сравнительно немногими видами.

Если разделить земной шар на три климатические зоны — жаркую (тропики и субтропики), умеренную и холодную (полярные области), то число видов в этих зонах среди, например, тараканових будет примерно таковым: 3400—150—2. Эти цифры с очевидностью указывают на исключительное богатство тропической и субтропической фауны данного отряда и о почти полном отсутствии названных насекомых в полярных странах.

На территории СССР (22,4 млн. *км*²), расположенной почти целиком в умеренной и холодной зонах, встречается около 500 видов саранчовых, тогда как в Австралии (8,9 млн. *км*²), которая в 2,5 раза меньше СССР, но лежит целиком в жаркой зоне, найдено 800 видов саранчовых. В Африке (около 30 млн. *км*²) известно до 2000 видов саранчовых, хотя площадь этого континента только на $^1/_3$ больше территории СССР.

Фауна насекомых полуострова Индостан вместе с прилежащей Бирмой (площадь 3 млн. *км*²), лежащих целиком в жаркой зоне, по старым и, несомненно, преуменьшенным данным насчитывает 30 тыс. видов, а территория Гренландии (около 2,2 млн. *км*²), располагающаяся полностью в холодной зоне, имеет только около 450 видов.

Приведенные данные указывают на выдающееся значение климатических факторов в распространении насекомых и в определении числа и состава встречающихся в той или иной стране видов. Из этих данных также вытекает, что в определении северной или южной границ распространения видов весьма существенную роль должен играть термический фактор. Особенно это касается северной границы распространения видов на континенте Евразии.

Одной из важнейших климатических границ на территории Евразии является январская изотерма в —20° С и изотерма средних абсолютных минимумов температуры —25° С (рис. 189). Эти две изотермы ограничивают распространение к северу и к востоку многих членов недостаточно холодостойкой европейской фауны насекомых, таких, как капустная белянка, озимая совка, кольчатый шелкопряд и многие другие виды. Поэтому они широко распространены в европейской части СССР, но отсутствуют на северо-востоке ее, не заходят в Западную Сибирь, но некоторые встречаются в Средней Азии и на юге Дальнего Востока. Объясняется это тем, что указанные изотермы от северо-запада Европы сильно спускаются вниз к юго-востоку ее и далее на востоке проходят южнее Западной Сибири. Благодаря этому фауна насекомых Западной Сибири имеет обедненный состав европейских видов, но вместе с тем включает ряд более холодостойких сибирских видов, хотя бы частью отсутствующих в европейской части СССР, например сибирскую кобылку из саранчовых.

Характерно, например, что весь отряд тараканових, насчитывающий в СССР около 60 видов, совсем не представлен в Сибири, если не считать единственного европейского вида, проникающего лишь на юг Западной Сибири. Северная граница ареала этого отряда в Евразии проходит чуть южнее январской изотермы в —20° С. Следовательно, громадная территория Северной Сибири, лежащая к северу от этой изотермы, полностью лишена природной фауны тараканових; но на юге советского Дальнего Востока представители этого отряда вновь появ-

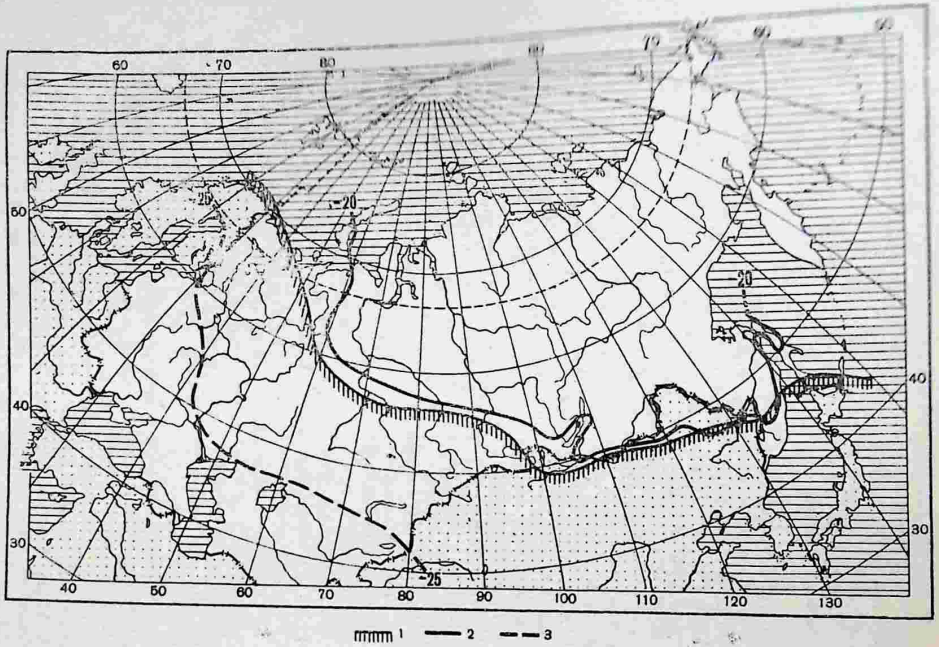


Рис. 189. Карта умеренной Евразии с показом северной границы распространения отряда тараканових и важнейших изотерм (по Бей-Биенко с изменениями):

1 — северная граница отряда тараканових, *2* — январская изотерма — 20° на уровне моря, *3* — изотерма средних абсолютных минимумов температуры — 25°

ляются в природе. В целом северная граница распространения отряда тараканових в Евразии является ярким свидетельством того, насколько велика роль зимних температур в ограничении продвижения к северу недостаточно холодостойких насекомых (рис. 189).

У особо теплолюбивых и нехолодостойких видов северная граница ареала может определяться даже сравнительно незначительными зимними температурами. Например, кровяная тля не заходит в Западной Европе и в СССР северней январской изотермы минус 3—4° С; поэтому ее северная граница проходит через Варшаву, далее к востоку спускается к Каменец-Подольску, Херсону, проходит по северным склонам Кавказа и далее по северу Средней Азии.

Однако северная граница распространения может определяться не только минимальными зимними температурами, но и количеством тепла за вегетационный период, т. е. суммой эффективных температур. В этих случаях сумма эффективных температур, необходимая для развития одного поколения, может оказаться тем пределом, за который вид не может выйти. Так, например, северная граница ареала стеблевого мотылька в Евразии определяется суммой эффективного тепла в 710° С при пороге 9° С (рис. 190).

Роль влажности в ограничении распространения также существенна, но не всегда может быть выявлена с должной наглядностью. В отношении вышеупомянутого стеблевого мотылька установлено, что как влаголюбивый вид он в наибольшей численности встречается только в достаточно увлажненных частях Евразии и Северной Америки, совпадающих преимущественно с областями распространения широколиственных лесов. В СССР это северная Украина, средняя полоса европейской части, Кавказ и Дальний Восток (рис. 190); здесь стеблевой мотылек выступает как вредитель растений. В засушливых степных и пустынных районах этот вид отсутствует или встречается в небольшой численности и как вредитель значения не имеет. Следовательно, во влажных областях умеренного климата создается тот экологический оптимум, который обеспечивает данному виду наибольшее процветание, повышенную численность и высокую вредность.

Примером тесной зависимости ареала вида от особенностей увлажнения является ареал мароккской саранчи (рис. 191). Он охватывает в СССР крайний юг Украины, включая Крым, далее на востоке заходит в Предкавказье, отсюда простирается до Закавказья, юга Средней Азии и юго-восточного Казахстана. Как оказалось, вся эта обширная и разнородная территория отличается особенностями весеннего увлажнения: за три весенних месяца (март, апрель, май) здесь выпадает примерно 100 *мм* осадков. Поэтому изогиета весенних осадков в 100 *мм* проходит вдоль всего охарактеризованного выше ареала мароккской саранчи, повторяя все его причудливые очертания.

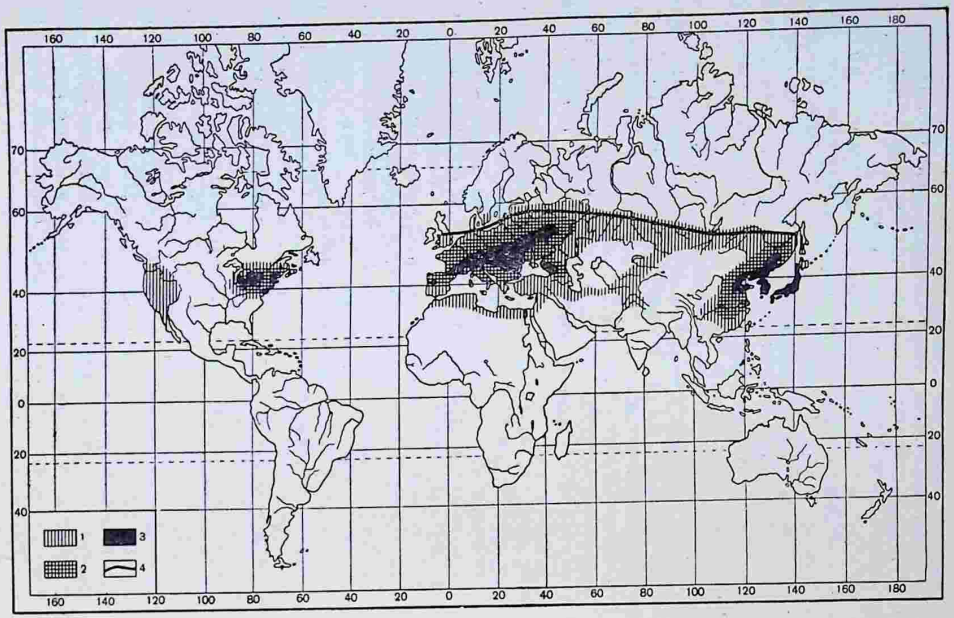


Рис. 190. Карта распространения стеблевого мотылька (по Кожанчикову):

1 — общий ареал, *2* — частая встречаемость, *3* — зона массовых размножений, *4* — изолиния суммы эффективных температур в 710° С

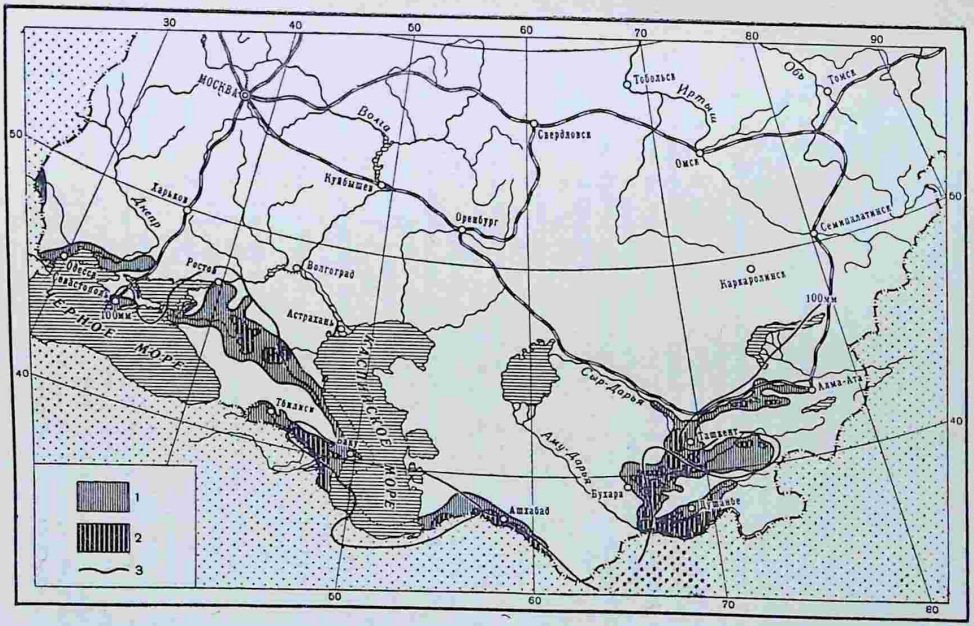


Рис. 191. Карта распространения мароккской саранчи в СССР (по Бей-Биенко):
1 — общий ареал, *2* — прежние и современные очаги массовых размножений, *3* — изогиета весенних осадков в 100 *мм*

Экологическое значение такой строгой избирательности мароккской саранчи к количеству весенних осадков расшифровывается так. Будучи представителем сухолюбивой средиземноморской фауны, мароккская саранча не терпит излишней весенней влажности, так как ее перезимовавшие в почве яйца при этом гибнут от грибных заболеваний; поэтому значительное увеличение весенних осадков против нормы в 100 *мм* вызывает резкое снижение численности саранчи. С другой стороны, слишком засушливая весна, когда осадков выпадает значительно меньше 100 *мм*, создает другую крайность — недостаток влаги; это способствует гибели части яиц от высыхания и гибели отродившейся части личинок от бескормицы вследствие преждевременного выгорания растительности.

В сущности сходный экологический механизм выявляется и при анализе условий существования мароккской саранчи методом биоклимограмм: избыток осадков в фазе развития яйца характеризует неблагоприятные условия существования мароккской саранчи (см. рис. 181). Однако этот избыток приходится в данной биоклимограмме на зимние месяцы, а не на весенние, потому что она была построена для Малой Азии, т. е. для южной окраины ареала с ее мягкой зимой; зимние осадки здесь в некоторой степени экологически эквивалентны весенним осадкам в более северных частях ареала.

Роль *пищевого* фактора в распространении насекомых наиболее резко сказывается на узко специализированных видах — олигофагах и особенно монофагах. Так, пшеничный трипс встречается практически всюду, где возделывается пшеница, а репная белянка — всюду, где возделывается капуста; то же самое можно сказать и о яблонной плодожорке — ее ареал совпадает с областью распространения культурной яблони. Несомненно, в широком распространении этих и аналогичных им видов решающую роль сыграло распространение их основного кормового растения.

Однако в большинстве случаев роль пищевого фактора в распространении видов перекрывается другими факторами, в особенности климатическими. Так, капустная белянка и озимая совка отсутствуют в Сибири, хотя здесь широко возделываются их основные кормовые растения; у белянки — капуста, у совки — озимые хлеба. Отсутствие этих видов в Сибири объясняется, как уже указывалось, пониженной их морозостойкостью.

Вместе с тем не возникает сомнений в том, что широкому распространению этих видов в Европе способствовало распространение возделываемых культур. В частности, развитие земледелия на Кольском полуострове и возделывание там капусты способствовало проникновению туда капустной белянки; по особенностям зимнего периода Кольский полуостров более благоприятен для капустной белянки, нежели Си-

бирь, так как располагается южнее январской изотермы —20° С и чуть севернее изотермы средних абсолютных минимумов температуры —25° С (см. рис. 189). Очевидно, там, где климатические условия не препятствуют расселению вида, роль кормового фактора становится ведущей.

Своеобразна роль пищевого фактора в распространении завезенных иноземных видов из числа монофагов и олигофагов — виноградной филлоксеры, колорадского жука и др. Их ареал в значительной степени зависит от распространения кормовых растений, в данном случае — виноградной лозы и картофеля, но не охватывает всего ареала этих растений. Объясняется это тем, что дальнейшему расселению этих видов препятствуют в основном меры карантинного контроля, хотя не исключена и ограничивающая роль климатических факторов.

Таким образом, ареал видов определяется комплексным воздействием экологических факторов; при этом ведущая роль может принадлежать в одних случаях либо в той или иной части ареала климатическим факторам, а в других — пищевому фактору. Несомненно значение в распространении видов также и водно-почвенных факторов, но эта сторона вопроса здесь не рассматривается.

БИОЦЕНОЛОГИЯ НАСЕКОМЫХ

Понятие о биоценозе. В реальной природе организмы живут не изолированно друг от друга, а сосуществуют в виде особых сообществ, или биологических комплексов — *биоценозов*. Биоценоз не представляет собой случайного набора организмов, а является для данных географических условий исторически сложившейся группировкой видов растений и животных, включая микроорганизмы.

Биоценоз нельзя представить вне занимаемой им территории — биотопа, под которым следует понимать не только саму территорию, но и всю совокупность неорганической среды. В такой трактовке понятие биоценоз приобретает широкий смысл — как совместно функционирующая система, создающаяся в результате взаимодействия организмов и среды. Эти широко понимаемые биоценозы акад. В. Н. Сукачев предложил называть *биогеоценозами*; применяется и близкое понятие — экологическая система или просто *экосистема*, введенное английским исследователем А. Дж. Тенсли (A. G. Tensley).

Биоценозы многообразны и различаются между собой прежде всего уровнем своей организации. Основной таксономической единицей является элементарный биоценоз, или биоценоз первого порядка. Это те конкретные биоценозы, с которыми приходится иметь дело при изучении биологических комплексов в природе; таковы конкретные виды соснового леса, ковыльно-типчаковых степей, злаковых лугов и пр. Совокупности биоценозов первого порядка объединяются в биоценозы вто-

рого и последующих порядков, к числу которых относятся формации и ландшафтные зоны.

Высшей категорией биоценоза на Земле можно считать весь живой ее покров — *биострому*, названную также *геомеридой*; в этом случае биотопом геомериды следует считать биосферу, т. е. поверхностную оболочку Земли, заселенную живыми существами.

Другие формы биоценозов связаны с воздействием человека. Под влиянием хозяйственной деятельности первичные природные биоценозы претерпевают существенные изменения, становятся уже вторичными (см. стр. 412).

Раздел экологии, изучающий биоценозы, нередко выделялся в самостоятельную отрасль — *биоценологию.* Однако учение о биоценозах и экосистемах составляет непременную сторону современной экологии, и термин «биоценология» может быть сохранен лишь как удобное экологическое понятие.

Структура и функции экосистем. Биоценозы обладают своими особенностями строения и функции, отличающими их от других уровней жизни. Это прежде всего высшая форма организации жизни в биосфере, складывающаяся из абиотического и биотического компонентов. Первый представлен веществами и условиями неорганической среды, а второй — автотрофными и гетеротрофными организмами.

Автотрофные синтезирующие растения составляют непременную структурную основу любого биоценоза и обозначаются общим понятием *продуценты.* Используя солнечную энергию и неорганические вещества, они создают первичную биологическую продукцию в виде высокомолекулярных органических веществ с большим запасом потенциальной энергии. Следовательно, продуценты составляют в биоценозе его энергетическую основу.

Гетеротрофные организмы, в том числе и насекомые, как потребители готовой органической продукции и запасенной в ней энергии, составляют другую структурную единицу биоценоза, обозначаемую понятием *консументы.* Часть из них представлена растительноядными и плотоядными (хищники и паразиты) насекомыми и другими животными, переводящими биологическую продукцию в вещества собственного тела и в побочные продукты; это *первичные* и *вторичные консументы,* или *биотрофные* организмы, т. е. потребители живой материи. Другую группу первичных консументов образуют *сапротрофные* организмы; это потребители мертвой органической материи — различные сапро- и некрофаги, а также редуценты, т. е. бактерии и грибы, подвергающие процессу разложения путем гниения и брожения отмершие растения и животные, способствуя их минерализации, т. е. превращению в минеральные соли и газы, которые и поступают в неорганическую часть биоценоза.

В состав природных биоценозов всегда входит очень большое число растительных и особенно животных организмов, исчисляемых многими сотнями и, вероятно, даже тысячами видов. Так, в биоценозе целинной ковыльно-типчаковой степи в Оренбургской области в течение одного вегетационного периода при неполном учете было обнаружено только одних насекомых 312 видов. Другой характерной структурной особенностью природных биоценозов является обязательное наличие в них некоторого количества часто встречающихся видов — *доминантов*; в указанном выше степном биоценозе на их долю приходится всего 38 видов, т. е. явное меньшинство. Эти и некоторые другие характерные показатели биоценоза ковыльно-типчаковой целинной степи приводятся в табл. 6 (по Г. Я. Бей-Биенко).

Таблица 6

Состав	Численные показатели	Примечание
Число учтенных видов насекомых	312	
Их общее обилие на 1 $м^2$	159	
Число видов-доминантов	38	
Их общее обилие на 1 $м^2$	106	
Обилие на 1 $м^2$ некоторых видов-доминантов:		
зеленый сминтур (*Sminthurus viridis* L.) . . .	7,64	Фитофаг
степной таракан (*Ectobius duskei* Adel.) . . .	2,83	Сапрофаг
степной конек (*Euchorthippus pulvinatus* F.-W.)	3,45	Фитофаг
цикадка (*Metropis latifrons* Khm.)	4,57	»
клоп (*Lasiacantha capucina* Germ.)	3,45	»
муравей Насонова (*Leptothorax nassonovi* R.) .	16,48	Смешанное питание

Следовательно, основу населения этого биоценоза составляет лишь небольшая часть видов насекомых — 38 видов из 312; но на долю этих 38 видов приходится две трети особей (67%), а на долю остальных 274 видов только третья часть особей (33%). Таким образом, доминирование немногих видов над большинством остальных видов-обитателей биоценоза, т. е. неравноправное участие видов в строительстве биоценозов, составляет одну из важных и характерных особенностей последних.

Из этой неодинаковой роли видов в биоценозе вытекает следующее. Прежде всего виды-доминанты играют в биоценозе наиболее важную роль в круговороте веществ, в создании биологической продукции биоценоза и связанной с ней энергии. Существенно и то, что любой биоценоз может быть кратко охарактеризован по составу доминирующих видов; а это открывает перспективы быстрого и экономного изучения биоценозов путем выявления состава видов-доминантов.

В животной части наземных биоценозов наиболее выдающаяся роль

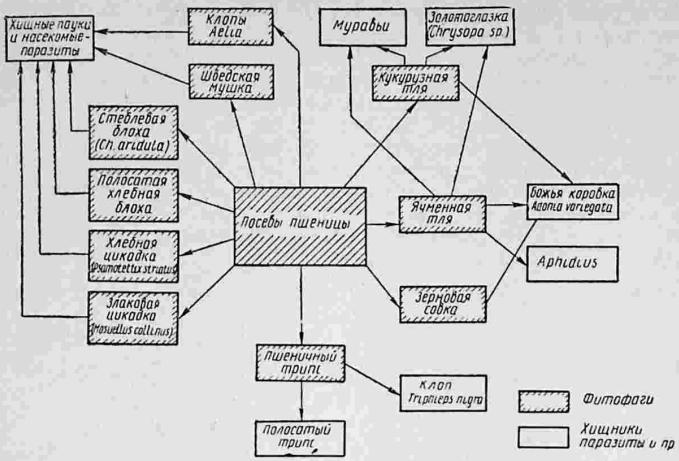


Рис. 192. Важнейшие цепи питания в биоценозе пшеничного поля (по Бей-Биенко)

как по численности особей, так и по значению в круговороте веществ безусловно принадлежит насекомым. Как правило, они численно преобладают над всеми остальными животными, составляя свыше 50% и иногда до 90% не только населения этих биоценозов, но и всего видового состава обитателей. Лишь в почвенном ярусе наземных биоценозов насекомые могут уступать по численности особей и роли другим беспозвоночным. В связи со сказанным изучение насекомых как важнейшей части наземных биоценозов приобретает существенный научный и практический интерес.

В биоценозе ярко раскрывается первая черта диалектики природных явлений — их всеобщая взаимосвязь и взаимозависимость. Каждый вид растения и животного в биоценозе, в соответствии со своими требованиями к среде, связан с определенными экологическими условиями — микроклиматическими, почвенными и биотическими.

Особенно значительна роль биотических взаимоотношений, возникающих между различными видами на основе пищевых связей, создающих цепи питания (рис. 192).

Цепи питания состоят обычно лишь из трех-четырех звеньев, или *трофических уровней*: продуценты в виде синтезирующих растений об-

разуют *первый* трофический уровень, фитофаги, т. е. растениеядные, или первичные консументы образуют *второй* трофический уровень, их хищники и паразиты, т. е. плотоядные, или вторичные консументы,— *третий* уровень; возможен и *четвертый* трофический уровень, представляемый третичными консументами, т. е. плотоядными потребителями плотоядных же организмов.

Помимо таких растительных цепей питания, идущих от синтезирующего зеленого растения, существуют и *детритные цепи*, начинающиеся от детрита — мертвых органических остатков (листовой опад, ветки, пни и пр.) и водорослей. Потребители детрита — многие организмы-сапро- и некрофаги, включая насекомых, составляют второй трофический уровень; они участвуют в почвообразовательном процессе, способствуя накоплению гумуса и минеральных веществ, а в водной среде такие насекомые-детритофаги служат пищей для рыб.

Особенности растительных и детритных цепей питания в биоценозе составляют его трофическую структуру; через нее осуществляется перенос заключенной в пище энергии от ее источника — синтезирующего растения или детрита на последующие трофические уровни. Эта энергия используется каждым организмом лишь один раз, деградируя через потерю тепла из концентрированной формы в рассеянную; сами же вещества, из которых состоят организмы, не давая энергии, используются в экосистемах многократно.

Функционирование экосистемы создает в ней в целом и на каждом трофическом уровне определенное количество живой материи, т. е. своего рода урожай, или *биомассу*. Она может быть выражена в пересчете на единицу площади различными способами — по числу особей, по общему весу (живому, сухому и пр.) или по количеству заключенных в ней калорий. Если же пересчет сделать на единицу времени, например год, то создаваемая биомасса обозначается понятием *биологическая продуктивность*.

Эмпирически установлено, что поток энергии при переносе с одного трофического уровня на последующий снижается примерно в 10 раз за счет деградации энергии в тепло; поэтому если запасенная растениями энергия первого трофического уровня составляет, например, 1000 *ккал*, то на третьем уровне остается лишь 10 *ккал* в виде соответствующей биомассы. Из этой закономерности вытекают два следствия: 1) на единице площади сможет прожить в 10 раз больше фитофагов, нежели плотоядных организмов; 2) пищевые цепи, как правило, не могут состоять более чем из трех-четырех звеньев, т. е. трофических уровней.

Биоценоз, как экосистема в пространстве, не представляет собой вполне однородного целого. Пространственные структурные подразделения биоценоза слагаются из ярусов, синузий и консорций. *Ярусность* — неотъемлемое свойство любого биоценоза; обычно выражены три яруса:

почва, поверхность почвы и надпочвенная часть. *Синузии* представляют собой пространственно взаимосвязанные или близкие по жизненной форме организмы, например население одного дерева, норы грызуна, гнилого пня в лесу, отдельной особи животного и пр. Наконец, под *консорцией* подразумевается совокупность организмов-консументов всех уровней, связанных с определенным видом автотрофного растения. Во всех этих пространственных подразделениях биоценозов насекомым как компонентам нередко принадлежит ведущая роль.

В целом биоценозы функционируют как исторически сложившиеся, относительно устойчивые экологические системы, создающие, накапливающие и частью разрушающие органическое вещество, и обладающие способностью к *саморегуляции*, т. е. удержанию своих характерных свойств во времени и пространстве. Устойчивость проявляется прежде всего в составе видов-доминантов как из числа растений-продуцентов, так и животных организмов, включая и насекомых. Действительно, виды-доминанты среди насекомых, характерные для целинных ковыльно-типчаковых степей Оренбургской области (см. табл. 6 на стр. 407), свойственны сходным биоценозам Украины и Казахстана. Устойчивость видового состава доминантов, из которых одни создают органическое вещество за счет солнечной энергии, а другие потребляют и разрушают его, обеспечивает в биоценозах и устойчивый круговорот веществ и энергии: между создаваемой и потребляемой биомассой возникает относительно постоянное соотношение, известная сбалансированность.

Однако устойчивость биоценозов определяется в конечном счете всей совокупностью видового состава организмов, т. е. и второстепенными недоминирующими представителями, на долю которых, как уже указывалось, приходится большинство видов. Тем самым обеспечивается повышенная возможность приспособления к изменяющимся условиям среды; другими словами, чем больше генофонд сообщества, тем больше приспособительный потенциал такого сообщества. Помимо того, видовое разнообразие создает в биоценозах и большое биохимическое богатство; при этом некоторые виды становятся накопителями полезных элементов. Применительно к насекомым таких данных мало, но известно, например, что куколки бабочек-бражников содержат много минерального фосфора, а у рыжего муравья в лесах отмечено повышенное содержание в теле марганца.

Все сказанное свидетельствует о том, что *все* виды играют свою роль в биосфере, что позволяет высказать ту мысль, что разнообразие организмов, создавшееся в процессе многовековой эволюции биосферы, представляет собой национальное и общечеловеческое достояние. Очевидно все виды, за немногими исключениями, заслуживают охраны.

В целом способность биоценозов к саморегуляции, поддерживающей их устойчивое сбалансированное состояние на основе прямых и обрат-

ных связей, иногда обозначается понятием *гомеостаз*; под ним подразумеваются и сбалансированные физиологические процессы в организме. Последнее обстоятельство позволило некоторым исследователям приравнивать биоценоз, как некую целостность, к организму. Однако такое допущение не имеет под собой основания уже потому, что биоценоз в отличие от организма представляет собой единство органической части с неорганической средой.

Изменение биоценозов. Установившиеся для данной климатической зоны биоценозы обладают более или менее устойчивыми признаками — составом доминантных видов и внешним аспектом. Такие зрелые биоценозы обозначаются как сложившиеся, или *климактические*; они сложны, обладают большой биомассой, их эволюция протекает медленно — в диапазоне веков и тысячелетий.

При разрушении зрелых биоценозов внешними воздействиями (наводнение, пожар, деятельность человека и пр.) возникают временные, быстро изменяющиеся сообщества, которые в конце концов приведут к воссозданию зрелого биоценоза, т. е. климакса. Такие временные сообщества получили название *серийных*, а сама смена — *экологической сукцессии*. Как закономерный и направленный процесс экологическая сукцессия предсказуема и приводит к восстановлению стабильной экосистемы, возможной в данных физико-географических условиях.

Так, оставленный под залежь пахотный участок, например пшеничное поле, претерпевает ряд характерных смен. В степной зоне вначале залежь зарастает крупными растениями, преимущественно из семейства крестоцветных и сложноцветных — бурьянами. Фауна такой бурьянной залежи богата насекомыми-фитофагами, питающимися бурьянами — жуками, особенно листоедами, растительноядными клопами, мухами из семейства пестрокрылок и пр. Через 1—2 года бурьянная залежь сменяется пырейной; основу ее травостоя составляет пырей ползучий (*Agropurum repens* L.), а в фауне особенно многочисленны злакоядные цикадовые и тли, жуки-щелкуны и их личинки-проволочники, саранчовые и др. Последующая стадия — старая залежь — возникает на 7—8-й годы жизни залежи и имеет растительный покров, приближающийся к целинной степи; в фауне старой залежи особенно многочисленны трипсы, появляется ряд целинных видов насекомых. Спустя еще 5—10 лет растительный покров и фауна старой залежи примут основные черты целинной степи, т. е. климактического биоценоза данной природной зоны.

Другим примером экологической сукцессии является изменение состояния плодового дерева и фауны насекомых в агробиоценозе плодового сада. Молодые неплодоносящие сады заселяются многоядными жуками-фитофагами — хрущами и чернотелками, листогрызущими полифагами и олигофагами — зимней пяденицей, кольчатым шелкопрядом,

различными листовертками, а также тлями и щитовками. С вступлением сада в пору плодоношения появляется комплекс насекомых, питающихся цветами и плодами,— яблонная и другие плодожорки, яблонный цветоед, вишневый слоник, казарка и др. По мере дальнейшего старения сада увеличивается роль стволовых вредителей — короедов, гусениц стеклянниц и древоточцев и пр.

Создающиеся в результате воздействия человека различные стадии экологической сукцессии могут рассматриваться как *вторичные сообщества*. Они могут возникать и при различных других проявлениях хозяйственной деятельности человека — при освоении целины под посевы, различных мелиоративных мероприятиях, пастьбе скота, вырубке леса или облесении, при различных химических воздействиях, проникновении в местные сообщества различных иноземных видов животных и растений. При продолжающемся воздействии породившей экологическую сукцессию среды она может остановиться на той или иной своей стадии развития; таким путем возникают уже длительно существующие вторичные сообщества, например пастбища, облесенные участки и пр.

Распашка и освоение целинных земель. Примером коренного преобразования фауны под воздействием распашки и освоения целины могут служить данные о составе фауны насекомых в целинной ковыльной степи и на посевах пшеницы в Оренбургских степях (табл. 7) (по Г. Я. Бей-Биенко).

Таблица 7

Сравниваемые показатели	Целинная степь	Пшеничное поле
Число видов насекомых	312	135
В том числе:		
цикадовые	35	12
клопы	38	19
жуки	93	39
перепончатокрылые	37	18
Обилие (число особей) на 1 $м^2$	159	341
Число доминантных видов	38	19
Их общее обилие на 1 $м^2$	106	332

Из этой таблицы видно, что фауна насекомых в целинной степи более чем вдвое богаче, чем на посеве пшеницы, но заселяет целину примерно в 2 раза менее плотно (по числу особей на 1 $м^2$), чем пшеничное поле. Следовательно, освоение целинной степи привело к гибели 57% целинных видов (из 312 видов на пшеничном поле осталось только 135), но некоторые оставшиеся виды стали более многочисленными по количеству особей.

Как отразилось освоение целинной степи на судьбе отдельных видов насекомых показано на табл. 8 (по Г. Я. Бей-Биенко).

Таблица 8

Название видов	Обилие на 1 м²		1:2(—) или 2:1(+)
	1 целина	2 пшеничное поле	
Зеленый сминтур (*Sminthurus viridis* L.) . . .	7,64	0,19	—40,2
Степной таракан (*Ectobius duskei* Adel.) . . .	2,83	0,03	—94,3
Муравей Насонова (*Leptothorax nassonovi* R.) .	16,48	0,03	—550,0
Полосатая хлебная блошка (*Phyllotreta vittula* Redt.)	0,05	1,03	+20,6
Серая зерновая совка (*Apamea sordida* Bkh.) .	0,09	2,25	+25,0
Пшеничный трипс (*Haplothrips tritici* Kurd.) .	1,07	300,40	+280,8

Для первых трех видов освоение целины под посев пшеницы явилось катастрофой: численность их особей сократилась в 40—550 раз и эти виды на пшеничном поле можно считать практически отсутствующими. Обратное положение создалось с тремя остальными видами: на целине они встречались в ничтожном количестве, а на посеве пшеницы их численность возросла в 20—280 раз. Столь резкое возрастание численности полосатой хлебной блошки, зерновой совки и особенно пшеничного трипса вызвано тем, что пшеничное растение для этих видов — особо благоприятный корм. Все эти три вида как раз и являются вредителями пшеницы.

Таким образом, освоение целинных земель под посевы приводит к полной перестройке фауны осваиваемого участка, к безвозвратному вымиранию ряда целинных видов насекомых, в том числе и полезных, и к необычайному возрастанию численности отдельных видов, которые и становятся вредителями. В итоге при освоении целины взамен первичного целинного биоценоза создается вторичное искусственное сообщество в виде посева (или посадки) культурных растений — *агроценоз*, или *агробиоценоз*.

Доминирование в агробиоценозе немногих видов над большинством остальных достигает крайней степени развития. В сущности создается господство немногих видов, которые становятся здесь своего рода сверхдоминантами; роль же остальных видов практически сводится к нулю, вследствие чего стабильность агробиоценоза резко снижается даже при заботе человека и увеличивается зависимость от различных воздействий.

Основу благосостояния видов-доминантов в агробиоценозе составляет возделываемое растение. Оно, в сущности, неисчерпаемый источник пищи для ряда насекомых-фитофагов, специализированных на питании его дикими родичами. В рассмотренном пшеничном агробиоценозе та-

кими специализированными растительноядными насекомыми являются пшеничный трипс, полосатая хлебная блоха, серая зерновая совка и другие виды. В целинной степи они встречаются в ничтожном количестве, так как не имеют достаточной кормовой базы; на посеве же пшеницы насекомые этих видов получают новый и обильный источник пищи и их численность увеличивается в десятки и сотни раз.

Вслед за ростом численности особей немногих насекомых фитофагов увеличивается численность и связанных с ними насекомых-энтомофагов; примером их может служить божья коровка *Adonia variegata* Gz., питающаяся ячменной и другими видами тлей. Таким образом, основные цепи питания в агробиоценозе строятся на базе возделываемого растения (рис. 192).

Агробиоценозы существенно отличаются от первичных биоценозов не только ненормально высоким доминированием отдельных немногих видов, но и другими признаками, а именно: а) растительный покров агробиоценозов составляется человеком и слагается из одного или немногих видов возделываемых культурных растений; б) устойчивость растительного покрова, а отсюда и всего комплекса организмов в агробиоценозе поддерживается деятельностью человека, без которого агробиоценоз самостоятельно существовать не может; в) регулярное изъятие биологической продукции в виде урожая постоянно восполняется применением соответствующей агротехники; г) смена агробиоценоза происходит в результате замены одного вида культурного растения другим. Следовательно, это регулируемые человеком экосистемы.

В целом агробиоценоз можно представить себе как осколок первичных биоценозов, в котором создаются особо благоприятные условия для жизненного расцвета единичных целинных видов. Эти целинные виды получают в агробиоценозе особо благоприятные условия питания; фитофаги — на возделываемом растении, энтомофаги — на фитофагах-доминантах. Следовательно, освоение целинных земель и создание на их месте агробиоценозов неизбежно приводит к возникновению комплексов вредной фауны; эта вредная фауна возникает всюду, где возделываются культурные растения, поэтому расширение площади их возделывания способствует процветанию комплексов вредителей по всему ареалу той или иной культуры.

Мелиоративные мероприятия. Существенное значение в изменении фауны имеют всякого рода мелиоративные мероприятия. Так, при осушении низинных торфяных болот в Белоруссии путем дренажа с последующим освоением под посевы сельскохозяйственных культур происходит коренная перестройка почвенной фауны насекомых. В почве посевов резко увеличивается численность (обилие) первичнобескрылых насекомых и проволочников по сравнению с почвой неосушенных болот и резко уменьшается численность муравьев (по А. Ф. Кипенварлиц).

Таблица 9

Группы насекомых	Обилие на 1 м²		Глубина (см)
	неосушенное болото	пашня	
Подуры	1400	4200	0—10
Проволочники	13,3	237	0—25
Муравьи	1890	157,6	0—25

Таким образом, в данном примере осушение и освоение низинных болот способствовало увеличению обилия подур в 3 раза и проволочников почти в 18 раз и уменьшению обилия муравьев почти в 12 раз.

Совершенно иной характер изменения почвенной фауны происходит при освоении полупустыни в Средней Азии под поливные культуры. Так, количество подур и других первичнобескрылых и количество проволочников на поливных освоенных землях близ Ташкента сильно уменьшается; численность муравьев в почве хлопкового поля также сильно уменьшается, но на винограднике увеличивается в 10 раз (по Е. С. Кирьяновой).

Таблица 10

Группы насекомых	Обилие на 1 м² на глубину 0—100 см		
	целинная полупустыня	хлопковое поле	виноградник
Первичнобескрылые	20 420	5440	880
В том числе подуры	18 960	3720	480
Проволочники	220	80	20
Муравьи	3240	280	32 080

Очевидно частные закономерности изменения фауны при освоении целинных земель зависят от природной зоны, способов освоения и возделываемой культуры.

С помощью коренных мелиораций можно добиться ликвидации очагов перелетной саранчи в долинах рек. Для этого необходимо осушить многочисленные болота и озера, создать совершенную ирригационную систему и освоить под сельскохозяйственные культуры создавшийся таким путем земельный фонд. Тем самым саранча будет лишена необходимых условий существования и исчезнет как вредитель. Так произошло в дельте Дуная, в низовьях Днепра и на других хорошо освоенных территориях с достаточной плотностью населения.

Выпас скота. Использование земельных угодий под выпас вносит свои характерные изменения в состав фауны насекомых и численность отдельных видов. Если пастьба скота производится без соблюдения мер рациональной эксплуатации (пастбищеоборот, загонная система и пр.), она приводит к разреживанию растительного покрова и уплотнению поверхностного горизонта почвы; а это способствует иссушению почвы (рис. 193), более сильному ее прогреванию и в целом ведет к возникновению здесь сухого и жаркого микроклимата.

Как оказалось, такое использование пастбищ создает оптимум условий для ксерофильных видов и способствует вытеснению более влаголюбивых, т. е. мезофильных видов. В результате на сильно выбитых скотом пастбищах возникают очаги вредных саранчовых, откуда эти вредители могут переходить на посевы и сильно повреждать их. Возникновение очагов саранчовых как последствие перевыпаса скота на пастбищах наблюдается во всех засушливых и полузасушливых районах мира, в частности у нас в Сибири и в Казахстане, в странах южной Европы и Передней Азии, в США, Аргентине и пр.

Перевыпас скота на пастбищах может создать и другие последствия. Так, в Южной Африке на таких землях увеличивается численность термитов, которые съедают оставшуюся растительность; это приводит к ослаблению почвоукрепляющей роли растительного покрова и способствует эрозии почвы.

Вырубка леса и облесение. Коренные изменения в составе фауны насекомых и в условиях их жизни происходят также при вырубке лесных массивов для поселений и под посевы и пастбища. Местный климат становится более теплым и сухим; освоенные участки заселяются теплолюбивыми и сухолюбивыми видами, исчезают древоядные и влаголюбивые виды, на посевах появляются комплексы вредителей из числа потребителей соответствующих культурных растений.

Естественно, что на посевах и пастбищах, заменивших собой лесные массивы, нет места для таких древоядных насекомых, как короеды, многие усачи и др.; обедняется состав и снижается численность таких двукрылых-кровососов, как комары, мошки, мокрецы. Возникают очаги вредных саранчовых, как это было, например, в средней полосе европейской части СССР; здесь на легких почвах из-под сведенных сосновых лесов резко увеличилась численность среднерусской саранчи (*Locusta migratoria rossica* Uv. et Zol.). Появление очагов вредных саранчовых отмечено у нас также в Сибири и на Дальнем Востоке и в ряде других стран — в Южной Европе, Северной Африке, Австралии и пр. На Дальнем Востоке СССР вырубка леса приводит также к созданию благоприятных условий для широкого распространения и размножения серьезного местного вредителя лугов и хлебов — луговой совки (*Cirphis unipuncta* Haw.).



Рис. 193. Влажность почвы в целинной степи (сплошная линия) и на выбитых выгонах (пунктир) (по Бей-Биенко и Жданову)

В тропической Африке частичная вырубка леса и чередование лесных массивов с зарослями кустарников и травянистой растительностью оказались благоприятными для мухи це-це — переносчика тяжелых заболеваний человека и домашних животных. Произошло это потому, что большинство видов мухи це-це требует двух контрастных условий; для размножения нужен лес, а для питания — открытые участки с пасущимся скотом.

Облесение изменяет фауну насекомых и условия их жизни в противоположном направлении. Особенно контрастны эти изменения при создании лесных массивов в степной зоне СССР в виде полезащитных полос. В сущности это ведет к коренному преобразованию местной фауны. В частности, происходит исчезновение чисто степных сухолюбивых видов, например саранчовых.

Вместе с тем экологические условия в степных посадках леса оказались благоприятными для мезофильных насекомых двух основных типов: представителей более северной фауны, свойственной лесной зоне, и представителей местной фауны, заселяющей всякие понижения, овраги и долины рек. Часть этих видов относится к числу древоядных насекомых, обитающих на деревьях и кустарниках в понижениях,— это короеды, усачи, различные лесные долгоносики, бабочки, пилильщики и пр. Другие обитатели понижений являются луговыми видами — это шведская и гессенская мухи, земляные блошки и пр.; около полезащитных полос они находят для себя благоприятные условия и начинают сильно вредить расположенным здесь посевам. Помимо того, лесные полосы привлекают на зимовку таких вредителей, как клопы-черепашки.

Общие последствия использования земель. Таким образом, все виды хозяйственного использования земельных угодий приводят к преобра-

зованию местной фауны насекомых. Многие целинные виды при этом полностью исчезают, но некоторые приобретают в новых условиях особо благоприятные условия для жизни, массового размножения и проявления вреда.

Очевидно всякое освоение земель и преобразование местной природы может дать такой двойной эффект: гибель и вымирание безвредных, полезных и некоторых вредных видов и резкое возрастание численности других видов, особенно вредителей. Избежать отрицательных последствий освоения можно только при глубоком понимании происходящих процессов изменения фауны и при тщательном изучении общих и частных закономерностей этих процессов. Необходимо тщательное экологическое изучение природной фауны насекомых, питающихся дикими родичами вводимых культур и потенциально способных оказаться серьезными вредителями.

Следовательно, задача заключается в том, чтобы путем познания экологических закономерностей воздействия человека на природу обеспечить разработку наиболее рациональных приемов и путей использования земельных угодий.

Другие формы воздействия. Освоением земель под сельскохозяйственные культуры и под поселения не исчерпывается все многообразие форм влияния человека на природу. Среди других форм воздействия большое влияние на фауну насекомых и ее состав оказывают различные агротехнические мероприятия и проникновение иноземных видов.

Среди агротехнических мероприятий сильное влияние на видовой состав насекомых и численность особей оказывают применение химических средств, обработка почвы, севообороты и пр.

Химическое воздействие осуществляется двумя основными способами — применением удобрений и применением химических средств борьбы с сорняками — гербицидов и химических средств борьбы с вредными насекомыми — инсектицидов. Удобрения и гербициды, как правило, не оказывают непосредственного воздействия на насекомых, но их роль может сказаться через посредство растений. Так, удобрения усиливают рост растений и влияют на их физиологическое состояние, что повышает устойчивость к вредителям.

Значительный эффект может дать также применение гербицидов, так как уничтожение сорняков лишает кормовой базы многих насекомых-фитофагов, в том числе и вредителей. Тем самым состав фауны насекомых на обработанных гербицидами участках может оказаться сильно обедненным, а численность особей резко сниженной. К сожалению, это воздействие применения гербицидов на фауну насекомых почти не изучено.

Применение инсектицидов в борьбе с вредными насекомыми имеет своей задачей снижение их численности для ликвидации вредоносности.

Но, помимо этого, многие современные инсектициды оказывают сильное влияние и на полезную фауну насекомых — энтомофагов, опылителей растений, почвообразователей. Некоторые авторы сравнивают экологические последствия применения химических средств борьбы с вредителями с экологическими последствиями освоения целины: состав фауны резко изменяется и обедняется, значительная часть первичной фауны гибнет, и подвергнувшаяся химическому воздействию территория оказывается заселенной немногими устойчивыми и новыми видами.

Следовательно, широкое применение инсектицидов, помимо его большой положительной роли в истреблении вредителей, может иметь и нежелательные последствия. В связи с этим встает важнейшая задача изыскания путей ослабления действия яда на полезную фауну. В настоящее время решение этой сложнейшей задачи считается возможным путем разработки принципов так называемой интегрированной борьбы; последняя представляет собой такое сочетание химической борьбы с другими методами борьбы с вредителями (биологическими, агротехническими), при котором сохраняется роль и значение полезной фауны. Задача эта очень трудна, потребует больших усилий и тщательных исследований применительно к каждому виду вредителя (см. стр. 389).

Проникновение иноземных видов насекомых, в том числе и вредителей, в новые для них страны явилось следствием развития широких торговых и культурных связей между различными государствами, нередко расположенными на разных континентах. Особенно большая опасность завоза вредителей происходит при импорте семян, посадочного материала, живых растений и различных сельскохозяйственных товаров.

История не только XVIII и XIX вв., но и XX в. богата примерами завоза во многие страны самых опасных вредителей растений. Так, в конце XVIII в. в Европу была завезена из США кровяная тля и около 1860 г. во Францию была завезена виноградная филлоксера. Неоднократно из США в Европу завозился колорадский, или картофельный, жук, но его успешно истребляли в местах завоза; в 1918 г. он был завезен во Францию и с тех пор быстро стал распространяться по Европе. Война 1941—1945 гг. способствовала продвижению этого опасного вредителя на территорию Польши, Чехословакии, Венгрии и СССР.

Вместе с тем многие европейские виды насекомых оказались широко распространенными по земному шару (обыкновенная уховертка, яблонная плодожорка, капустная моль и др.). Из Европы в США проникли стеблевой мотылек, непарный шелкопряд, гессенская муха и др.

Для предупреждения дальнейшего распространения указанных и других вредителей растений во многих странах была учреждена специальная служба *карантина растений*. Эта служба проводит надзор за

импортируемыми и перевозимыми товарами и осуществляет другие карантинные мероприятия. Крупным достижением карантина растений в СССР является предохранение территории нашей страны от завоза ряда опасных вредителей — хлопковой моли, картофельной моли, китайской зерновки (*Callosobruchus chinensis* L.) и других видов.

МАССОВЫЕ ПОЯВЛЕНИЯ ВРЕДНЫХ НАСЕКОМЫХ И ИХ ПРОГНОЗ

Динамика популяций. Хотя все виды, в том числе и насекомые, составляют непременную принадлежность экосистем, реально они существуют в природе как популяции — группы близко родственных особей, образующих отдельные поселения. Численность особей в популяциях и, следовательно, плотность особей в них не является стабильной, а изменяется под воздействием экологических факторов. Многие относящиеся сюда примеры уже были рассмотрены раньше.

Эти колебания численности особей в популяциях приобретают большое практическое значение. Прежде всего увеличение численности и плотности особей насекомого-фитофага, питающегося культурным растением, превращает это насекомое во вредителя: повреждение растений становится массовым, что приводит к снижению их продуктивности и даже к полной потере урожая. Обратный процесс — снижение количества особей насекомого-вредителя — снижает его вредоносность и при особо низкой плотности может способствовать переходу его во временно безвредное состояние. Важные практические последствия будет иметь изменение численности других вредных насекомых — кровососов, переносчиков болезней человека и домашних животных, различных паразитов и пр. Существенные практические последствия могут быть и при изменении численности полезных насекомых — энтомофагов, опылителей растений и др.

Изменения численности особей тех или иных видов стали предметом особого внимания исследователей, в результате чего были выяснены некоторые общие закономерности. Это изменение количества и плотности особей в настоящее время принято обозначать понятием *динамика популяций*, а раздел экологии, изучающий относящиеся сюда явления,— *популяционной экологией*. Действительно, эти количественные изменения того или иного вида реализуются в природе прежде всего через популяции видов.

Нередко для обозначения этих явлений применяют другое широко распространенное понятие — *массовые размножения*. Однако данное понятие не отражает всего существа популяционной динамики видов и не может считаться точным; в нем подчеркивается только одна сторона процесса — подъем численности вследствие увеличения плодовитости.

Наконец, весь процесс изменения численности — от его начала через максимум до конца спада — иногда обозначают понятием *градация*.

Теоретический анализ динамики численности. Динамика популяций представляет собой сложное явление, ряд сторон которого в должной мере еще не изучен и не понят. Поэтому теоретический анализ причин изменения численности организмов и, в частности, их массовых появлений наталкивается на ряд трудностей. Существует ряд теорий, рассматривающих эту проблему по-разному.

Вместе с тем познание закономерностей популяционной динамики вредителей и разработка вопросов ее теории приобретает большое практическое значение для составления прогнозов возможных массовых появлений этих вредителей. На основе прогнозов могут быть приняты своевременные меры по предотвращению возможного вреда.

Чем же объясняются изменения численности вредных насекомых и каковы их причины?

В самом общем виде изменение численности может быть объяснено следующими двумя коренными причинами:

1) изменчивостью самой внешней среды, выходящей за пределы нормы требований и приспособлений вида к факторам среды;

2) изменением плодовитости и выживаемости особей под воздействием внешней среды.

При этом изменение численности может иметь двоякий характер: с одной стороны, изменяется плотность особей в популяциях (т. е. их число на 1 $м^2$ или на одно растение), с другой стороны, изменяется число заселенных стаций. Следовательно, увеличение или уменьшение численности особей происходит не только в одном или в немногих местообитаниях вида, но может также охватить ту или иную часть его ареала, т. е. большое число популяций. Этими показателями определяются масштаб массового появления вредителя или, наоборот, его депрессии.

Плодовитость насекомых и способность их к размножению часто необычайно велика. Нередко эту способность к размножению обозначают понятием потенциал размножения, или *биотический потенциал*. Наиболее рационально им обозначать не плодовитость вида вообще, а теоретический максимум потомков, получаемый от одной пары особей (при партеногенезе — от одной особи) за весь год. Например, яблонная плодожорка откладывает в среднем 100 яиц, поэтому ее биотический потенциал при двух поколениях составит на одну пару особей (при равном числе самцов и самок в популяции) 50^2, т. е. 2500. У тлей, дающих за лето до 15 и более партеногенетических поколений при той же самой плодовитости, т. е. 50 особей на самку, биотический потенциал достигает астрономических показателей — в данном примере 50^{15}, т. е. миллиарды миллиардов особей.

Акад. В. И. Вернадский рассматривал размножение организмов как проявление одного из свойств живой материи — способность распространяться по земной поверхности в результате производимой химической работы и создания новых количеств живого вещества. Эту способность он обозначил понятием *скорость передачи жизни*, которая является величиной постоянной и характерной для каждого вида организмов; она определяется размерами и массой тела, половой продуктивностью, числом поколений в тот или иной отрезок времени и требованиями к среде обитания. В целом скорость передачи жизни характеризует геохимическую энергию видов и выражается числом *см/сек*.

Например, скорость передачи жизни у нестадных саранчовых составляет примерно 13—15 *см/сек*, а у лугового мотылька — 45 *см/сек*; это значит, что распространение этих насекомых завершилось бы на Земле, учитывая длину экватора примерно в 40 тыс. *км*, в первом случае в течение около 9 лет, а во втором — около 3 лет.

Биотический потенциал и скорость передачи жизни являются теоретическими абстракциями и в реальной природе размножение организмов никогда не соответствует этим величинам. Однако оба эти понятия ценны тем, что позволяют установить для видов численные показатели их потенциальной энергии размножения.

Невозможность полной реализации в природе биотического потенциала видов — следствие ограничивающего воздействия внешней среды: под ее воздействием происходит либо снижение плодовитости, либо гибель части потомства. В целом громадная воспроизводительная способность насекомых страхует их от полной гибели и вымирания в природе при возникновении неблагоприятных условий среды.

По вопросу о роли факторов среды и механизма сдерживания численности особей в популяциях существуют различные точки зрения. Широким распространением пользовалась теория североамериканского эколога К. Чэпмана, который рассматривал все факторы среды как враждебные организму силы природы; эти силы он обозначил понятием *сопротивление среды*. Численность особей вида считалась данным исследователем лишь итогом взаимодействия между биотическим потенциалом и сопротивлением среды.

В самом общем виде эта теория в известной мере раскрывает механизм динамики численности популяций, но не может считаться удовлетворительной, так как рассматривает организм и среду лишь как враждебные системы. Между тем организм является порождением среды и вместе они выступают в нормальных условиях как экологически и эволюционно согласованные системы.

Возникающие между организмом и средой противоречия временны, происходят вследствие изменчивости условий среды и отклонений ее от той средней нормы, к которой организм оказался приспособленным.

Эти отклонения от нормальных показателей постоянно устраняются, и тем самым экологическое соответствие организма и среды постоянно восстанавливается. В конечном итоге изменение численности особей в популяциях может рассматриваться как результат тех воздействий, которые нарушают и восстанавливают согласованность системы — организм и среда.

Теория Чэпмана, как и высказанные по ее поводу положения, имеют слишком общий характер и не раскрывают сложного механизма популяционной динамики видов. В настоящее время по вопросу о динамике численности насекомых существуют две основные теории.

Одна из них главенствующую роль приписывает абиотическим факторам среды, хотя не исключает значения и биотических факторов. Случайные комбинации этих факторов определяют ход численности особей в популяциях; популяции, следовательно, не регулируются, а стихийно изменяются, варьируют. Эта точка зрения разделялась известным израильским исследователем доктором Ф. Боденхеймером.

Противоположную позицию занимают многие другие исследователи как у нас, так и за рубежом. Они считают, что численность особей в популяциях определяется двумя категориями факторов — независимыми от плотности популяций и зависимыми от нее. Первые известны также под названием нереактивных, а вторые — реактивных факторов, но Г. А. Викторов предложил для этих понятий более удачные термины — модифицирующие и регулирующие факторы.

Модифицирующие факторы — это преимущественно абиотические факторы; они действуют на популяции вне зависимости от плотности особей в них, т. е. при любой численности вида. Например, слишком суровые зимы вызывают гибель зимующих особей капустной белянки или озимой совки вне зависимости от того, в большом или в малом количестве особей существуют эти виды в данный зимний период. Или, наоборот, благоприятные условия зимовки могут способствовать повышению численности особей как в разреженных популяциях, так и в плотных. Следовательно, эти факторы среды могут вызывать значительные колебания численности особей, т. е. способны модифицировать численность, но не регулировать ее.

Регулирующие факторы обладают способностью не только изменять численность особей в популяциях, но и регулировать ее. К их числу относятся лишь биотические факторы — воздействие естественных врагов (хищники, паразиты, возбудители болезней), внутривидовые отношения и пища. Как только плотность популяции того или иного вида насекомого достигнет для данного биоценоза своего возможного в этом биоценозе верхнего предела, начинают действовать эти реактивные факторы: обилие особей насекомых-фитофагов благоприятствует росту численности энтомофагов, тесный контакт особей благоприятст-

вует возникновению грибных, бактериальных и других болезней, создается также недостаток пищи для фитофага, а у некоторых видов насекомых при повышенной плотности возникает более подвижная стадная фаза. В результате численность особей этого прежде массового вида резко сокращается в популяциях за счет гибели особей или их миграции в стадном состоянии на другие территории.

В настоящее время благодаря успехам в области кибернетики и теории автоматического регулирования и управления многие авторы рассматривают популяционную динамику организмов с позиций названной теории как *процесс саморегулирования* численности особей в экосистемах. Известно, что в саморегулирующихся системах регулируемый процесс связан с регулятором двусторонне: прямой и обратной связью. Таким регулируемым процессом в популяциях и биоценозах как раз и становится плотность популяции, а регулирующей силой — вышеупомянутые биотические факторы среды. Плотность особей в популяциях приобретает характер сигнального механизма, работающего под воздействием биотических факторов по принципу обратной связи; действительно, лишь живые силы природы обладают способностью «отвечать» на изменение плотности особей в популяциях.

В целом колебание численности согласно представлениям многих современных авторов рассматривается как результат взаимодействия двух принципиально различных механизмов — действия модифицирующих и регулирующих факторов среды.

Действительно, многие исследования и наблюдения показали, что при росте численности и плотности особей в популяциях происходит усиление воздействия биотических факторов, а при снижении их численности и плотности роль биотических факторов также снижается. Благодаря этому популяция не гибнет и вместе с тем ее плотность не может увеличиваться беспредельно, несмотря на высокий биотический потенциал составляющих ее особей. Такое взаимодействие с обратной связью может иметь место только между живыми организмами — например, насекомыми-фитофагами и их энтомофагами; те и другие обладают способностью реагировать на изменения внешней среды, чего лишены абиотические факторы.

Таким образом, высокий биотический потенциал и благоприятно складывающиеся модифицирующие факторы постоянно обеспечивают в биоценозе возможность избыточного роста численности, а биотические факторы сдерживают и регулируют этот рост, выполняя буферную функцию. Если же буферная роль биотических факторов в популяциях того или иного вида снизится, а абиотические факторы окажутся благоприятными, неизбежно произойдет резкое увеличение численности и плотности особей данного вида.

Такое ослабление регулирующей роли биотических факторов часто наблюдается во вторичных биоценозах, например на посевах и посадках культурных растений. Применяемая агротехника может оказаться гибельной для полезных энтомофагов, а обилие пищи в виде возделываемого культурного растения исключает регулирующую роль пищевого фактора. Вот почему агробиоценозы являются той основной биоценотической средой, где особенно часто происходят массовые вспышки насекомых-фитофагов, которые и становятся здесь вредителями.

Быстрота ответа биотических факторов на изменение плотности популяции и, следовательно, регулирующая их роль неодинакова. Наиболее быстродействующей реакцией обладают многоядные энтомофаги; они способны переключаться на питание любым видом насекомого-фитофага, численность которого начинает в биоценозе возрастать. Более специализированные энтомофаги, т. е. ограниченноядные и одноядные хищники и паразиты, действуют с более замедленным эффектом — необходимо некоторое время для их размножения. При более высоких плотностях насекомого-хозяина создаются условия для действия различных патогенных, вызывающих заболевания, организмов; этому может благоприятствовать и ослабление физиологического состояния данного насекомого. Своеобразным регулирующим фактором в популяционной динамике стадных саранчовых и немногих других насекомых является фазовая изменчивость, играющая роль особого переключающего механизма, препятствующего перенаселению и гибели особей в популяциях таких видов. Наконец, важными регулирующими факторами являются внутривидовая конкуренция и пища; они предотвращают чрезмерное размножение насекомого, а отсюда уничтожение пищевой базы и гибель популяции.

У ряда насекомых-фитофагов, в том числе и вредителей растений, наибольшую регулирующую роль часто играют их естественные враги — хищники, паразиты, возбудители болезней; благодаря этому фитофаги лишаются в природных биоценозах возможности уничтожения своих кормовых растений — энергетической основы биоценоза. У хищников, паразитов и потребителей мертвой органической продукции — сапрофагов и некрофагов — решающая регулирующая роль принадлежит пищевому фактору и внутривидовой конкуренции.

Типы динамики популяций и прогноз численности. Изменение численности особей происходит у разных видов по-разному. Установление специфики популяционной динамики отдельных видов вредителей создает научные основы для разработки методов прогноза, изменения численности вредителей для принятия необходимых мер борьбы.

Отвлекаясь от частностей, все многообразие популяционной динамики можно свести к трем основным типам — устойчивому, сезонному и многолетнему.

Устойчивый тип динамики численности характерен для видов с более или менее постоянной численностью в течение всего вегетационного периода. Количество особей в популяциях у таких видов мало изменяется в течение сезона вследствие наличия у них соответствующих приспособлений, обеспечивающих им высокую выживаемость на протяжении всего года. Высокая выживаемость сопряжена у видов этого типа с низкой плодовитостью; последней достаточно для поддержания более или менее постоянного уровня численности во все сезоны года.

К этому типу относятся такие вредные насекомые, как хрущи, хлебные жуки, жуки-щелкуны и их личинки — проволочники, жуки-чернотелки и их личинки — ложнопроволочники.

Для прогноза вероятной численности этих видов необходимо произвести учет их плотности и распределения на различных полях в осеннее время. Исходя из типа популяционной динамики этих видов, можно с достаточной степенью вероятности сказать, что в будущем году численность и плотность данных вредителей существенно не изменится, если не будут применены меры борьбы.

Сезонный тип динамики численности (см. рис. 194) характерен для видов с резко возрастающей плотностью популяций в течение одного сезона. Другими словами, количество особей у видов этого типа может сильно увеличиваться в течение одного вегетационного периода, т. е. с весны до осени, однообразно повторяясь ежегодно. Сюда относятся многие поливольтинные виды и некоторые высокоплодовитые моновольтинные виды: капустная моль, хлопковая совка, различные виды тлей, яблонная плодожорка, яблонная моль, борышница, златогузка, гессенская и шведская муха, комнатная муха и др.

Эти виды появляются весной в виде того или иного количества перезимовавших особей — в фазе яйца (тли), личинки (яблонная плодожорка, боярышница, златогузка), куколки (капустная моль, хлопковая совка) или имаго (комнатная муха).

Большое число поколений или высокая плодовитость обеспечивают этим видам быстрое увеличение численности особей за один вегетационный период. Например, потомство одной пары капустной моли при средней плодовитости 200 яиц на самку при 3—4 поколениях могло бы достичь величины 100^3 или 100^4; хотя этого не происходит, но во всяком случае численность особей от поколения к поколению сильно увеличивается (рис. 194, *Б*). Даже у таких моновольтинных видов, как известные вредители плодового сада — боярышница и златогузка, численность особей значительно увеличивается за один сезон (рис. 194, *А*); расчет по биотическому потенциалу дает увеличение даже в 150—250 раз, что, однако, никогда не наблюдается.

Таким образом, для видов этой группы характерно численное возрастание особей во второй половине сезона или осенью, что и должно

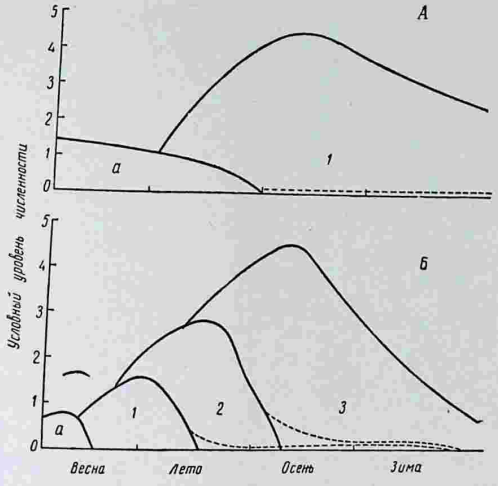


Рис. 194. Кривые изменения численности особей при сезонном типе популяционной динамики. *А* — у моновольтинных видов; *Б* — у поливольтинных видов (по И. Полякову):
а — перезимовавшая часть популяции, *1—3* — соответствующие поколения

служить основой для прогноза и планирования мер борьбы. Для большинства видов этого типа целесообразно проведение осеннего учета их численности.

Многолетний тип популяционной динамики отличается наибольшей сложностью и разнообразием проявлений. Изменение численности особей, плотности в популяциях и заселенности стаций охватывает период в несколько лет и сопровождается прохождением серии фаз популяционной динамики. Обычно различают 4—5 таких фаз, название которых и вкладываемое содержание не всегда совпадают у различных авторов. В предлагаемой ниже схеме (рис. 195) эти фазы сведены к следующим:

1) *фаза минимума*, или депрессии,— численность насекомого минимальная, причиняемый им вред незаметен;

2) *фаза подъема*, или нарастания, называемая иногда также *продромальной*,— численность насекомого и плотность его в популяциях под влиянием благоприятных условий увеличиваются, он расселяется

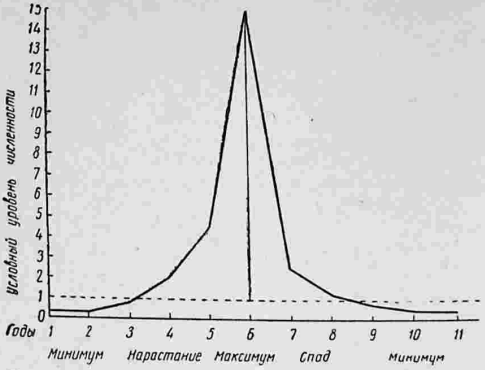


Рис. 195. Кривая изменения численности особей при многолетнем типе популяционной динамики (по Драховской)

на новые местообитания, но вред проявляется еще незначительно или не в полной мере;

3) *фаза максимума*, или массовой вспышки, называемая иногда также *эруптивной*,— насекомое достигает наибольшей плотности в популяциях и в заселяемых стациях, находится в состоянии экологического и физиологического оптимума и причиняет особо значительный вред;

4) *фаза спада*, или кризиса,— численность начинает снижаться под влиянием неблагоприятных условий, в первую очередь биотических факторов (естественные враги, недостаток пищи), плотность в популяциях и число заселенных стаций уменьшается, вредоносность резко падает.

Общая продолжительность всего полного цикла фаз популяционной динамики при многолетнем типе достигает у моновольтинных видов минимум 4 лет, а у многих видов 6—10 и более лет; у би- и тривольтинных видов весь цикл может охватить 2—3 года (рис. 195).

Виды с многолетним типом динамики численности наиболее многообразны и могут быть подразделены на ряд подтипов, подробное рассмотрение которых здесь не дается. Примерами могут служить саранчовые, вредная черепашка, свекловичный долгоносик, хлебная жужелица, озимая совка, колорадский жук и многие другие известные виды вредителей.

Так, для саранчовых характерно то, что их очаги, т. е. местообитания, где они накапливаются в большой численности, располагаются

за пределами агробиоценозов — на целинных землях, залежах, пастбищах и пр. Плодовитость сравнительно невелика, в умеренных странах развивается одно поколение. Массовая вспышка при особо благоприятных погодных и других условиях может произойти в некоторых случаях после двух оптимальных лет, но нередко один период популяционной динамики растягивается на 10 и более лет. В фазу подъема и максимума происходит резкое увеличение заселенной площади, особенно у стадных видов.

Прогноз вероятной численности этих вредителей на будущий год строится на осенне-весеннем учете территорий, зараженных кубышками, на анализе предшествовавших климатических и других факторов, а у стадных видов — также на определении стадного состояния популяций, т. е. соотношений стадной, промежуточной и одиночной форм.

Вредная черепашка, свекловичный долгоносик и хлебная жужелица, так же как и саранчовые, имеют одну генерацию в году, но в отличие от них тесно связаны с обрабатываемыми землями, т. е. агробиоценозами, где имеют устойчивую кормовую базу. Вследствие этого численность этих видов на посевах всегда более или менее высокая, погодные и другие условия не могут быстро и значительно снизить плотность популяций.

Для прогноза вероятной численности видов этой группы в будущем году необходим учет их распределения и численности по полям, анализ экологических условий развития до зимовки, а также учет физиологического состояния самого вредителя.

Другие группы многолетнего типа динамики численности имеют свои специфические свойства, которые здесь не рассматриваются.

Из всего сказанного выше становится ясным, сколь важное значение для разработки надежных прогнозов имеет глубокое изучение биологии и экологии каждого вида вредителя в отдельности и установление характерных особенностей его популяционной динамики.

При этом всегда следует иметь в виду то обстоятельство, что какими бы не были у вида особенности его популяционной динамики, рост его численности всегда представляет собой случай потери контроля со стороны гомеостатических механизмов экосистемы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, одну из основ экологии составляет учение о биогеоценозах, или экосистемах, как самообеспечивающихся комплексах живой и неживой природы. Эти экосистемы отличаются сбалансированной выработкой и расходом органического вещества, сбалансированным притоком и потерей энергии, т. е. обладают свойством саморегулирующейся системы с обратной кибернетической связью, позволяющей быстро по-

гашать отклонения от установившихся соотношений и тем самым обеспечивающих затухание колебаний. Благодаря наличию таких регуляторов колебаний, т. е. гомеостатических механизмов, экосистемы представляют собой в сущности хорошо налаженные природные хозяйства с отрегулированным потреблением и расходом веществ и энергии.

Высшую экосистему образует наполненная жизнью оболочка нашей планеты, т. е. биострома с биосферой. И мы можем представить себе нашу планету с ее биосферой как движущийся во вселенной космический корабль с надежной системой обеспечения его существования, с отрегулированным круговоротом веществ и энергии, создавшемся в процессе многовековой эволюции органической жизни.

В качестве гомеостатических механизмов в экосистемах выступают живые организмы — создатели и потребители органической материи; только они способны реагировать на изменение внешней среды, т. е. обладают обратной связью. И чем большее разнообразие видов животных и растений входит в ту или иную экосистему, т. е. чем больше ее генетический фонд, тем большей способностью приспособления к изменяющимся условиям среды и устойчивостью обладают такие экосистемы. Или, говоря по другому, устойчивость экосистем определяется величиной заложенной в нее биотической информации. И несомненно, в придании прочности экосистемам выдающаяся роль принадлежит насекомым — самой обширной и вездесущей группе организмов.

Однако разнообразная деятельность человека в природе и создание вторичных сообществ — агробиоценозов способствуют обеднению генофонда животных и растений в экосистемах и в биосфере в целом. Природные регулирующие механизмы ослабляются, а иногда и разрушаются, что и приводит к массовому появлению нежелательных организмов, в том числе и вредных насекомых. Отсюда одной из кардинальных задач современной экологии, как и прикладных биологических и сельскохозяйственных специальностей, должна быть задача изыскания научных и практических путей ослабления неблагоприятных воздействий на природные экосистемы, возникающих в процессе разнообразной деятельности человека.

ЛИТЕРАТУРА

Общие руководства

Андреев К. П. Ветеринарная энтомология и дезинсекция. Из-во «Колос», М., 1966.

Бей-Биенко Г. Я., Богданов-Катьков Н. Н., Шеголев В. Н (ред.) и др. Сельскохозяйственная энтомология. 3-е изд. Сельхозгиз, М.—Л., 1955.

Беклемишев В. Н. (ред.). Учебник медицинской энтомологии. Медгиз, М., 1949.

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных, 2-е изд. Изд-во «Советская наука», М., 1952; 3-е изд., Изд-во «Наука», М., 1964, т. I, проморфология; т. II, органология.

Воронцов А. И. Лесная энтомология. Изд-во «Высшая школа», М., 1962, 2-е изд., М., 1967.

Каландадзе Л. П., Батиашвили И. Д. и др. Энтомология, ч. 1 и 2. Тбилиси, ч.1, 1956; ч. 2, 1962 (на груз. языке).

Кеппен Ф. П. Вредные насекомые. Изд-во Департ. земледелия и сельск. промышл., СПб, 1881—1883; т. I, общая часть; т. II, прямокрылые, жуки и перепончатокрылые; т. III, бабочки, двукрылые и полужесткокрылые.

Кузнецов Н. Я. Класс насекомых (Insecta, или Hexapoda). Руководство по зоологии. Под ред. Зенкевича Л. А., т. III, ч. 2. Изд-во «Советская наука», М., 1951.

Павловский Е. Н. Руководство по паразитологии человека. М.—Л., т. II, 1948.

Плотников В. И. Насекомые, вредящие хозяйственным растениям в Средней Азии. Ташкент, 1926.

Холодковский Н. А. Курс энтомологии теоретической и прикладной. 4-е изд. Сельхозгиз, М.—Л., т. I, 1927; т. II, 1929; т. III, 1931.

Шарп Д. Насекомые. Перев. Н. Я. Кузнецова. Изд-во «Брокгауз—Ефрон». Спб, 1910.

Шванвич Б. Н. Курс общей энтомологии. Изд-во «Советская наука», М.—Л., 1949.

Шванвич Б. Н. Введение в энтомологию. Изд-во ЛГУ, Л., 1959.

Щеголев В. Н. (ред.). Словарь-справочник энтомолога. 2-е изд. Сельхозгиз, М. — Л., 1958.

Щеголев В. Н. Сельскохозяйственная энтомология. Сельхозгиз, М.—Л., 1960.

Grassé P. P. (ed.). Insectes. In: Traité de Zoologie, Paris, 9, 1949; 10, 1951.

Imms A. D. A general textbook of Entomology. 9th ed. London, 1957.

Martini E. Lehrbuch der medizinischen Entomologie. Jena, 1952.

Miller Fr. Zěmědelskà entomologie. Praha, 1956.

Obenberger J. Entomologie. Praha, I, 1952; II, 1955; III, 1957; IV, 1958; V, 1964.

Snodgrass R. E. Principles of insect morphology. New York and London, 1935.

Sorauer P. (Red.). Handbuch der Pflanzenkrankheiten. 5. Aufl. Bd. IV—V. Berlin u Hamburg, 1949—1957. Bd. IV, Lief. 1, Hexapoda, Apterygota, Orthopteroidea, Isoptera, Thysanopteroidea, 1949; Lief. 2, Trichoptera u. Lepidoptera, 1953; V, Lief. 1, Diptera und Hymenoptera, 1953; Lief. 2, Coleoptera, 1954; Lief. 3, Heteroptera, Homoptera, 1956; Lief. 4, Homoptera (Aphidoidea, Coccoidea), 1957.

Weber H. Lehrbuch der Entomologie. Jena, 1933.

Weber H. Grundriss der Insektenkunde, 3. Aufl. Stuttgart, 1954.

История энтомологии в СССР, задачи исследований

Балашов Ю. С. и др. Медицинская и ветеринарная энтомология в СССР. Энтомолог. обозрение, т. XLVII, вып. 2, 1968.

Бей-Биенко Г. Я. К 100-летию Всесоюзного энтомологического общества. Защита растений от вредителей и болезней, № 6, 1959.

Бей-Биенко Г. Я. Очерк деятельности Всесоюзного энтомологического общества за 100 лет (1859—1959 гг.). Энтомолог. обозрение, т. XXXIX, вып. I, 1960.

Бей-Биенко Г. Я. Советская энтомология за 50 лет (1917—1967 гг.). Энтомолог. обозрение, т. XLVI, вып. 3, 1967.

Бей-Биенко Г. Я. Современная энтомология и прогресс. Энтомолог. обозрение, т. XLVIII, вып. I, 1969.

Воронцов А. И. Лесная энтомология в СССР. Энтомол. обозрение, т. XLVII, вып. 2, 1968.

Гиляров М. С. Защита урожая от вредителей и биологические исследования. Журн. общ. биологии, т. XXII, № 5, 1961.

Гиляров М. С. XIII Международный энтомологический конгресс в Москве (VIII, 1968). Энтомолог. обозрение. т. XLVIII, вып. I, 1969.

Кожанчиков И. В. Основные результаты изучения экологии насекомых. Энтомолог. обозрение, т. XXXVIII, вып. 2, 1959.

Павловский Е. Н. О необходимости развития систематики. Зоологич. журн., т. XXXI, вып. 2, 1952.

Павловский Е. Н. и Гуцевич А. В. Важнейшие достижения медицинской энтомологии в СССР за 40 лет (1917—1957). Энтомолог. обозрение, т. XXXVI, вып. 4, 1957.

Старк В. Н. Краткие итоги работ по лесной энтомологии в СССР за 40 лет (1917—1957). Энтомолог. обозрение, т. XXXVII, вып. 2, 1958.

XIII Международный энтомологический конгресс в Москве. Энтомолог. обозрение, т. XLVIII, вып. 2, 1969.

Чеснова Л. В. Очерки из истории прикладной энтомологии в России. Изд-во АН СССР. М., 1962.

Штакельберг А. А. Основные итоги работ по систематике насекомых в СССР (1917—1957). Энтомолог. обозрение, т. XXXVI, вып. 4, 1957.

Штейнберг Д. М. Обзор главнейших исследований по морфологии насекомых за 40 лет Советской власти. Энтомолог. обозрение, т. XXXVI, вып. 4, 1957.

Шумаков Е. М. Основные достижения советской сельскохозяйственной энтомологии. Энтомолог. обозрение, т. XXXVI, вып. 4, 1957.

Шумаков Е. М. Сельскохозяйственная энтомология в СССР. Энтомолог обозрение, т. XLVII, вып. 2, 1968.

Якобсон Г. Г. Краткий очерк деятельности Русского Энтомологического Общества за первые 50 лет его существования. Труды Русск. энтомол. общества, т. XXXIX, 1910.

Наружная морфология, анатомия и физиология

Беккер Э. Г. Теория морфологической эволюции насекомых. Изд-во МГУ, 1966.

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. 2-е изд. Изд-во «Советская наука», М., 1952; 3-е изд., М., 1964, т. 1, 2.

Брандт Э. (Brandt E.) Vergleichend-anatomische Zkizze des Nervensystems der Insekten. Труды Русск. энтомол. общества, т. XV, 1880, и другие работы автора.

Воскресенская А. К. Функциональные свойства нервно-мышечного прибора насекомых. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1959.

Гиляров М. С. Эволюция насекомых при переходе к пассивному расселению и принцип обратной связи в филогенетическом развитии. Зоологич журн., т. XLV, вып. 1, 1966.

Догель В. А. Олигомеризация гомологичных органов. Изд-во ЛГУ, Л., 1954.
Жантиев Р. Д. Ультраструктурная организация механорецепторных сенсилл у насекомых. Журн. общ. биологии, т. XXX. № 2, 1969.
Иванов А. В., Мончадский А. С., Полянский Ю. И., Стрелков А. А. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Ч. II. Изд-во «Советская наука», М., 1946.
Киршенблат Я. Д. Телергоны — химические средства воздействия животных. Изд-во «Наука», М., 1968.
Кузнецов Н. Я. Основы физиологии насекомых. Изд-во АН СССР, М.—Л., т. I; 1948, т. II, 1953.
Мазохин-Поршняков Г. А. Зрение насекомых. Изд-во «Наука», М., 1965.
Мазохин-Поршняков Г. А. Обучаемость насекомых и их способность к обобщению зрительных образов. Энтомол. обозрение, т. XLVII, вып. 2, 1968.
Мартынов А. В. О двух типах крыльев насекомых и их эволюции. Русск. зоолог. журн., т. IV, 1924. То же на немецк. языке в журн. «Zeitschrift für Morphol. und Oekologie der Tiere», B. IV, Heft 3, 1925.
Насонов Н. В. Курс энтомологии. I. Накожные покровы насекомых. Варшава, 1901.
Новак В. Я. А. Гормоны метаморфоза насекомых и общие вопросы морфогенеза насекомых. Журн. общ. биологии, т. XXXI, № 1, 1970.
Павловский Е. Н. Методы ручного анатомирования насекомых. Изд-во Зоолог. институт. АН СССР, М.—Л., 1957.
Павловский Е. Н. Работы по функциональной и сравнительной морфологии. Изд-во «Наука», Л., 1967.
Панов А. А. Строение головного мозга насекомых на последовательных этапах постэмбрионального развития. Энтомол. обозрение. т. XXXVI, вып. 2, 1957.
Панов А. А. Некоторые проблемы нейросекреции у насекомых. Журн. общ. биологии, т. XXVI, № 6, 1965.
Прингл Дж. Полет насекомых. Изд-во иностр. лит., М., 1963.
Пятницкая Ю. Б. и др. Половые аттрактанты насекомых. Успехи химии, т. XXXVIII, вып. 2, 1969.
Родендорф Б. Б. Эволюция и классификация летательного аппарата насекомых. Труды Палеонтолог. инст., т. XVI, 1949.
Сидерский В. Л. Нейрофизиология полета насекомых. Успехи современ. биологии, т. 67, № 3, 1969.
Современные проблемы структуры и функции нервной системы насекомых. Труды Всесоюзн. энтомолог. общества, т. 53, 1969.
Стрельников И. Д. К вопросу о продукции теплоты насекомыми при движении. Сборник работ Ленингр. ин-та по изучению вредителей с. х. 1935.
Стрельников И. Д. Действие солнечной радиации и микроклимата на температуру тела и поведение личинок саранчи Locusta migratoria L. Труды Зоолог. инстит. АН СССР, т. II, вып. 4, 1935.
Тамарина Н. А. Гормоны насекомых. Успехи современ. биологии, т. LXII, № 3(6), 1966.
Титова Э. В. Качественные изменения внутри популяций вредных насекомых под влиянием химических обработок. Энтомолог. обозрение, т. XLVII, вып. 4, 1968.
Филиппович Ю. Б. и Бунгова В. Г. Современные представления об обмене аминокислот в организме насекомых. Учен. записки Московск. педагог. института им. Ленина, 1969.
Фрингс Г. Сублиматорс В. Б. (Виггльсворт). Физиология насекомых. Под ред. Кузнецова Н. Я. Биомедгиз, М.-Л., 1937.
Четвериков С. С. Основной фактор эволюции насекомых. Извест. Моск. энтомолог. общества, т. I, 1915.

Шванвич Б. Н. О соотношении отрядов высших насекомых в связи с происхождением полета, I. Разделение Pterygota на комплексы отрядов. Зоологич. журн., т. XXV, вып. 6, 1946.

Шовен Р. Физиология насекомых. Изд-во иностр. лит., М., 1953.

Штейнберг Д. М. Обзор главнейших исследований по морфологии насекомых за 40 лет Советской власти. Энтомолог. обозрение, т. XXXVI, 1957.

Snodgrass R. E. Principles of insect morphology. New York and London, 1935.

Wigglesworth V. B. Principles of insect physiology. London, 5th edit., 1953.

Биология

Арнольди Л. В. Партеногенез у долгоносиков и его приспособительное значение. Чтения памяти Н. А. Холодковского 1952 г. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1953.

Астауров Б. Л. Искусственный партеногенез у тутового шелкопряда. Изд-во АН СССР. М.—Л., 1940.

Астауров Б. Л. Цитогенетика развития тутового шелкопряда и ее экспериментальный контроль. Изд-во «Наука», М., 1968.

Астауров Б. Л. Некоторые подходы к искусственной регуляции пола у насекомых. Энтомолог. обозрение. т. XLVIII, вып. 4, 1969.

Болдырев В. Ф. Материалы к познанию строения сперматофор и особенностей спаривания у Locustodea и Gryllodea. Труды Русск. энтомол. общества. т. XLI, № 6, 1915.

Виноградова Е. Б. Диапауза кровососущих комаров и ее регуляция. Изд-во «Наука», Л., 1969.

Гиляров М. С. Эволюция постэмбрионального развития и типы личинок насекомых. Зоологич журн., т. XXXVI, вып. 11, 1957.

Гиляров М. С. Сравнительный эволюционный анализ способов осеменения у членистоногих. Чтения памяти Н. А. Холодковского. Доклады 1958—1961 гг. Изд-во АН СССР, М.-Л., 1962.

Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Изд-во ЛГУ, Л., 1961.

Детинова Т. С. Методы установления возрастного состава двукрылых насекомых, имеющих медицинское значение. Изд-во Всемирн. организ. здравоохранения, Женева, 1962.

Добровольский Б. В. Фенология насекомых. Изд-во «Высшая школа», М., 1969.

Ежиков И. И. Особенности ранних эмбриональных стадий при неполном и полном превращении насекомых. Труды Институт. морфол. животных, т. VIII, 1953.

Жизнь животных, т. 3, Изд-во «Просвещение», М., 1969.

Захваткин А. А. К вопросу о происхождении личинки Holometabola. Сборник научн. работ. Изд-во МГУ, 1953.

Мордвилко А. К. Эволюция циклов и происхождение гетерогении (миграций) у тлей. Защита растений. Л., т. II, № 7, 1925 (1926).

Новак В. Вопросы филогенеза насекомых с превращением с точки зрения данных о гормонах метаморфоза. Энтомолог. обозрение, т. XL, № 1, 1961.

Поспелов В. П. Постэмбриональное развитие и имагинальная диапауза у чешуекрылых. Записки Киевск. общества естествоиспыт., т. XXI, вып. 4, 1910.

Фабр Ж. А. Инстинкт и нравы насекомых. 2-е изд. Под ред. Шевырева И. СПб, т. I, 1905; т. II, 1914.

Фабр Ж. А. Жизнь насекомых. Учпедгиз, М., 1963.

Филипченко Ю. А. Развитие изотомы (Isotoma cinerea Nic.-Collembola). СПб, 1912.

Холодковский Н. А. О сперматофорах, в особенности у насекомых. Труды СПб. общ. естествоиспыт., т. XL, 1910.

Шапошников Г. Х. Становление смены хозяев и диапаузы тлей в процессе

приспособления к годичным циклам их кормовых растений. Энтомолог. обозрение, т. XXXVIII, № 3, 1959.

Шапошников Г. Х. Тли с сокращенным жизненным циклом и летне-зимним диапаузированием. Чтения памяти Н. А. Холодковского. Доклады 1958—1961 гг. М.-Л., 1962.

Шаров А. Г. Развитие щетинохвосток (Thysanura, Apterygota) в связи с проблемой филогенеза насекомых. Труды Ин-та морфол. животных, т. VIII, 1953.

Шаров А. Г. Сравнительно-онтогенетический метод и его значение в филогении (на примере насекомых). Зоологич. журн., т. XXXVI, № 1, 1957.

Шовен Р. Жизнь и нравы насекомых. Сельхозгиз, М., 1960.

Штейнберг Д. М. Пути эволюции метаморфоза насекомых. Сборн. «Проблемы современной эмбриологии», Изд-во ЛГУ, 1956.

Систематика и классификация

Общие работы

Бей-Биенко Г. Я. Об общей классификации насекомых. Энтомолог. обозрение, т. XLI, № 1, 1962.

Бей-Биенко Г. Я. (ред.) и др. Определитель насекомых европейской части СССР в пяти томах. Изд-во «Наука». М.—Л., т. I, низшие, древнекрылые, с неполным превращением, 1964; т. II, жесткокрылые и веерокрылые, 1965; т. V, двукрылые и блохи, 1969, 1970.

Беклемишев В. Н. (ред.), Виноградская О. Н., Дарская Н. Ф. и др. Определитель членистоногих, вредящих здоровью человека. Медгиз, М., 1958.

Гиляров М. С. (ред.), Арнольди Л. В., Бызова Ю. Б. и др. Определитель обитающих в почве личинок насекомых. Изд-во «Наука», М., 1964.

Гусев В. И. и Римский-Корсаков М. Н. Определитель повреждений лесных и декоративных деревьев и кустарников европейской части СССР. 2-е изд. Гослесбумиздат, М.—Л., 1951.

Завадский К. М. Учение о виде. Изд-во ЛГУ, Л., 1961.

Завадский К. М. Вид и видообразование. Изд-во «Наука», Л., 1968.

Ильинский А. И. Определитель яйцекладок, личинок и куколок насекомых, вредных в лесном хозяйстве. Гослестехиздат. М.—Л., 1948.

Кержановский О. Л. Объем вида и внутривидовая систематика с точки зрения зоолога. Журн. общ. биологии, т. XXIX, № 4, 1968.

Кэйн А. Д. Вид и его эволюция. Изд-во иностр. лит., М., 1958.

Майр Э. Систематика и происхождение видов. Изд-во иностр. лит., М., 1947.

Майр Э., Ленсли Э., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики. Изд-во иностр. лит., М., 1956.

Мартынов А. В. О двух типах крыльев насекомых и их эволюции. Русск. зоолог. журн., т. IV, 1924.

Мартынов А. В. Очерки геологической истории и филогении отрядов насекомых (Pterygota). Ч. 1. Palaeoptera и Neoptera Polyneoptera. Труды Палеонтол. института, т. VII, вып. 4, 1938.

Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд-во «Наука», Л., 1966.

Павловский Е. Н. и Штакельберг А. А. (ред.). Вредные животные Средней Азии. Справочник. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1949.

Павловский Е. Н. и Штакельберг А. А. (ред.). Вредители леса. Справочник. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1955, т. I (Насекомые, отряды Lepidoptera, Hymenoptera, Diptera); т. II (отряды Coleoptera, Hemiptera, Homoptera, Thysanoptera, Orthoptera, Blattaidea).

Родендорф Б. Б. Основы систематики и филогении насекомых. В кн. Палеозойские насекомые Кузнецкого бассейна. Труды Палеонтолог. института, т. LXXXV, 1961.
Родендорф Б. Б. Направление филогенетического развития крылатых насекомых (Insecta, Pterygota). Журн. общ. биологии, т. XXIX, № 1, 1968.
Родендорф Б. Б. Филогенез насекомых и данные палеонтологии. Энтомолог. обозрение, т. XLVII, вып. 2, 1968.
Родендорф Б. Б. (ред.) и др. Основы палеонтологии. Членистоногие — трахейные и хелицеровые. Изд-во АН СССР, М., 1962.
Семенов-Тян-Шанский А. П. Таксономические границы вида и его подразделений. Записки Импер. АН, VIII сер., физ-матем. отдел, т. XXV, № 1, 1910.
Смирнов Е. С. Проблема таксонометрического сходства в систематике. Журн. общ. биологии, т. XXIV, № 3, 1963.
Смирнов Е. С. Таксонометрический анализ. Изд-во МГУ, М., 1969.
Тарбинский С. П. и Плавильщиков Н. Н. (ред.). Определитель насекомых европейской части СССР. Сельхозгиз, М.—Л., 1948.
Филипьев И. Н. (ред.). Определитель насекомых, М., 1928.
Шапошников Г. Х. Возникновение и утрата репродуктивной изоляции и критерий вида. Энтомолог. обозрение, т. XLV, вып. 1, 1966.
Шванвич Б. Н. О соотношении отрядов высших насекомых в связи с происхождением полета. I. Разделение Pterygota на комплексы отрядов. Зоолог. журн., т. XXV, вып. 6, 1946; II. Разделение Pterygota на серии отрядов по высоте организации. Зоолог. журн., т. XXVII, вып. 2, 1948.
Штакельберг А. А. (ред.) и др. Список вредных насекомых СССР и сопредельных стран. Труды по защите растений, I сер.: энтомология, вып. 5, 1932.
Штакельберг А. А. Основные итоги работ по систематике насекомых в СССР (1917—1957). Энтомолог. обозрение, т. XXXVI, вып. 4, 1957.
Щеголев В. Н. (ред.) и др. Определитель насекомых по повреждениям культурных растений. 4-е изд., Сельхозгиз, М.—Л., 1960.

Первичнобескрылые, поденки и стрекозы

Бартенев А. Н. Насекомые ложносетчатокрылые, т. I, вып. 1—2. Libellulidae. Фауна России. Изд-во АН, Петроград, 1915—1919.
Белышев Б. Ф. Определитель стрекоз Сибири по имагинальным и личиночным фазам. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1963.
Гринбергс А. О фауне ногохвосток (Collembola) Советского Союза. I. Каталог ногохвосток СССР. Latvijas entomologs, Riga, 2, 1960.
Мартынова Е. Ф., Спурис З. Д., Чернова О. А., Шаров А. Г. Отряды бессяжковые, ногохвостки, двухвостки, щетинохвостки, поденки, стрекозы. Определитель насекомых европейской части СССР в пяти томах. Под ред. Бей-Биенко Г. Я. Изд-во «Наука», М.—Л., т. I, 1964.
Попова А. Н. Личинки стрекоз фауны СССР. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1953.
Спурис З. Д. Стрекозы Латвийской ССР. Рига, 1956.
Чернов Ю. И. Распределение и численность ногохвосток (Collembola) в условиях тундровой зоны. Энтомолог. обозрение, т. XLVII, вып. 1, 1968.
Чернова О. А. Поденки (Ephemeroptera) бассейна р. Амура и прилежащих вод и их роль в питании амурских рыб. Труды Амурск. ихтиолог. экспедиции 1945—1949 гг. III, 1952.
Шаров А. Г. О системе первичнобескрылых насекомых. Труды Инст. морфол. животных, т. XXVII, 1959.
Якобсон Г. Г. и Бианки В. Л. Прямокрылые и ложносетчатокрылые Российской империи и сопредельных стран. СПб, 1905.

Бей-Биенко Г. Я. Насекомые кожистокрылые. Фауна СССР. М.—Л., 1936.

Бей-Биенко Г. Я. Насекомые таракановые. Фауна СССР, М.—Л., 1950.

Бей-Биенко Г. Я. Прямокрылые, т. II, вып. 2. Листовые кузнечики (Phanegorterinae). Фауна СССР, М.—Л., 1954.

Бей-Биенко Г. Я. и Мищенко Л. Л. Саранчовые фауны СССР и сопредельных стран. I и II. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1951.

Бей-Биенко Г. Я., Жильцова Л. А. Отряды таракановые, богомоловые, термиты, веснянки, эмбии, палочники, прямокрылые, кожистокрылые. Определитель насекомых европейской части СССР в пяти томах. Изд «Наука», М.—Л., т. I, 1964.

Бережков Р. Н. Саранчовые Западной Сибири. Томск, 1956.

Васильев К. А. Итальянская саранча (Calliptamus italicus L.) в центральном Казахстане. Труды Институт. защ. растений Каз. ССР, т. VII, 1962.

Жданов С. П. Мароккская саранча (Dociostaurus maroccanus Thunb) в Ставрополье. Труды по защ. раст., сер. I: энтомология, 9, 1934.

Захаров Л. З. Поведение азиатской саранчи. Ученые записки Сарат. универс., т. XXVI, вып. биологический, 1950.

Зимин Л. С. Кубышки саранчовых. Морфология, систематика, диагностика, экология. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1938.

Кобахадзе Д. Н. Обыкновенная медведка (Gryllotalpa gryllotalpa L.) в СССР. Изд-во АН Груз. ССР, Тбилиси, 1960.

Луппова А. Н. Термиты Туркменистана. Труды Ин-та зоологии и паразитол. АН Туркм. ССР, т. II, 1958.

Махотин А. А. Филогенетические взаимоотношения основных групп прыгающих прямокрылых и морфология яйцеклада. Труды Ин-та морфол. животных, вып. 8, М., 1953.

Мищенко Л. Л. Насекомые прямокрылые, т. IV, вып. 2. Саранчовые (Catantopinae). Фауна СССР, М.—Л., 1952.

Никольский В. В. Азиатская саранча. Л., 1925.

Предтеченский С. А. Саранча Locusta migratoria L. Средней России. Известия Отд. прикл. энтомологии, т. III, 1928.

Предтеченский С. А. Гнездилища азиатской саранчи (Locusta migratoria L.) Рязано-Тамбовской впадины. Труды по защите растений, сер. I: энтомология, 1, 1930.

Предтеченский С. А. Материалы по изучению пустынной саранчи в Средней Азии и Закавказье в 1929—1930 гг. Труды по защите растений, сер. I: энтомология, 11, 1935.

Предтеченский С. А. Годичный цикл пустынной саранчи, ее миграции и периодичность в Персии и сопредельных странах тропической и субтропической Азии. Труды по защите растений, сер. I: энтомология, 12, 1935.

Рубцов И. А. Местообитания и условия массового размножения саранчовых Приангарья. Труды по защите растений, сер. I: энтомология, 3, 1932.

Савенко Р. Ф. Фауна саранчовых Грузии. Изд-во «Мецниереба», Тбилиси, 1966.

Синадский Ю. В. Библиография русской и иностранной литературы по термитам (1738—1965). Ашхабад, 1968.

Столяров М. В. Особенности биологии колхидской изофии Isophya redtenbacheri Ad. (Orthoptera, Tettigoniidae). Труды Всесоюзн. энтомолог. общества, т. 51, 1966.

Тарбинский С. П. Прыгающие прямокрылые насекомые Азербайджанской ССР. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1940.

Тарбинский С. П. Сибирская кобылка — вредитель высокогорных пастбищ Центрального Тянь-Шаня. Изд-во «Илим», Фрунзе, 1964.

Термиты и меры борьбы с ними. Первое и Второе Всесоюзн. совещ. по изучен. термитов СССР и противотерм. мероприят. Ашхабад, 1962, 1968.

Токгаев Т. Мароккская саранча в Туркменин. Изд-во «Туркменистан», Ашхабад, 1966.

Уваров Б. П. Саранча и кобылки. Библиотека хлопкового дела. М., 1927.
Уваров Б. П. Саранчовые Средней Азии. Ташкент, 1927.
Уваров Б. П. Текущие и будущие проблемы акридологии. Энтомолог. обозрение, т. XLVIII, вып. 2, 1969.
Цветкова В. П. К биологии термита Reticulitermes lucifugus Rossi (Isoptera). Энтомолог. обозрение, т. XXXIII, 1953.
Цыпленков Е. П. Вредные саранчовые насекомые в СССР. Изд-во «Колос», Л., 1970.
Четыркина И. А. Прус, или итальянская саранча (Calliptamus italicus L.) в Восточном Казахстане. Труды Всесоюзн. энтомол. общества, т. 46, 1958.
Четыркина И. А. Биология вредного кузнечика крымской изофии Isophya taurica Br.-W. (Orthoptera, Tettigoniidae). Труды Всесоюзн. энтомол. общества, т. 51, 1966.
Шаров А. Г. Филогения ортоптероидных насекомых. Изд-во «Наука», М., 1968.
Якобсон Г. Г. и Бианки В. А. Прямокрылые и ложносетчатокрылые Российской империи и сопредельных стран. СПб, 1905.
Uvarov B. Grasshoppers and locusts. I. Cambridge, 1966.

Гемиптероидные

Благовещенский Д. И. Определитель пухоедов (Mallophaga) домашних животных. Фауна СССР, М.—Л., 1940.
Благовещенский Д. И. Насекомые пухоеды, т. I, вып. 1. Фауна СССР. М.—Л., 1960.
Благовещенский Д. И. Вши домашних млекопитающих. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1960.
Благовещенский Д. И., Вишнякова В. Н., Данциг Е. М. и др. Отряды: сеноеды, пухоеды, вши, равнокрылые, полужесткокрылые, бахромчатокрылые: Определитель насекомых европейской части СССР в пяти томах. Под ред. Бей-Биенко Г. Я., Изд-во «Наука», М.—Л., т. I, 1964.
Борхсениус Н. С. Насекомые хоботные, тт. VII—IX. Подотряд червецы и щитовки (Coccoidae). Фауна СССР, М.—Л.: т. VII, сем. мучнистые червецы (Pseudococcidae), 1949; т. VIII, сем. Kermococcidae, Asterolecaniidae, Lecaniodiaspididae, Aclerdidae, 1960; т. IX, сем. подушечницы и ложнощитовки (Coccidae), 1957.
Борхсениус Н. С. Червецы и щитовки СССР (Coccoidea). Изд-во АН СССР, М.—Л., 1950.
Борхсениус Н. С. Практический определитель кокцид культурных растений и лесных пород СССР. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1963.
Борхсениус Н. С. Каталог щитовок (Diaspidoidea) мировой фауны. Изд-во «Наука», М.—Л., 1966.
Вредная черепашка. Труды Всесоюзн. инст. защ. растений, вып. 9, 1958.
Данка Л. Я. Каталог сеноедов Советского Союза. Latvijas entomologs, Рига, № 12, 1968.
Дербенева Н. Н. Новые данные по биологии и строению преимагинальных фаз у хищного трипса. Aelothrips intermedius Bagn. (Thysanoptera, Aelothripidae). Энтомолог. обозрение, т. XLVI, вып. 3, 1967.
Ион О. И. Пузыреногие (Thysanoptera). Определители насекомых СССР, Л., 1928.
Казас И. А., Горкавенко А. С., Пойченко В. М. Филлоксера и меры борьбы с ней. Крымиздат, Симферополь, 1960.
Кириченко А. Н. Насекомые полужесткокрылые, т. VI, вып. 1—2. Фауна России. Изд-во АН; вып. 1, сем. Dysodiidae и Aradidae, СПб, 1913; вып. 2, сем. Coreidae, Петроград, 1916.
Кириченко А. Н. Настоящие полужесткокрылые европейской части СССР (Hemiptera). Определитель и библиография. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1951.

Кириченко А. Н. Полужесткокрылые (Hemiptera—Heteroptera) Таджикистана. Изд-во АН Тадж. ССР, Душанбе, 1964.

Кириченко А. Н. (ред.) и др. Калифорнийская щитовка в условиях СССР. Сборник работ Карантинных лабораторий. Сельхозгиз, М.—Л., 1937.

Мамонтова В. А. Тли сельскохозяйственных культур правобережной лесостепи УССР. Изд-во АН Укр. ССР, Киев, 1953.

Мордвилко А. К. Насекомые полужесткокрылые. 1, вып. 1—2. Aphidodea. Фауна России. Изд-во АН, Петроград, 1914—1919.

Мордвилко А. К. Кормовые растения тлей СССР и сопредельных стран. Труды по прикл. энтомологии, т. XIV, вып. 1, 1929.

Нарзикулов М. Н. Тли (Homoptera, Aphididae) Таджикистана и сопредельных республик Средней Азии. Фауна Таджикской ССР: т. IX, вып. 1, 1962; т. IX, вып. 2, 1969 (совместно с Умаровым Ш. А.).

Невский В. П. Тли Средней Азии. Изд-во Узбек. опытн. Станц. защ. растений, Ташкент, 1929.

Пайкин Д. М. Вредная черепашка. Изд-во «Колос», Л., 1969.

Попова А. А. Типы приспособления тлей к питанию на кормовых растениях. Изд-во «Наука», Л., 1967.

Принц Я. И. (ред.), Кискин П. Х. и др. Филлоксера и меры борьбы с ней. Вып. 1. Изд-во «Штиинца» АН Молд. ССР, Кишинев, 1961.

Принц Я. И. Виноградная филлоксера и меры борьбы с ней. Изд-во «Наука», М., 1965.

Пучков В. Г. Фауна України, т. 21: вып. 1, щитники, 1961; вып. 2, крайовики, 1962; вып. 3, лігеіди, 1969.

Пучкова Л. В. Морфология и биология яйца наземных полужесткокрылых (Hemiptera). Труды Всесоюзн. энтомол. общества, т. 51, 1966.

Рупайс А. А. Атлас дендрофильных тлей Прибалтики. Изд-во «Зинатне», Рига, 1969.

Федотов Д. М. (ред.). Вредная черепашка Eurygaster integriceps Put. Изд-во АН СССР, М.—Л., т. 1, 1947; т. II, 1947; т. III, 1955; т. IV, 1960.

Холодковский Н. А. Хермесы, вредящие хвойным деревьям. ПТГ, 1915.

Шапошников Г. Х. Тли (Aphidoidea) плодовых деревьев Южного Крыма. Труды Всесоюзн. энтомол. общества, т. 43, 1951.

Якобсон Г. Г. и Бианки В. А. Прямокрылые и ложносетчатокрылые Российской империи и сопредельных стран, СПб, 1905.

Яхонтов В. В. Таблицы для определения трипсов, вредящих культурным растениям СССР. Труды Музея природы АН Узб. ССР, вып. 1, 1953.

Колеоптероидные

Алексеев А. В., Арнольди Л. В., Гурьева Е. Л. и др. Определитель насекомых европейской части СССР в пяти томах. Под ред. Бей-Биенко Г. Я. Изд-во «Наука», М.—Л., т. II, жесткокрылые и веерокрылые, 1965.

Богданов-Катьков Н. Н. Колорадский картофельный жук Leptinotarsa decemlineata Say и его карантинное значение. Сельхозгиз, М.—Л., 1947.

Головянко З. С. Мраморный хрущ как вредитель лесных, виноградных и садовых культур на песках. Изд-во Ан Укр. ССР, Киев, 1951.

Гурьева Е. Л. Некоторые направления эволюции семейства жуков-щелкунов (Coleoptera, Elateridae). Энтомолог. обозрение, т. XLVIII, вып. 2, 1969.

Добровольский Б. В. Вредные жуки. Ростов-на-Дону, 1951.

Долин В. Г. Личинки жуков-щелкунов (проволочники) европейской части СССР. Изд-во «Урожай», Киев, 1964.

Зайцев Ф. А Насекомые жесткокрылые, т. IV. Плавунцовые и вертячки. Фауна СССР, 1953.

Захваткин А. А. (Языков). Паразиты кубышек вредных саранчовых Средней Азии. I. Введение и жуки. Изд-во Ср.-Азиатск. институт. защ. растений, Ташкент, 1931.

Казанский А. Н. Значение казарки в распространении плодовой гнили. Труды по защ. растений, сер. 1: энтомология, вып. 10, 1935.

Колорадский жук и меры борьбы с ним. Сборник. Изд-во АН СССР, М., 1955.

Крыжановский О. Л. Жуки-жужелицы рода Carabus Средней Азии. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1953.

Кряжева Л. П. Хлебная жужелица. Сельхозиздат, Л.—М., 1962.

Кузин Б. С. Жуки-нарывники Казахстана. Труды Республиканск. станц. защ. растений, Алма-Ата, т. 1, 1953.

Куренцов А. И. Короеды Дальнего Востока СССР. Изд-во СССР, М.—Л., 1941.

Лукьянович Ф. К. и Арнольди Л. В. Определитель долгоносиков-трухляков подсем. Cossoninae фауны СССР и сопредельных стран Европы и Передней Азии. Энтомолог. обозрение, т. XXXI, вып. 3—4, 1951.

Лукьянович Ф. К. и Тер-Минасян М. Е. Насекомые жесткокрылые, т. XXIV, вып. 1. Жуки-зерновки (Bruchidae). Фауна СССР. М.—Л., 1957.

Медведев Г. С. Жесткокрылые, т. XIX, вып. 2. Жуки-чернотелки (Tenebrionidae), подсемейство Opatrinae. Фауна СССР, Л., 1968.

Медведев С. И. Жестокрылые, т. X, вып. 1—5. Пластинчатоусые. Фауна СССР, М.—Л., 1949—1964: 1. Подсем. Melolonthinae, ч. 1 (хрущи), 1951; 2. Подсем. Melolonthinae, ч. 2 (хрущи), 1952; 3. Подсем. Rutelinae, 1949; 4. Подсем. Euchirinae, Dynastinae, Glaphyrinae, Trichiinae, 1960; 5. Подсем. Cetoniinae, Valginae, 1964.

Медведев С. И. Личинки пластинчатоусых жуков фауны СССР. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1952.

Оглоблин Д. А. Насекомые жесткокрылые, т. XXVI, вып. 1. Листоеды, Galerucinae. Фауна СССР, М.—Л., 1936.

Оглоблин Д. А. и Знойко Д. В. Жесткокрылые, т. XVIII, вып. 8. Пыльцееды (сем. Alleculidae), ч. 2, подсем. Omophlinae. Фауна СССР, М.—Л., 1950.

Плавильщиков Н. Н. Насекомые жесткокрылые, тт. XXI—XXIII. Жуки-дровосеки, ч. 1—3. Фауна СССР, М.— Л.: т. XXI, 1936; т. XXII, 1940; т. XXIII, 1958.

Плавильщиков Н. Н. Определитель жуков-дровосеков Армении. Ереван, 1948.

Рейхардт А. Н. Жуки-чернотелки трибы Opatrini палеарктической области. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1936.

Рейхардт А. Н. Насекомые жесткокрылые, т. V, вып. 3. Сем. Sphaeritidae и Histeridae, ч. 1. Фауна СССР, М.—Л., 1941.

Рихтер А. А. Обзор златок европейской части СССР (Coleoptera, Buprestidae). Зоолог. сборн. Зоолог. инст. АН Арм. ССР, т. III, 1944.

Рихтер А. А. Насекомые жесткокрылые, т. XIII вып. 2, 4. Златки (Buprestidae), ч. 1—2. Фауна СССР, М.—Л.: вып. 2, 1949; вып. 4, 1952.

Руднев Д. Ф. Большой дубовый усач в лесах Советского Союза. Изд-во АН Укр. ССР, Киев, 1957.

Семенов-Тян-Шанский А. П. и Медведев С. И. Определитель жуков-кравчиков. Изд-во АН СССР. М.—Л., 1936.

Скопин Н. Г. Жуки-чернотелки (Coleoptera, Tenebrionidae) южного Казахстана. Труды Казахск. институт. защ. растений, т. X, 1969.

Старк В. Н. Насекомые жесткокрылые, т. XXXI. Короеды (Ipidae). Фауна СССР. М.—Л., 1952.

Тер-Минасян М. Е. Определитель жуков-долгоносиков (Curculionidae) Армении. Ереван, 1946.

Тер-Минасян М. Е. Насекомые жесткокрылые, т. XXVII, вып. 2. Долгоносики-трубковерты. Фауна СССР, М.—Л., 1950.

Тер-Минасян М. Е. Жуки-долгоносики подсемейства Cleoninae фауны СССР. Цветожилы и стеблееды (триба Lixinae). Изд-во «Наука», Л., 1967.
Хаберман Х. Haberman H. Eesti jooksiklased (Coleoptera, Carabidae), Tall. 1968 (на эст. языке).
Черепанов А. И. Жуки-щелкуны Западной Сибири. Новосибирск, 1957.
Шевырев И. Я. Загадка короедов. 3-е изд. СПб, 1910.
Экология и физиология диапаузы колорадского жука. Изд-во «Наука», М., 196
Якобсон Г. Г. Жуки России и Западной Европы. СПб, вып. 1—XI, 1905—19
Якобсон Г. Г. Определитель жуков. 2-е изд. Сельхозгиз, М.—Л., 1931.
Яцентковский А. В. Определитель короедов по повреждениям. Сельхозги М.—Л., 1930.

Нейроптероидные

Гиляров М. С. Личинки Dilar turcicus Hag. и положение сем. Dilaridae в системе сетчатокрылых (Planipennia). Энтомолог. обозрение, т. XLI, вып. 2, 1962.
Кожанчиков И. В. Новые Mantispidae (Neuroptera) из Таджикистана. Энтомолог. обозрение, т. XXX, № 3—4, 1949.
Кожанчиков И. В. Новое о видовом составе рода Sympherobius Banks (Neuroptera, Hemerobiinae) в Азиатской фауне. Энтомолог. обозрение, т. XXXV, вып. 3, 1956.
Кузнецова Ю. И. Влияние температуры и влажности воздуха на златоглазку обыкновенную — Chrysopa carnea (Neuroptera, Chrysopidae). Зоологич. журн., т. XLVIII, вып. 9, 1969.
Луппова Е. П. О муравьиных львах (Neuroptera, Myrmeleontidae) Средней Азии. Труды Инст. зоол. и паразитологии АН Тадж. ССР, т. XX, 1961.
Мейер Н. Ф. Биологический метод борьбы с червецом Комстока. Сборн. трудов Всесоюзн. инст. защ. растений, вып. 1, Сельхозгиз, 1948. [См. здесь же ряд статей других авторов по биологии и использованию симферобия].
Римский-Корсаков М. Н. К биологии верблюдок (Raphidiidae). Труды Третьего Всеросс. энтомо-фитопатолог. съезда. Петербург, 1922.
Killington F. J. A monograph of British Neuroptera. 1—2. Publ. Ray Society, London, vol I, 1936; vol II, 1937.
Stitz H. Neuroptera in: Die Tierweit Mitteleuropas, Insekten. Band 3, Lief. 1, 1927.
Zelený J. Hemerobiidae (Neuroptera) from Czechoslovakia. Casopis ČS spolen. entomologické. 60, № 1, 1963.

Мекоптероидные

Скорпионовы мухи и ручейники

Болдырев В. И. Заметки о Boreus boldyrevi Nav. (Neuroptera, Panorpidae). Русс. энтомолог. обозрение, т. XIV, № 2—3, 1914.
Кожанчиков И. В. О гомологиях в хетотаксии личинок ручейников и чешуекрылых. Энтомолог. обозрение, т. XXX, № 3—4, 1949.
Лепнева С. Г. Ручейники, т. II, вып. 1—2: Личинки и куколки. Фауна СССР, М.—Л., 1964, 1966.
Мартынов А. В. Ручейники. Практическая энтомология, вып. 5. Госиздат., Л., 1924.
Мартынов А. В. Ручейники. Trichoptera Annulipalpia, I. Изд-во АН СССР. М.—Л., 1934.
Мартынова О. М. Скорпионницы (Mecoptera) фауны СССР. I. Boreidae. Труды Зоолог. ин-та АН СССР, т. XV. 1954. То же. II. Сем. Panorpidae. Энтомолог. обозрение, т. XXXVI, вып. 3, 1957.
Мартынова О. М. Филогенетические взаимоотношения насекомых мекоптероидного комплекса. Труды Инст. морфол, животных, вып. 27, 1959.

Шиперович В. Я. Биология и история превращения Panogra communis L. Русск. энтомолог. обозрение, т. XIX, № 1.

Чешуекрылые

Анфинников М. А. Древесница въедливая и борьба с ней. Изд-во Укр. Акад. с. х. наук, Киев, 1961.

Герасимов А. М. Насекомые чешуекрылые. Т. I, вып. 2. Гусеницы, ч. I. Фауна СССР, М.—Л., 1952.

Григорьева Т. Г. Зерновые совки и борьба с ними. Сельхозгиз, М.—Л., 1958.

Данилевский А. С. и Кузнецов В. И. Насекомые чешуекрылые, т. V, вып. 1, Листовертки Tortricidae, триба плодожорки Laspeyresiini. Фауна СССР, Л., 1968.

Загуляев А. К. Моли — вредители меха, шерсти и борьба с ними. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1958.

Загуляев А. К. Насекомые чешуекрылые, т. IV, вып. 2—3. Настоящие моли (Tineidae). Фауна СССР, М.—Л., 1960, 1964.

Загуляев А. К. Моли и огневки — вредители зерна и продовольственных запасов. Изд-во «Наука», М.—Л., 1965.

Загуляев А. К. Положение семейства Tineidae в системе и его эволюция. Зоологич. журн., т. XLVIII, вып. 4, 1969.

Ильинский А. И. Непарный шелкопряд и меры борьбы с ним. Гослесбумиздат, М.—Л., 1959.

Ключко З. Ф. Совки западных областей Украины. Изд-во Киевск. универс., Киев, 1963.

Кожанчиков И. В. Насекомые чешуекрылые, тт. III, XII, XIII. Фауна СССР, М.—Л.: т. III, вып. 2, чехлоносы-мешечницы (сем. Psychidae), 1956; т. XII, волнянки (Orgyidae), 1950; т. XIII, вып. 3, совки (подсем. Agrotinae), 1937.

Кожанчиков И. В. Географическое распространение и физиологические признаки Pyrausta nubilalis Hb. Зоологич. журн., т. XVII, вып. 2, 1938.

Кожанчиков И. В. Цикл развития и географическое распространение зимней пяденицы Operophthera brumata L. Энтомолог. обозрение, т. XXXI. № 1—2, 1950.

Кожанчиков И. В. О видовых особенностях и эволюции циклов развития чешуекрылых насекомых. Чтения памяти Н. А. Холодковского. Доклады 1956—1957 гг. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1959.

Кришталь О. П. Листогризучі совки і заходи боротьби з ними. Изд-во Киевск. универс., Киев, 1953.

Кузнецов Н. Я. Насекомые чешуекрылые, т. I, вып. 1. Введение. Фауна России. Изд-во АН, Петроград; вып. 1, 1915; вып. 2, Фауна СССР, М.—Л., 1929.

Кузнецов Н. Я. Связь географического распространения белянок с распространением их кормовых растений и с химизмом последних. Ежегоди. Зоолог. музея АН СССР, 1930.

Кузнецов Н. Я. Чешуекрылые янтаря. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1941.

Куренцов А. И. Бабочки — Macrolepidoptera — вредители деревьев и кустарников Уссурийского края. Труды Горнотаежн. станции ДВ. фил. АН СССР, Владивосток, т. III, 1939.

Куренцов А. И. Дневные бабочки Приморского края (определитель). Главн. Управл. по заповедникам, М., 1949.

Куренцов А. И. Булавоусые чешуекрылые Дальнего Востока СССР. Определитель. Изд-во «Наука», Л., 1970.

Ламперт К. Атлас бабочек и гусениц Европы. Перев. Н. А. Холодковского и Н. Я. Кузнецова, СПб, 1912.

Мазохин-Поршняков Г. А. Основные приспособительные типы чешуекрылых (Lepidoptera). Зоологич. журн., т. XXXIII, вып. 4, 1954.

Марков Ф. И. Озимая совка (Agrotis segetum Schiff.) в орошаемых районах свеклосеяния Киргизии и Казахстана и система мер борьбы с ней. Фрунзе, 1958.
Мержеевская О. И. Гусеницы совок (Noctuidae), их биология и морфология (определитель). Изд-во «Наука и техника», Минск, 1967.
Порчинский И. А. Гусеницы и бабочки С.-Петербургской губернии. Биологические наблюдения и исследования, ч. 1—5. Труды Русск. энтомолог. общества, т. XIX, 1885; т. XXV, 1891; т. XXVI, 1892; т. XXVII, 1893; т. XXX, 1897.
Поспелов С. М. Совки — вредители сельскохозяйственных культур. Изд-во «Колос», Л., 1969.
Прозоров С. С. Пихтовая пяденица Boarmia bistortata Gze., как массовый вредитель пихты сибирской. Труды Сибирск. лесотехн. института, т. XI, вып. 3, 1955.
Прозоров С. С. Сосновая пяденица Bupalus piniarius L. в лесах Западной Сибири. Труды Сибирск. лесотехн. института, т. XII, вып. 2, 1956.
Рожков А. С. Сибирский шелкопряд. Изд-во АН СССР, М., 1963.
Рожков А. С. Массовое размножение сибирского шелкопряда и меры борьбы с ним. Изд-во «Наука», М., 1965.
Ростан Ж. Жизнь шелковичных червей. Изд-во иностр. лит., М., 1947.
Рябов М. А. Типы поведения имагинальной фазы подгрызающих совок. Энтомолог. обозрение, т. XXXII, 1952.
Рябов М. А. Типы годичных циклов земляных подгрызающих совок (Lepidoptera, Agrotidae). Энтомолог. обозрение, т. XXXV, вып. 1, 1956.
Сибирский шелкопряд и меры борьбы с ним. Сборник. Гослесбумиздат, М.—Л., 1961.
Синицкий Н. Н., Гершензон С. М., Сутько П. О., Карлаш Е. В. Разведение дубового шелкопряда. Изд-во АН Укр. ССР. Киев, 1952.
Филипьев И. Н. Вредные насекомые и другие животные в СССР в 1921—1924 гг. Озимая совка. Труды по прикл. энтомологии, Л., т. XIII, вып. 4, 1929.
Хомяков В. О. Кукурузный мотылек. Сельхозиздат, Л.—М., 1962.
Черепанов А. И. Сибирский шелкопряд и проблема борьбы с ним. Зоологич. журн., т. XLI, вып. 6, 1962.
Шаров А. Г. Фазовый характер изменчивости гусениц ильмового рогохвоста. Докл. АН СССР, т. LXXXVIII, № 5, 1953.
Шванвич Б. Н. Эволюция рисунка крыла у Heterocera и Microlepidoptera. Труды Всесоюзн. энтомолог. общества, т. 45, 1956.
Шельдешова Г. Г. Экологические факторы, определяющие ареал яблонной плодожорки Laspeyresia pomonella L. (Lepidoptera, Tortricidae) в северном и южном полушариях. Энтомолог. обозрение, т. LVI, вып. 3, 1967.
Щеголев В. Н. Кукурузный мотылек. Изд-во Всес. инст. защ. растений, Л., 1934.

Перепончатокрылые

Арнольди К. В. Зональные зоогеографические и экологические особенности мирмекофауны и населения муравьев Русской равнины, Зоологич. журн., т. XLVII, вып. 8, 1968.
Викторов Г. А. Пищевая специализация яйцеедов вредной черепашки (Eurygaster integriceps Put.) и ее значение для диагностики видов в роде Asolcus Nak. (=Microphanurus Kieff.) (Hymenoptera, Scelionidae). Зоологич. журн., т. XLIII, вып. 7, 1964.
Губин А. и Халифман И. Цветы и пчелы. Изд-во «Московский рабочий», М., 1958.
Гуссаковский В. В. Насекомые перепончатокрылые, т. II, вып. 1—2, Фауна СССР, М.—Л.: вып. 1, рогохвосты и пилильщики, 1935; вып. 2, пилильщики, ч. 2, 1947.
Длусский Г. М. Симпозиум по использованию муравьев для борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства. Зоолог. журн., т. XLII, вып. 7, 1963.

Длусский Г. М. Муравьи рода Формика (Hymenoptera, Formicidae, Formica). Изд-во «Наука», М., 1967.

Желоховцев А. Н. Обзор пилильщиков подсем. Cladiinae (Hymenoptera, Tenthredinidae) фауны СССР. Зоологич. журн., т. XXXI, вып. 2, 1952.

Козлов М. А. Основные направления эволюции проктотрупоидных наездников (Hymenoptera, Proctotrupoidea). Чтения памяти Н. А. Холодковского, 1967. Изд-во «Наука», Л., 1968.

Малышев С. И. Пути и условия эволюции низших перепончатокрылых. Журн. общей биологии, т. X, вып. I, 1949.

Малышев С. И. Пути и условия возникновения инстинктов пчел (Hymenoptera, Apoidea) в процессе эволюции. Труды Всесоюзн. энтомолог. общества, т. 43, 1951.

Малышев С. И. Пути и условия эволюции инстинктов особразных перепончатокрылых (Hymenoptera, Vespiformia). Труды Всесоюзн. энтомолог. общества, т. 45, 1956.

Малышев С. И. Перепончатокрылые, их происхождение и эволюция. Изд-во «Советская наука», М., 1959.

Малышев С. И. Пути и условия возникновения инстинктов у муравьев в процессе эволюции (Hymenoptera, Formicoidea). Труды Всесоюзн. энтомолог. общества, т. 47, 1960.

Малышев С. И. Дикие опылители на службе у человека. Изд-во «Наука», М.—Л., 1963.

Малышев С. И. Становление перепончатокрылых и фазы их эволюции. Изд-во «Наука», М.—Л., 1966.

Мейер Н. Ф. Паразитические перепончатокрылые сем. Ichneumonidae СССР и сопредельных стран. Вып. I—VI. Изд-во АН СССР, М.—Л.: вып. I, 1933; вып. II, 1933; вып. III, 1934; вып. IV, 1935; вып. V, 1936; вып. VI, 1936.

Мейер Н. Ф. Яйцееды, выведенные в СССР в 1938—1939 гг. из яиц клопа-черепашки (Eurygaster integriceps Osch.). Вестн. защ. растений, № 3, 1940.

Мейер Н. Ф. Трихограмма. (Экология и результаты применения в борьбе с вредными насекомыми). Сельхозгиз, М.—Л., 1941.

Никольская М. Н. Перепончатокрылые — Hymenoptera. Определитель насекомых, повреждающих деревья и кустарники полезащитных полос. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1950.

Никольская М. Н. Хальциды фауны СССР (Chalcidoidea). Изд-во АН СССР, М.—Л., 1952.

Никольская М. Н. Перепончатокрылые, т. VII, вып. 5. Хальциды сем. Chalcididae и Leucospidae. Фауна СССР, М.—Л., 1960.

Никольская М. Н. и Яснош В. А. Афелиниды европейской части СССР и Кавказа (Chalcidoidea, Aphelinidae). Изд-во «Наука», М.—Л., 1966.

Опыление сельскохозяйственных растений пчелами. Сборник, вып. III. Изд-во МСХ СССР, М., 1960.

Осичнюк Г. З. Фауна України, т. 12, вып. 4, Бджолині, 1970.

Попов В. В. О значении пчелиных (Hymenoptera, Apoidea) в опылении люцерны. Труды Всесоюзн. энтомол. общества, т. 43, 1951.

Расницин А. П. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых. Изд-во «Наука», М., 1969.

Рузский М. Д. Муравьи России. Труды Общ. естествоисп. Казанск. унив., т. XXXVIII, 1905; т. XL, 1907.

Скорикова О. А. Пилильщики, вредящие плодово-ягодным культурам. Сельхозиздат, М.—Л., 1960.

Строганова В. К. Рогохвосты Сибири. Изд-во «Наука», Новосибирск, 1968.

Теленга Н. А. Перепончатокрылые, т. V, вып. 2—4. Сем. Braconidae. Фауна СССР, М.—Л.: вып. 2, 1936, вып. 3, 1941; вып. 4, 1955.

Теленга Н. А. Происхождение и эволюция паразитизма у насекомых-наездников и формирование их фауны в СССР. Изд-во АН Укр. ССР, Киев, 1952.

Тобиас В. И. Очерк классификации, филогении и эволюции семейства Braconidae (Hymenoptera). Энтомолог. обозрение, т. XLVI, вып. 3, 1967.

Тряпицин В. А. Проблемы морфологической эволюции и классификации сем. Encyrtidae (Hymenoptera, Chalcidoidea). Чтения памяти Н. А. Холодковского, 1967. Изд-во «Наука», Л., 1968.

Фриш К. Пчелы, их зрение, обоняние, вкус и язык. Изд-во иностр. лит., М., 1955.

Циновский Я. П. Насекомые Латвийской ССР. Рогохвосты и пилильщики. Изд-во АН Латв. ССР, Рига, 1953.

Шевырев И. Я. Паразиты и сверхпаразиты из мира насекомых, СПб, 1912.

Штейнберг Д. М. Насекомые перепончатокрылые, т. XIII. Сем. сколии (Scoliidae). Фауна СССР, М.—Л., 1962.

Щеголев В. Н. Хлебные пилильщики (биология, экология, меры борьбы). 2-е изд. Сельхозгиз, М.—Л., 1931.

Двукрылые и блохи

Беклемишев В. Н. Экология малярийного комара. Медгиз, М., 1944.

Беклемишев В. Н. и Шипицына Н. К. (ред.). Сезонные явления в жизни малярийных комаров в Советском Союзе. Медгиз, М., 1957.

Виолович Н. А. Слепни Сибири. Изд-во «Наука», Новосибирск, 1968.

Гербачевская А. А., Городков К. Б., Грунин К. Я. и др. Определитель насекомых европейской части СССР в пяти томах. Изд-во «Наука», Л., т. V, двукрылые и блохи, 1969—1970.

Грунин К. Я. Личинки оводов домашних животных СССР. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1953.

Грунин К. Я. Насекомые двукрылые, т.т. XVII, XIX. Фауна СССР, М.—Л.: т. XVII, вып I, желудочные оводы (Gastrophilidae), 1955; т. XIX, вып. 3, полостные овода (Oestridae), 1957; т. XIX, вып. 4, подкожные овода (Hypodermatidae), 1962.

Гуцевич А. В. Кровососущие мокрецы (Diptera, Heleidae) фауны СССР. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1960.

Гуцевич А. В., Мончадский А. С. и Штакельберг. Насекомые двукрылые, т. III, вып. 4. Комары. Семейство Culicidae. Фауна СССР, Л., 1970.

Джафаров Ш. М. Кровососущие мокрецы Закавказья. Изд-во АН Азерб. ССР, Баку, 1964.

Дербенева-Ухова В. П. Мухи и их эпидемиологическое значение. Медгиз, М., 1952.

Детинова Т. С. Методы установления возрастного состава двукрылых насекомых, имеющих медицинское значение. Изд-во Всемирн. организ. здравоохранения, Женева, 1962.

Зайцев В. Ф. Паразитические мухи сем. Bombyliidae (Diptera) Закавказья. Изд-во «Наука», М.—Л., 1966.

Зимин Л. С. Определитель личинок синантропных мух Таджикистана. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1948.

Зимин Л. С. Насекомые двукрылые, т. XVIII, вып. 4. Сем. Muscidae — настоящие мухи (трибы Muscini, Stomoxydini). Фауна СССР, М.—Л., 1951.

Иофф И. Г., Микулин М. А. и Скалон О. И. Определитель блох Средней Азии и Казахстана. Изд-во «Медицина», М., 1965.

Иофф И. Г. и Скалон О. И. Определитель блох Восточной Сибири, Дальнего Востока и прилегающих районов. Медгиз, М., 1954.

Иофф И. Г. и Тифлов В. Е. Определитель Aphaniptera (Suctoria) юго-востока СССР. Ставроп. книжн. изд-во, Ставрополь, 1954.

Когай Е. С. Экология Палласова малярийного комара в Узбекистане (Anopheles hyrcanus Pall.). Изд-во «Фан», Ташкент, 1968.

Лер П. А. Эколого-морфологический анализ ктырей (Diptera, Asilidae). I—II. Энтомолог. обозрение, т. XLVI, вып. 2, т. XLVIII, вып. 3, 1967, 1969.

Маслов А. В. Кровососущие комары подтрибы Culiseta мировой фауны. Изд-во «Наука», Л., 1967.

Мамаев Б. М. Галлицы, их биология и хозяйственное значение. Изд-во АН СССР., М., 1962.

Мончадский А. С. Личинки кровососущих комаров СССР и сопредельных стран (подсем. Culicidae). Изд-во АН СССР, М.—Л., 1951.

Мончадский А. С. Летающие кровососущие двукрылые — гнус. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1952.

Нарчук Э. П. Виды рода Oscinella Beck (Diptera, Chloropidae) европейской части СССР и их кормовые растения. Энтомолог. обозрение, т. XXXV, вып. 4, 1956

Олсуфьев Н. Г. Насекомые двукрылые, т. VII, вып. 2. Слепни (Tabanidae). Фауна СССР, М.—Л., 1937.

Панкратова В. Я. Личинки и куколки подсемейства Orthocladiinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae). Изд-во «Наука», Л., 1970.

Парамонов С. Я. Насекомые двукрылые, т. IX, вып. 2. Сем. Bombyliidae (подсем. Bombylinae). Фауна СССР, М.—Л., 1940.

Перфильев П. П. Насекомые двукрылые, т. III, вып. 2. Москиты. Фауна СССР, М.—Л., 1937; 2-е изд., 1966.

Петрищева П. А. Полевые методы изучения москитов и противомоскитные мероприятия. Медгиз, М., 1954.

Порчинский И. А. О мухе Вольфарта, живущей в состоянии личинок на теле человека и животных. Труды Русск. энтомол. общества, т. XVIII, 1884.

Порчинский И. А. Осенняя жигалка (Stomoxys calcitrans L.), ее биология в связи с другими мухами и борьба с нею. Труды Бюро по энтомологии. т. X, № 8, 1910.

Порчинский И. А. Домовая муха (Muscina stabulans Fall.), ее значение для человека и его хозяйства и отношение к комнатной мухе. Труды Бюро по энтомологии, т. X, № 1, 1913.

Рихтер В. А. Хищные мухи-ктыри (Diptera, Asilidae) Кавказа. Изд-во «Наука», Л., 1968.

Родендорф Б. Б. Насекомые двукрылые, т. XIX, вып. 2. Сем. Sarcophagidae, ч. I. Фауна СССР. М.—Л., 1937.

Родендорф Б. Б. Историческое развитие двукрылых насекомых. Труды Палеонтолог. ин-та, т. 100, 1964.

Родендорф Б. Б. Направления исторического развития саркофагид. Изд-во «Наука», М., 1967.

Рубцов И. А. Насекомые двукрылые, т. VI, вып. 6. Мошки (сем. Simulidae). Фауна СССР, 2-е изд., М.—Л., 1956.

Рубцов И. А. Краткий определитель кровососущих мошек фауны СССР. Изд-во АН СССР. М.—Л., 1962.

Савченко Е. Н. Насекомые двукрылые, т. II, вып. 3, 4. Комары-долгоножки, род Tipula, 1—2. Фауна СССР, М.—Л.: вып. 3, 1961; вып. 4, 1964.

Савченко Е. М. Фауна України, т. 14, вип. 1. Комари-долгоножки, 1966.

Сухова М. Н. Синантропные двукрылые. Изд-во Акад. мед. наук, М., 1952.

Черепанов А. И. (ред.). Биологические основы борьбы с гнусом в бассейне Оби. Изд-во «Наука», Новосибирск, 1966.

Черновский А. А. Определить личинок комаров сем. Tendipedidae. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1949.

Шапиро И. Д. Шведская муха — вредитель кукурузы и меры борьбы с ней. Сельхозиздат, Л.—М., 1962.

Штакельберг А. А. Определитель мух европейской части СССР. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1933.

Штакельберг А. А. Насекомые двукрылые, т. III, вып. 4. Сем. Culicidae. Кровососущие комары (подсем. Culicinae). Фауна СССР. М.—Л., 1937.
Штакельберг А. А. Синантропные двукрылые фауны СССР. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1956.
Юркіна В. І. Фауна України, т. 17, вип. 4. Блохи, 1961.

Экология

Акимов М. П. Экология животных. Изд-во Киевск. гос. универс., Киев, 1959.
Арнольди К. В. и Арнольди Л. В. О биоценозе как одном из основных понятий экологии, его структуре и объеме. Зоологич. журн., т. XLII, вып. 2, 1963.
Бей-Биенко Г. Я. Принцип смены стаций и проблема начальной дивергенции видов. Журн. общ. биологии, т. XX, № 5, 1959.
Бей-Биенко Г. Я. О некоторых закономерностях изменения фауны беспозвоночных при освоении целинной степи. Энтомолог. обозрение, т. XL, № 4, 1961.
Бей-Биенко Г. Я. Смена стаций наземных организмов как экологический принцип. Вопросы экологии, Киев, т. IV, 1962.
Бей-Биенко Г. Я. Смена местообитаний наземными организмами как биологический принцип. Журн. общ биологии, т. XXVII, № 1, 1966.
Беклемишев В. Н. Основные понятия биоценологии в приложении к животным компонентам наземных сообществ. Труды по защ. растений, сер. 1, вып. 2, 1931.
Беклемишев В. Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей. Бюллетень Моск. общ. испытателей природы. Отд. биол., т. LVI, № 5, 1951.
Беклемишев В. Н. Возбудители болезней как члены биоценозов. Зоолог. журн., т. XXXV, вып. 12, 1956.
Вейзер Я. Патология насекомых, ее настоящее и будущее. Энтомолог. обозрение, т. XXXVIII, № 2, 1959.
Викторов Г. А. Биоценоз и вопросы численности насекомых. Журн. общ. биологии, т. XXI, № 6, 1960.
Викторов Г. А. Колебания численности насекомых как регулируемый процесс. Журн. общ. биологии, т. XXVI, № 1, 1965.
Викторов Г. А. Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черепашки. Изд-во «Наука», М., 1967.
Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1949.
Гиляров М. С. Роль почвенных животных в формировании гумусового слоя почвы. Успехи соврем. биологии, т. XXXI, вып. 2, 1951.
Гиляров М. С. Использование насекомыми почвенного яруса в сухих частях ареалов. Успехи соврем. биологии, т. XXXII, вып. 3 (6), 1951.
Гиляров М. С. Закономерности формирования комплексов вредных насекомых при освоении целинных земель. Журн. общ. биологии, т. XVI, № 6, 1955.
Гиляров М. С. Зоологический метод диагностики почв. Изд-во «Наука», М., 1965.
Гиляров М. С. Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше. Изд-во «Наука», М., 1970.
Григорьева Т. Г. Особенности формирования вредной фауны на полях пшеницы и задачи защиты растений в целинных районах Северного Казахстана и Заволжья. Труды Всесоюзн. энтомол. общества, т. 50, 1965.
Григорьева Т. Г. и Заева И. П. Некоторые общие черты в формировании фауны на полях пшеницы после освоения степени и химических обработок. Энтомолог. обозрение, т. XLIII, № 4, 1964.
Гринфельд Э. К. Происхождение антофилии у насекомых. Изд-во ЛГУ, Л., 1962.

Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Изд-во ЛГУ, Л., 1961.

Димо Н. А. Наблюдения и исследования по фауне почв. Гос. изд-во Молдавии, Кишинев, 1955.

Драховская М. Прогноз в защите растений. Сельхозиздат, М., 1962.

Дружелюбова Т. С. и Макарова Л. А. Поправочные коэффициенты для прогноза развития насекомых по суммам эффективных температур. Зоологич. журн., т. XLVII, вып. 1, 1968.

Жуковский А. В. К вопросу о диапаузе личинок гессенской мухи. Энтомолог. обозрение, т. XXXVI, вып. 1, 1957.

Заславский В. А. и Сугоняев Е. С. Биологическое подавление вредителей как проблема современной экологии. Зоология. журн., т. XLVI, вып. 10, 1967.

Іванов С. П., Левітт М. М., Эмчук Э. М. Масові размножения тварин і теорії градацій. Изд-во АН Укр. ССР, Киев, 1938.

Иоганзен Б. Г. Основы экологии. Изд. Томск. универс., Томск, 1959.

Исследования очагов вредителей леса Башкирии. II. Уфа, 1962.

Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных. Учпедгиз. Л., 1944.

Кипенварлиц А. Ф. Изменение почвенной фауны низинных болот под влиянием мелиорации и сельскохозяйственного освоения. Минск, 1961.

Кожанчиков И. В. Основные результаты изучения экологии насекомых. Энтомолог. обозрение, т. XXXVIII, № 2, 1959.

Кожанчиков И. В. Методы исследования экологии насекомых. Изд-во «Высшая школа», М., 1961.

Коломиец Н. Г. Паразиты и хищники сибирского шелкопряда. Изд-во Сиб. отд. АН СССР, Новосибирск, 1962.

Крыжановский О. Л. Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии. Изд-во «Наука», М.—Л., 1965.

Крышталь А. Ф. Основные вопросы динамики энтомофауны в условиях долины среднего Днепра. III Экол. конфер., тезисы докладов, I, Киев, 1954.

Куренцов А. И. Зоогеография Приамурья. Изд-во «Наука», М.—Л., 1965.

Куренцов А. И. Энтомофауна горных областей Дальнего Востока СССР. Изд-во «Наука», М., 1967.

Лозина-Лозинский Л. К. Жизнеспособность и анабиоз при низких температурах у животных. Изв. естеств.-научн. института им. Лесгафта, т. XXV, 1952.

Лозина-Лозинский Л. К. Роль питания в развитии и размножении хлопковой совки (Chloridea obsoleta F.). Труды Всес. энтомол. общества, т. 44, 1954.

Макфедьен Э. А. Экология животных. Изд-во «Мир», М., 1965.

Мамаев Б. М. Зоологическая оценка стадий естественного разрушения древесины. Изв. АН СССР, сер. биологическая, № 4, 1962.

Медведев С. И. Основные черты изменения энтомофауны Украины в связи с формированием культурного ландшафта. Зоолог. журн., т. XXXVIII, вып. 1, 1959.

Мельниченко А. Н. Полезащитные полосы и размножение животных полезных и вредных для сельского хозяйства. Изд-во Моск. Общ. испытат. природы, М., 1949.

Мончадский А. С. Экологические факторы и принципы их классификации. Журн. общ. биологии, т. XXIII, № 5, 1962.

Наумов Н. П. Экология животных. 2-е изд. «Высшая школа», М., 1963.

Одум Е. Экология. Изд-во «Просвещение», М., 1968.

Павловский Е. Н. Учение о биоценозах в приложении к некоторым паразитологическим проблемам. Извест. АН СССР, сер. биолог., т. IV, 1937.

Павловский Е. Н. Современное состояние и перспективы дальнейшего развития учения о природной очаговости болезней человека. Журн. микробиолог., эпидемиолог. и иммунологии, № 4, 1955.

Павловский Е. Н. О синтезе учения о природной очаговости болезней и теории паразитоценозов. Журн. микробиолог, эпидемиолог. и иммунологии, № 11, 1957.

Панфилов Д. В. Насекомые в тропических лесах южного Китая. Изд-во МГУ, М., 1961.

Панфилов Д. В. О роли насекомых в древних и современных биоценозах. Зоологич. журн., т. XLVI, вып. 5, 1967.

Поляков И. Я. Прогноз распространения вредителей сельскохозяйственных культур. Изд-во «Колос», Л., 1964.

Полтев В. И., Гриценко И. Н. и др. Микрофлора насекомых. Изд-во «Наука», Новосибирск, 1969.

Правдин Ф. Н. Растительноядные насекомые как паразиты. Успехи современ. биологии, т. XXIX, вып. 1, 1950.

Правдин Ф. Н. Закономерности формирования новых комплексов вредных и полезных насекомых при введении в культуру сложноцветных растений. Ученые записки Моск. гос. педагог. инст. им. Ленина, т. С, вып. 5, 1957.

Радкевич В. А. Связи насекомых-фитофагов с кормовыми растениями как форма межвидовых отношений. Зоологич. журн., т. XLVI, вып. 7, 1967.

Рафес П. М. Массовые размножения вредных насекомых как особые случаи круговорота веществ и энергии в лесном биогеоценозе. Сборн. «Защита леса от вредн. насек.», М., 1964.

Рубцов И. А. Биологический метод борьбы с вредными насекомыми. Сельхозгиз, М.—Л., 1948.

Стебаев И. В., Наплекова Н. И., Гукасян А. Б. Саранчовые (Acrididae) и чернотелки (Tenebrionidae) как стимуляторы микробиологических процессов в почвах сухих степей Тувинской АР. Почвоведение, № 9, 1964.

Стрельников И. Д. Свет как фактор в экологии животных. I. Действие солнечной радиации на температуру тела некоторых пойкилотермных животных. Извест. Научн. институт. им. Лесгафта, т. XVII—XVIII, 1934.

Суитмен Х. (Свитмен). Биологический метод борьбы с вредными насекомыми и сорными растениями. Изд-во «Колос», М., 1964.

Тряпицын В. А., Шапиро В. А. и Щепетильникова В. А. Паразиты и хищники вредителей сельскохозяйственных культур. Изд-во «Колос», Л., 1965.

Ушатинская Р. С. Основы холодостойкости насекомых. АН СССР, М., 1957.

Фролов Д. Н. О зоогеографическом значении вечной мерзлоты (майский хрущ в Восточной Сибири). Зоолог. журн., т. XXXI, вып. 6, 1952.

Фридерикс К. Экологические основы прикладной экологии и энтомологии. Сельхозгиз, Л.—М., 1932.

Чернова Н. М. Зоологическая характеристика компостов. «Наука», М., 1966.

Чугунин Я. В. Хозяйственно-экологическая классификация вредителей растений. Энтомолог. обозрение, т. XLIII, № 1, 1964.

Шевырев И. Я. Паразиты и сверхпаразиты из мира насекомых. СПб, 1912.

Штейнхауз Э. Микробиология насекомых. Изд-во иностр. лит., М., 1950.

Штейнхауз Э. Патология насекомых. Изд-во иностр. лит., М., 1952.

Эдельман Н. М. Оценка влияния отдельных компонентов корма на развитие насекомых-фитофагов при воспитании их на искусственных средах. Зоологич. журн., т. XLI, вып. 7, 1962.

Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений. Изд-во иностр. лит., М., 1960.

Яхонтов В. В. Экология насекомых. Изд-во «Высшая школа», М., 1964; 2-е изд., 1969.

Периодические, серийные и реферативные издания

Животный мир СССР. — Обзоры фауны, включая и насекомых различных ландшафтов СССР на эколого-фаунистической и зоогеографической основе. Изд-во АН СССР., М.—Л., вышло 5 томов: т. I, 1936, введение и обзоры фауны; т. II, 1948, зона

пустынь; т. III, 1950, зона степей; т. IV, 1953, лесная зона; т. V, 1958, горные области европейской части СССР.

Защита растений. — Ежемесячный журнал (до 1960 г. выходил 6 раз в году), издающийся с 1956 г. в Москве Министерством сельского хозяйства СССР. Публикует большое число статей по различным вопросам сельскохозяйственной энтомологии. Под сходным названием с 1924 по 1940 в Ленинграде издавался другой журнал.

Зоологический журнал.— Издается ежемесячно (прежде имел другую периодичность) с 1916 г. в Москве Академией наук СССР. Содержит много статей по различным разделам энтомологии.

Журнал общей биологии. Издается в Москве Академией наук СССР по 6 выпусков в год. Содержит статьи и по общим проблемам энтомологии.

Медицинская паразитология и паразитарные болезни.— Журнал Министерства здравоохранения СССР, издается в Москве с 1923 г., в настоящее время по 6 выпусков в год. Публикует статьи и по медицинской энтомологии.

Определители по фауне СССР.— Издаются Зоологическим институтом АН СССР с 1927 г. Многие выпуски (около 50) посвящены различным семействам, отрядам и другим группам насекомых; большинство этих выпусков приведено выше в списке литературы по систематике и классификации.

Реферативный журнал «Биология». —Издается в Москве Институтом научной информации АН СССР с 1954 г. Публикует рефераты мировой литературы по всем отраслям энтомологии: до 1962 г. включительно — в разделе «Насекомые», с 1963 г.— в разделе «Энтомология», который выпускается и отдельно по 12 выпусков в год (в 1963—1965 гг. по 24 выпуска в год). Медицинская и ветеринарная энтомология реферируется в других разделах.

Труды Всесоюзного института защиты растений.— Издаются как тематические сборники с 1948 г., в которых публикуются статьи по сельскохозяйственной энтомологии и другим проблемам защиты растений. С 1930 г. этот же Институт издавал Труды по защите растений (закончились в 1936 г.).

Труды Всесоюзного энтомологического общества. — Издаются с 1861 г. (прежде под названиями «Труды Русского энтомологического общества» и «Horae Societatis Entomologicae Rossicae») в Ленинграде в виде сборников (опубликовано к 1970 г. 53 тома). В сборниках публикуются теоретические статьи по всем разделам общей и прикладной энтомологии.

Фауна СССР.— Издается Зоологическим институтом АН СССР с 1935 г. Многие выпуски (свыше 50) посвящены различным группам насекомых; все эти выпуски приведены выше в списке литературы по систематике и классификации.

Чтения памяти Н. А. Холодковского. — Небольшие сборники, издающиеся Всесоюзным энтомологическим обществом с 1951 г. в Ленинграде и содержащие доклады по энтомологии, паразитологии и другим разделам биологии, заслушанные на ежегодных чтениях.

Энтомологическое обозрение. — Журнал Всесоюзного энтомологического общества, издающийся с 1901 г. (прежде под названием «Русское энтомологическое обозрение») в Ленинграде. Публикует статьи, обзоры и рефераты по всем разделам общей и прикладной энтомологии.

Annual Review of Entomology. Ежегодные обзоры по важнейшим проблемам энтомологии, издающиеся с 1956 г. в США.

Review of Applied Entomology. Реферативный журнал по прикладной энтомологии, издающийся с 1914 г. в Лондоне в двух сериях — Series A: Agricultural (содержит рефераты по сельскохозяйственной энтомологии); Series B: Medical and Veterinary (рефераты по медицинской и ветеринарной энтомологии).

Zoological Record, part Insecta.— Издающиеся в Лондоне с 1864 г. ежегодные обзоры мировой литературы по всем разделам общей энтомологии; даются исчерпывающие перечни опубликованных работ по систематике и фаунистике, приводятся списки всех описанных за год новых видов, родов и представителей других таксонов.

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ, ИМЕН И ТЕРМИНОВ

Абдомен 42
аберрация 173
абиотические факторы **327***, 331—350
автогеморрагия 68
агробиоценоз или агроценоз **413—414**, 429, 430
адалия двухточечная 248
аденозинтрифосфат 55
акклиматизация энтомофагов 388
акрон 18, 26
акротрофический тип 115
аксиллярные пластинки 35, 37
аксиллярные склериты 28
аксоны 86
актомизин 55
алейродиды 130, 132, 217, **221—222**
американская белая бабочка 289
аминоны 82
аммофила 302
амнион 122
амфибии 386
амфитокия 141—142
аналис, жилка 36
анальная пластинка 44
анальное отверстие 44
анальные жилки **36**, 41
анаморфоз **131—132**, 178—179
анатомия 6, 16, **49**
андроконии 270
антеклипеус 20
антенны 20
антофилия 303, **370**
антропические факторы 327, **389—390**
аорта **66**, 91
апантелес 298
аподемы 53
аподные личинки 129
аполлон 281

аппозиционное зрение 101
аргининфосфорная кислота 56
ареал 390, **398**
ариста 306—307
аролий 33
ароморфоз 42, **47**, 90, 175
арренотокия 141—142
асолькусы 299
ассоциативные нейроны 87—88
Астауров 143
атбасарка 204, **206**
атриум 70
аттрактанты **83**, 97, 99, 145
аутэкология 326
афелинус **298**, 388
афферентные нервы 92
ашерсония 378, 388

Бабочки 24—25, 35, 40, 53—54, 57, **80**, 83, 96, 98—99, 103, 107, 119—120, 125, 128, 135, 145, 149, 178, **269—289**, 417
бабочницы 314
базальная перепонка 50, 52
базалярная пластинка 39
бактериозы 378
Бахметьева кривая 332
бахромчатокрылые 235
бедро 32—34
Бей-Биенко 407, 412—413
Беккер 11, 32
Беклемишев 11, 315
белокрылка кленовая 221
белокрылка тепличная 222
белокрылка цитрусовая **222**, 388
белокрылки 221
белянка капустная 98, 136, 148, 154, 156—157, 271, **281**, 367, 378, 380, 399, 404
— репная 154, 157, **281**, 367
белянки 119, **281**
бентонические виды 353

* Полужирным выделены страницы основного текста.

Берлезе 122, 139
бессяжковые 13, 20, 26, 43, 131—132, 176—177, **179**
Бианки 10
бивольтинные виды 148
бимоторные 42
биогеоценоз **405**, 429
биоклимограмма **345**, 404
биокосная среда 351
биологическая борьба 377, **387—389**
биологическая продуктивность 409
биология 6, **117**
биомасса 409
биономия 118
биострома 406, 430
биосфера 325, 406, 430
биотические факторы 327, **365—389**, 423
биотический потенциал 421—422
биотоп 391, **405—406**
биотрофные организмы 406
биоценоз 330, 389, 391, **405—406**, 411
биоценология 327, **405—420**
бисексуальное размножение 140
бластодерма 120—121
бластокинез 121
блестянки 247
блоха-алакурт 306
блоха крысиная 304—305
блоха собачья 304
блоха человеческая 305
блохи 25, 56, 80, 134, 178, 236, **303—306**
блошки земляные 40, 144, 149, 155, 240, **253**, 356, 417
блошки огородные 98, **253**, 367
Богданов-Катьков 11
богомол обыкновенный 192
богомоловые, богомолы 30, 33, 115, 120, 146, 177, 191, 366, 383
Боденхеймер 13, 423
божьи коровки 64, 173, 240—241, **248**, 366, 368, 369, 383
Болдырев 11, 113
болезни бактериальные 378
— вирусные 379
— грибные 377
— протозойные 380
большекрылые 178, **262—263**, 351, 354
бомбардиры 82, **242**
боярышница 154—155, 281, 283, 376, 426
бражник сосновый 286—287
бражники 40, 270, **284**, 348
браконииды **297**, 366
Брандт 8, 9, 90
Брауэр, **175**
бродяжки 227
бронзовки 375
брюшко 16, 19, **42—46**
булавоусые **281**, 347
Вагнер 143, 317
валентность экологическая 329
Введенский 92
Вебер 12
веерники 259
веерокрылые 134, 143, 178, **257—259**
верблюдки 178, 262
Вернадский 325, 351, 422
вертлуг 32—33
вертлужок 291
вертячки 74
веснянки 75, 125, 162, 177, **194**, 351—352, 354
вибриссы 321
Вигглсворт 12, 72
вид 169—175
Викторов 423
вислокрылка 261, 263
висцеральный синус 57
вителлярий 113
вкус 98
власокрылые 266
внекишечное пищеварение 64
вода интермицеллярная 334
— свободная 333
— связанная 333
водно-почвенные факторы 327
водолюбы 74, 351, 381
водомерка морская 232
водомерки 231—232
— ложные 232
возбуждение 91—92
возвратный нерв 23, **91**
воздушные мешки 69, **70**
возрасты личинок 125
волнянки 144, 270, **288**
волосатики 381
вошь головная 216
— книжная 213
— лобковая 216
вошь платяная 216
— свиная 216
втягиватель 308—309
вши 25, 80, 115, 132, 177, 212, **215—216**
выделительная система 79—86
Галеа 22
галлица осиновая 317
галлицы 142—143, **316—317**, 372, 376
— ивовые 317

галлообразователи 275, 294, 299
галлы **300**, **317**, 372, 376
галофилы 359
гамбузия 386
гамогенетическое размножение 140
ганглии 88
Гандлирш 10, 175
Гаузе принцип 391
гаустеллум 307—308
гельминтозы 381
гельминты 381—382
гемеробии 261
гемимериды 132, 141, 177, **206—207**
гемиптероидные 121—122, 132, 176—177, 185, **211—212**
гемиметаморфоз **124**, 132, 138—139
гемоглобин 67
гемолимфа 67—68
гемоциты 58, 67
генерация 148
гениталии 43—44, **46**, 113
генитальная пластинка 43—44
генитальные сегменты 44
геобионты **355**, 362
геоксены 355
геомерида 406
геотаксис 106
геофилы 328, **355**
гермарий 113
Гете 15
гетерогония **142—143**, 149
гиатус 171
гигротаксис 106
гигрофилы 328, **340**
гидро-эдафические факторы 327, **350—365**
Гиляров 139, 145, 147, 355, 360, 364, 396
гименоптероидные 237
гипандрий 44, 189
гипербола развития 335, 337
гиперметаморфоз **130**, 132, 249, 258, 319
гиперморфоз **130**, 132, 212
гипогнатическая голова 27
гиподерма 50, **52**
гипоморфоз **130**, 132
гипопигий 310
гипофаринкс 22, 307
гистогенез 135—137
гистолиз 135—136
гладыш обыкновенный 232
гладыши 231, **232**, 351
глаза 19, 24, **100—104**
глазки 19, 24, **103—104**
гликоген 58
глоссы 22
глотка 22, **59**
гнатоцефалон **26**, 90
гниды 215
гнилец пчел 379
гнус **312**, 315
годичный цикл 149—150
голень 32—34
голова 16, **19**
головной мозг 88—89
головотрубка 254
голометаморфоз **124**, 132, 138—139
гомеостаз 411
гомеостатические механизмы 429—430
гонады 112—113
гонотрофический цикл **116**, 312
гормоны 67, **82—86**
градации 421
гранулез 380
грибовидные тела 89
Григорьева 355
грилloблаттиды 132, 177, **196**
грифельки 45
грудка 30
грудь 16, 19, **29—32**
губа верхняя 19, 22, 25, 91
— нижняя **22**, 24—25
Губин 109
губные щупики **22**, 24—25
гуморальная регуляция 68
гуморальный иммунитет 68
гусеницеобразные личинки **128**, 263
гусеницы 129, 265, 269, 273

Данилевский 11, 156
двигательные нейроны 87—88
— нервы 92
двукрылость 176
двукрылые 25, 31, 33, 35, 42, 46, 71, 75, 80, 85, 103, 115, 128, 132, 134, 147, 176, 178, 259, 263, 306—324
двупорые 273
двухвостки 45, 81, 128, 132, 134, 145, 176—177, 179, **182**
дейтоцеребрум 84, **88—89**
дендриты 86
денс 181
детритные цепи 409
детритофаги 409
Джонстонов орган 41, **95**
диапауза 84, 124, 149—150, **151—160**
диафрагма 57, 66
дивергенция 47
диморфизм половой 21, **110—112**, 116
динамика популяций 420—429

диплуры 177, 182
диптеризация 42, 176
длиннодневные виды 156
длинноусые (прямокрылые) 200
длинноусые (двукрылые) 307, 313
дневные бабочки 269, 281
Догеля принцип 47, 176
долгоножка льняная 314
— рисовая 314
долгоножки 144, 310, 313—314, 363
долгоносик амбарный 255, 335, 341, 376
— желудевый 255, 374—375
— свекловичный 144, 149, 154—155, 255, 358, 367, 428—429
долгоносики 129, 142, 147, 238, 240—241, 251, 254—255, 417
— клубеньковые (гороховые) 144, 255, 340, 375
— клеверные 255, 340, 375
долгоносиковые 251
Долло принцип 46—47
доминанты 407
дополнительное питание 143—144
Дорна принцип 47
древнекрылые 41, 45, 121—122, 175, 185
древоточец ивовый (пахучий) 274, 279, 280
древоточцы 279, 412
дрейф воздушный 350
древосек реликтовый 251
дровосеки 251
дрозофила 321
дыхальца 58, 69—72
дыхальцевый индекс 338
дыхание 71—73
дыхательная система 68—74
дыхательный коэффициент 73

Ежемухи 323
Ежиков 139

Жаба-ага 386
жабры 70, 74—75, 128
жалоносные 295
жгутик 21
жевательные лопасти 22, 24
железы 53
— пахучие 231
желтуха 379
желудок 62
жесткокрылые 115, 238—257
живорождение 140, 311
жигалка осенняя 100, 309, 322
жизненные формы 353
жизненный цикл 118, 148—150
жилки 35
жилкование 36
жировое тело 58—59, 81, 144
жужелица хлебная 242, 390, 428—429
жужелицы 27, 64, 82, 129, 239—240, 241, 357, 366, 383
жужжала 318—319
жужжальца 40, 258, 310
жук-голиаф 244
жук колорадский (картофельный) 154, 156—158, 252, 253, 356, 367, 428
жук-кузька 148, 244
жук-могильщик 129, 243
жук-носорог 111—112, 244
жук-олень 111, 163, 244, 396
жуки 27, 31, 33, 35, 46, 71, 80, 82, 90, 107, 115, 127—129, 130—135, 140, 142, 147—149, 178, 238—257, 383. 412
жуки-нарывники 68, 173, 249
жуки хлебные 243, 358—359, 375, 390
журчалки 307, 318, 320, 383
журчалки луковые 320

Заболонник березовый 257
— яблонный 257
Завадский 170
заднегрудь 30
заднемоторные 42
зазатылок 19
зазатылочный шов 20
зародыш 121—124
зародышевая полоса 121
заспинка 30, 32, 35
затылок 19
затылочный шов 20
Захваткин 11, 117, 139
зацепка 180—181, 272, 277
защеки 19
звонцы 67, 316
зеленоглазка 321
зерновка гороховая 252, 254, 367
— китайская 254, 420
— фасолевая 254, 368
зерновки 238, 251, 253—254, 376
златка узкотелая 245—246
златки 129, 246, 375
златогузка 154—155, 157, 288, 340, 376, 378
зоб 59
золотоглазка 34, 120, 260, 261, 369
золотоглазки 360—361
зоофаги 366
зораптеры 13, 177, 210—211
зрение 100

зубатые моли 133, 270, **275**

Изофия 201
изофия кубанская 202
имагинальные зачатки 137
имаго 124, **134—135**
имагообразные личинки **124**, 127
Иммс 12
иммунитет 68
инквилины 299
инкреты 83
инкреция 84
инстинкты 107—108
интегрированная борьба 389, 419
интима 59, 62, 69
инфракласс 169
ицерия **229**, 388

Казарка **255**, 412
камподеа 183
камподеиды 183
камподеовидные личинки **128**, 129, 241
кантаридин 68, 249
кантароидное жилкование 239
кантароидные 244
капустница 281
карабоидное жилкование **239**, 241
карабусы 242
карантин растений 419
карбогидразы 63
кардиальные тела 23, 84, **85**, 91, 137
кардиальный клапан 62
кардо 22
карпофаги 275, **372**
касты **162**, 193
Кеппен 8
кермес северный 228
кермесы 229
кинезы 105
Кипенварлиц 414
Киршенблат 82
Кирьянова 415
кишечный канал 59, 62
кишка задняя 59, **62**
— передняя **58**, 91
— средняя 58—60, **62**
клавус 230
класс 169
классификация 175
клещи 248, 261, 385
климатические факторы 398
климограмма 344—345
клина 171
клинальная изменчивость 171
клипеус 19
клоп грушевый 233—234
— люцерновый 233—234
— постельный 231—233
— свекловичный 234
клоп-солдатик 234
клоп сосновый подкорный 163, **234**
клопы 25, 34—35, 80, 81, 107, 115, 119—120, 125—126, 130, 138, 141, 143, 147, 162, 178, 212, **229—235**, 258, 383, 407, 411
— крестоцветные 135, 173, **234**
клопы-паразиты 231—233
клопы-черепашки 65, 83, 144, 148, 154—155, **234**, 340, 375—376, 390
кобылка египетская 97
— сибирская **206**, 399
— темнокрылая 205—206
Ковалевский 8, 81
коготки 33
кожа 50
Кожанчиков 335, 343
кожеед ветчинный 247
кожееды 241, **247**
кожистокрылые 177, **207—210**
коккобацилл 379
кокон 133
коконопряды 144, 270, 284
кокса **32**, 34
коксоподит 34
коксостернит 45
кокциды 27, 53, 130, 132, 140, 142, 212, 217, **226—229**, 248, 261, 298, 383
кокцинеллиды 248
колено 33
колеоптероидные 178, 237, 238
колеоринхи 218
колоколовидные сенсиллы 94
кольцевая железа 85
кольчатощупиковые 267—269
комар малярийный 65, 144, 154, 157, 311, **314**, 315, 339, 386
комарик просяной 317
комары 25, 40, 95, 99, 116, 307—309, **314—315**, 354, 382, 386, 416
комиссуры 88
конвергенция 25, 47
коннективы 88, 91
консорция 410
константа термальная 335—336
консументы 406
копролиты 361—362
копрофаги **366**, 383
копрофагия 366
копулятивный орган 44, **46**, 112, 147

корнум 230
коровка бахчевая 248
— картофельная 248
— семиточечная 247—248
коровки божьи 248
короед вершинный 256—257
— лесной садовник 396
— сосновый 256—257
короед-типограф **257**, 382
короеды 251, **256—257**, 366, 373, 417, 419
коромысла 187—188
короткокрылые жуки 239, **243**
короткоусые, двукрылые 307, 313, **317**
короткоусые, прямокрылые 200, **204**
коста, жилка 36
костализация 40
костальная жилка 36
кошениль польская 228
кравчик обыкновенный 244
кравчики **244**, 357, 376, 406
крапивница 281
красноклопы 234
красотелы 242
крестовичка малая 204
криофилы 328
криптонефрия 80
крипты 62
кровеносная система 65
кровообращение 66
кровососка конская 322, **324**
кровососки 140—141, **324**
кровь 67—68
Крога теория 72
круглошовные 311, 313, 318, **320**
кружевницы 231, **234**
крылатые (подкласс) 175—177, **185**
крылья 19, 34—**42**
ксерофилы 328, **340**
ксилофаги 275, **372**
ктыри 308, 312, 318, **319**, 366, 383
кубитальная жилка 36
кубитус, жилка 36
кубышка 120, 204
Кузнецов 10
кузнечик зеленый 201—202
— серый **201**, 396
кузнечики, кузнечиковые 21, 33, 40, 45—46, 95, 108, 120, 142, 149, 199, **200—201**, 366, 370—371, 383, 397
куклорождение 141
куколка 124, **132—134**
кукухо 246
Кулагин 11
кунеус 230
Курдюмов 9
куропатка серая 386
кутикула 16, **50—52**

Лабеллум 307—308
лабиальные железы 81
лабио-максиллярный комплекс 290
лабиум 22
лапка 32—33
латеральные глазки 104
лациния **22**, 270
ледничник 265—266
Ленин 5
лжектыри 362
лжекузнечиковые 200—201
лжекузнечик оранжерейный 201
лимнофилы 352
Линней 8, 167
линочный гормон 85
линька 84, **125**, 127
липазы 63
листоблошки 40, 119, 217, 220, 248
листовертка гроздевая 279
— дубовая 154, **279**, 376
— розанная 396
листовертки 279
листоверты 275
листоед ивовый 172
— тополевый 252—253
листоедовые 251
листоеды 119—120, 240—241, **251**, 365, 373—374, 411
листотелы 198
личинка 124, **125—129**
лоб 19, 21, 24
лобный узел 23, 91
Лозина-Лозинский 332
ложная плацента 141
ложногусеницы 128, **294**, 296
ложнокуколка 130
ложнопроволочники **249**, 357, 363, 376
ложнохоботные 215
ложнощитовка мягкая 229
ложнощитовки **227**, 229
ложный кокон 134
Ломоносов 5
львинки 319
лютка 188

Мазариды 370
майковые **249**, 259
максиллы 22
Мальпиги 7, 79
мальпигиевы сосуды 58—59, **79—81**

мандибулы 7, **22**
мандибулярные 7
мантиспа обыкновенная 262
мантиспы 261—262
манубрий 181
Мартынов 10, 41, 175, 269
Маршаль 143
махаон 281
махилиды 45
махилис 183
медведка 33, 66, 80, 162, 199, **203**, 362, **375**
медведки 203
медведица-кайя 288
медведицы 288
медвяная роса 218, 340
медиа, жилка 36
медиатор 92
медиальная жилка 36
медляк-вещатель 249
медляк песчаный 250—251
— широкогрудый 249—250
медяница грушевая 220
— яблонная **220**, 378
медяницы 27, 120, **220**, 383
мезодерма 121—123
мезофилы 340
мекоптероидные 132, 178, 237, 259, **263**
мекоптеры 263
меланины 53
менопон куриный 215
мермитиды 382
мероистический тип 115
мертвая голова (бражник) 285
мертвоед древесный 242—243
— матовый 243
мертвоеды **243**, 366
местообитание 390—396
метаболизм 63
метамерность 16
метаморфоз 118, **124—134**
механическое чувство 93
механорецепторы 41, **93**
Мечников 8, 387
миазы 323
миграции вертикальные 339, 358, **361**
микозы 377
микробиологическая борьба 387
микроклимат 346
микроорганизмы патогенные 377
микропиле 118—119
микроспоридии 380
мимариды 298
минеры 275
мицетомы 59
многозародышевое размножение 143
многоножки 6, **29**, 134
многоцветница **281**, 282
многоядные 366
могильщики 243
модифицирующие факторы 423
мозговой гормон **84**, 137
мокрецы 40, **316**, 354, 370, 383, 416
молеподобные 278
моли 272, **278**
— выемчатокрылые 279
— горностаевые 277—278
молочная кислота 56
моль амбарная **278**, 376
— капустная **278**, 335
— картофельная **279**, 420
— мальвовая 172, **279**
— мебельная 278
— платяная 278
— хлопковая **279**, 420
— черемуховая 278
— яблонная **278**, 339, 376, 426
монашенка 288
моновольтинные виды 148
монофаги 366
Мончадский 315, 328
Мордвилко 10, 222
морула 121
морфа 171—172
морфо-экологические типы 353
морфология 6, **15**
москиты 314—315
мотылек луговой 144, 147, 157, **280**, 339, 341, 344, 348, 350, 422
мотылек стеблевой 151, 157, 278, **280**, 419, 401—402
мотыли 316
мочевая кислота **59**, 67
мошки 99, 308, 314, **315**, 354, 383, 386, 416
мукоед рыжий **248**, 339
мукро 181
муравей аргентинский 301
— дерновый 301
муравей-древожил 301
муравей-древоточец 301
муравей Насонова 407, 413
— рыжий 300
муравьеды 386
муравьи 31, 44, 103, 109, 128, 135, 162, 218, 262, 290, 292—293, 295, 297, **300—301**, 383, 386, 415
муравьиные львы 80, 260, **262**, 357
мускардинные болезни 378
муха вишневая 320

муха вольфартова 323
— гессенская 158, 160, 312, 317, 341, 375, 390, 417, 426
— домовая 322
— дынная 321
— капустная 119, 154, 322, 375
— комнатная 25, 43, 106, 310, 322, 333, 335, 426
— луковая 322
— маслинная 321
— морковная 321
— средиземноморская 321
— шведская 312, **321**, 335, 375
мухи 25, 40, 56—57, 89—90, 97—99, 106, 119, 125, 129, 134—135, **306—324**
— злаковые 320—321
— куклородные 324
— минирующие 321
— мясные 306, 309, **323**, 383
— настоящие 310, **321—322**
— падальные 323, 366
— плодовые 321
— свекловичные 154, 322, 373
— цветочные 312, 320, 322, 370
мушка шпанская 249
мышечный желудок 58—61
мышцы 38—39, 54—**56**, 66
мягкотелки 239, 246

Навозники 243—**244**, 366, 381
надглоточный узел 23, 84, **88—89**
надкрылья 35, 42
надотряд 169
надсемейство 169
наездники 31, 44, 70, 125, 128, 290, 293—294, **297**, 366, 383
— водные 351
наличник 19, 91
нарывник четырехточечный 250
нарывники 68, 131, 240, **249**, 366, 383
насекомоядные 386
— птицы 386
наяды 128
нейро-гуморальная регуляция 152, 156, 160
нейроны 86
нейроптероидные 132, 178, 237, **259**
нейросекреторные клетки **84**, 137
некрофаги 366, 409
некрофагия 366
нектонные виды 353
нематоды 381—382
неорганические факторы 327
неотении 85
нерест 140
нерестовый период 91
нервное превращение 124—126, 128—129, 165
неразнокрылые 188
нервная система 85—92
— цепочка 88, 90
нервы 87, 91—92
нефроциты 81
низшие 177—178
нимфалиды 270, **281**
нимфы **127—128**, 130
нитещупиковые 195
нитчатки 382
новокрылые 41, **175**
ноги 32—34
ногохвостки 176—177, **180—182**
нозематоз 380
носорог пальмовый 244
нотум 30

Обоеполое размножение 140
обоняние 97—98
обратная связь 424, 429
овариолы 113
овечий рунец 324
овод бычий 324
— лошадиный 321
— овечий 324
— олений 324
— белоголовый 324
овода 140, 144, 324, 366
— желудочные 321
— кожные 324
— носоглоточные 324
огневка вощинная 275, 280
огневки 277, **279—280**
ограниченнокрылые 367
одиночная фаза 164—165
однопорые 273
одонатоидные 177, 185, **187**
Одум 325
окологлоточное кольцо 88
окраска 53—54
олигомеризация **18**, 43—44, 47, 90, 176, 212
олигоподная стадия 122—123, 139
олигоподные личинки 129
олигофаги 366
омматидии 100—102
онтогенез 118
оотека 120
опистогнатическая голова 27
оплодотворение 145—147

опылители 369—371
органические факторы 327
органы чувств 93—104
орехотворка розанная 299—300
— шаровидная 300
орехотворки 142, 294—295, **299**, 371, 374, 376
ортоптероидные 13, 22, 121, 132, 175, 177, **189**
основной членик 22—23
особообразные 301
осы 31, 44, 108, 125, 128, 162, 270, 290, 292—295, 297, **301—302**
осы веспоидные 301
— складчатокрылые 99, **301**
— сфекоидные 302
— цветочные 302
осязательные рецепторы 93
отдел 169
открытые куколки 133
отряд 169

Павлиноглазки 270, **283**
Павлов 49, 105, 109—110
Павловский 11, 12
падевый мед 218
Паллас 8
палочник индийский 107, **198**
палочники 119, 130, 138, 142, 177, **197**
панонистические трубки 115
панорпоидный комплекс 265
пантофаги 367
параглоссы 22
паразитизм 366
паразитические 295
паразиты 329, 366, **383—385**
парамеры 46
парапрокты 43—44
парапсидальный шов 35
парацерк 184
партеногенез 140—142
парусники 281
патология насекомых 377
паукообразные 385
пеброина 380
педицелл 21
педогенез 140, **143**, 317
пенис 46
пенницы 219
первичнобескрылые 13, 29, 33, 45, 53, 73, 80, 138—139, 175, 177, **178**, 355, 414
передача жизни, скорость 422
переднегрудка 30
переднегрудные железы **85**, 137
переднегрудь 30—31
переднемоторные 42
переднеспинка **30**
перекрестномышечные 187
переохлаждение 331
перепоночка 230
перепончатокрылые 26, 31, 33, 35, 40, 43—46, 80, 82, 115, 119, 122, 128, 134, 142, 147, 178, **237**, 258—259, 263, **289—303**, 412
перикардиальные клетки 57, **81**
перикардиальный синус 57
перинейральный синус 57
перитрема 70
перитрофическая оболочка 62
периферическая нервная система 90
перокрылки 238, **243**
пестрокрылки **320**, 411
пещерник 201
пигидий 238
пилильщик крыжовниковый 296
— сосновый 296
пилильщики 34, 44, 125, 128, 142, 290—294, **295**, 373—374, 417
— стеблевые 296
— хлебные 147, **296**
пилорический клапан **62**
пищеварение 63—65
пищеварительная система 59—65
пищевая специализация 365—369
пищевод 23, **59**
пищевой фактор 404
пищевые связи 368
плавунец окаймленный 242
плавунцы 33, 74, 80, 111—112, 128, **242**, 351, 354
пластинокрыл 201—202
пластинчатоусые 90, 238, **243—244**, 355—356
пластичность экологическая 329
плейральный гребень 28, **31**
— столбик 28
— шов 31
плейриты **29—32**, 34
плодовитость 147
плодожорка восточная 156—157, 279
— гороховая **279**, 375
— яблонная 148, 153, 157, **279**, 298, 340, 342—343, 376, 378, 419, 412
плодожорки 275, 279, 412
плоскотелка суринамская 247—248
плоскотелки 248
Плотников 9
плотоядные 240—241

площица 216
побеговьюны 278, 279, 374—375
поведение 105, 110
подбородок 22—23
подвид 169, 171, 174
подглоточник 22, 25, 307—308
подглоточный узел 23, 84, 88, 90
поденки 41, 45—46, 74—75, 125, 128, 132, 134—135, 138, 144, 147, 177, 185—186, 351—352, 354
подкласс 169
подколенный орган 96
подотряд 169
подподбородок 22—23
подрод 169
подсемейство 169
подуры 81, 132, 134, 145, 175, 177, 180
подушечки 33
поколение 148
покрытые куколки 134
поливольтинные виды 148
полиморфизм 161—165
полиподная стадия 122—123, 139
полиподные личинки 129
политрофические трубочки 115
полифаги 366
полиэдроз 379
полиэдры 377, 379
полиэмбриония 140, 143, 298
полное превращение 124—126, 129
половая система 110—116
полужесткокрылые 25, 35, 213, 229—235
полунадкрылья 35, 230
полуэлитры 36
поля, на крыльях 36
популяционная динамика 330, 420—429
популяция 171, 172—173
порог развития 334
Порчинский 9
Поспелов 9, 11, 379
постантеннальный орган 180
постгенитальные сегменты 44
постклипеус 20
постментум 22
постнотум 32
постэмбриональное развитие 118
превращение 118, 124—126
прегенитальные сегменты 44, 178
предкуколка 132, 136, 140
предлапка 33
предротовая полость 22
предтазик 32, 34
предщит 30, 32, 35
прементум 22
преоральная полость 22
прескутум 32
престомальные зубцы 309
претарсус 33
прилежащие тела 23, 84—85, 90, 137
присоска 33, 303
прямокрылые 22, 25, 31, 33, 35, 40, 44, 45—46, 67, 80, 90, 113, 115, 125, 175, 177, 198—208, 258
прямомышечные 187
прямошовные 311, 313, 368
псаммобионты 357
псевдотрахеи 308
псевдоэргаты 193
псилиды 321
псиллиды 220
птеростигма 34, 36, 40
птероторакс 30, 32, 34
пульвиллы 33
пупарий 134, 221, 311, 313
пухоед бычий 215
— кошачий 214
— собачий 214
пухоеды 132, 177, 212, 214, 366
пчела медоносная 71, 77—78, 80, 97, 109, 147, 294—295, 303, 377, 380
пчелиные, пчелы 23, 31, 44, 53, 56, 71, 97—99, 109, 125, 128, 162, 218, 249,

259, 270, 292—293, 295, 297. 303, 320, 369—370
пчелиный волк 302
пчелы-кукушки 303
пыльцеед дагестанский 250, **251**
пыльцееды **251**, 363
пяденица зимняя 160, **286**, 287, 411
— сосновая 274, **286**
пяденицы 273, **286**

Рабдом **101**, 104
равнокрылые 25, 27, 40, 115, 132, 177, 212—213, **216—229**
— бабочки 276
— стрекозы 188
радиальная жилка 36
радиальный сектор 36
радиус 36
радужницы 351
размножение 110, 140
разнокрылые 276
разноусые 244
разноядные 240—241, **243**
ракообразные 7
раса географическая 171
растительноядные жуки 251
реактивация 158
регулирующие факторы 423
редуценты 406
ректальные жабры 75
ректум 75
Реомюр 8
реофилы 352
репелленты 82, 99
репница, репная белянка 281, 404
рефлексы 92
— безусловные **105**, 110
— условные 105, **109**, 110
рефлекторная дуга 87, **92**
рецепторы **87—88**, 92
ризофаги 372
Римский-Корсаков 11
ринхиты 255
рисса 297
рогачи 244
рогохвост большой 296—297
рогохвосты 44, 294—295, **296**
род 169
Родендорф 42, 212
Родендорфа-Шванвича принцип **42**, **176**
родолия **248**, 388
рострум 307—308
ротовые органы 19, **21**
рукоятка 21, 181
ручейник рисовый 269
ручейники 75, 80, 128, **147**, 178, 263, **266—269**, 351—354

Саливарий 23
саморегулирование 424
сапротрофные организмы 406
сапрофаги **359**, 366, 409
сапрофагия 359
саранча азиатская 171, 390
— бурая 160
— восточная 171
— итальянская 16, **206**, 377, 390, 392
— марокканская 78, **206**, 341, 345—346, 357, 401, 403—404
— перелетная 78, 100, 112, 114, 164, 171, **206**, 392, 397, 415
— пустынная 100, 135, **206**, 341, 349
— среднерусская 171, 416
— тропическая 171
саранчовые 21, 27, 33, 40, 56—57, 71, 78, 95, 100, 106, 115, 119—120, 127, 130, 135, 138, 144, 147—148, 154—155, 158, 199, 200, **204—205**, 355, 358, 361, 366, 373, 377—379, 381—382, 385—387, 415—417, 428—429
сатурния грушевая 283
Сахаров 333
Сваммердам 8
сверхпаразиты 384
сверчки, сверчковые 95, 108, 130, 162, 200—201, **203**
сверчки стеблевые 204, 371
сверчок домовой 203
— степной 203
светляк обыкновенный 246
светляки 246
светокомпасное движение 103
свободноусые 232—234
Северцов 42, 47
сегментация **16**, 18, 122
сегменты 16
сезонное развитие 149
секреты 82
секреторная система 79, 82
секреция 82
семеприемник 113—114
семейство 169
Семенов-Тян-Шанский 10
семенники 58, **112—113**
семяед акациевый 299
— миндальный 298
семяеды клеверные 255
семяизвергательный канал 112—113

семяпроводы 58, **112—113**
сеноеды 27, 115, 130, 177, **212—213**
сенсиллы **93**—95, 97
сенсорные нейроны 87
септицемия 378
сердце **66**, 91
сероза 122
сетчатка 101
сетчатокрылые 35, 40, 64, 75, 115, 120, 128, 133, 146, 175, 178, 259—**262**, 383
Сеченов 92, 325
сигнальные вещества 98, 367
сидячебрюхие 291—292, **295**
Сильвестри 13
симферобий 261
симбионты 59, 64, 118
симпатическая нервная система 91
синантропы 322
синапсы 88
синузия 410
систематика 6, **167**
систематические категории 168
скакуны 242
скапус 21
скарабей священный 243
скарабеоидные 243
скарабеоидные личинки 129
скворец розовый 386
скелет **16**, 50
склерит 29—30
сколии 301
сколопидии 94
сколопофоры 94—96
сколопс 94
скорость развития 334
скорпион водяной 232
скорпионница 264—266
скорпионовы мухи 128, 147, 178, 259, **263—266**
скрытноусые 232
скрытые куколки **134**, 311
скутеллум 32
скутум 32
слепни 99, 116, 308, **318—319**, 383
слепняк клещевой 234
слепняки 231, **234**
слитнобрюхие 146, **182**
слоник вишневый **255**, 412
слоники 254
слуховой гребень 96
слюнные железы 58
смена местообитаний, стаций 391—398
— функций 47
— ярусов 396
сминтур зеленый 181, **182**, 407, 413
— овощной 182
Снодграсс 12, 15, 32
совка-гамма 288
совка капустная 154, 157, **286**, 351, 356, 389, 390
— луговая **288**, 416
— озимая 144, 147, 157, **286**, 333, 335, 341, 343—344, 358, 368, 380, 392, 399, 404, 428
— сосновая 126, 274, **288**
— хлопковая 147, 154, 159, **288**, 375, 426
совки 119—120, 270, 273, **286**, 288, 347
— земляные 286
— зерновые **286**, 375, 413
— подгрызающие 275, **286**, 365, 375
совкообразные 286
совокупительная сумка 115
сопротивление среды 422
сосальце 308—309
сосальщики 383
сперматека 115
сперматогонии 113
сперматофоры **113**, 145—147
спинка 28, 30
спинной сосуд 65
споровики 380
срединная жилка 36
среднегрудь 30
стадии личиночные 125
стадная фаза 164—165
стафилиноидное жилкование **239**, 243
стафилиноидные 243
стафилины 238, 241, **243**, 366, 383
стациальная верность 391
стация 390—391
стволик **22**, 23
створкодержатели 43
стебельчатые 291—295, 296
стеклянница смородинная 279
— тополевая 278—279
стеклянницы 270, **279**, 340, 412
стеммы 104
стенобионтность 329
стернит **29**—30, 32, 43—44
стернохринхи 218
стернум 30
стигмы **70**
стипес 22
столбик 32, **37**
стрекоза пятнистая 188
стрекозы 35, 40—41, 57, 75, 80, 128, 132, 135, 141, 177, **187—188**, 351—352, 354, 366, 383

Стрельников 76—78
субкокса 32, 34
субкоксальная теория 32
субкоста, жилка 36
субкостальная жилка 36
Сукачев 405
сукцессия 411
суперпозиционное зрение 102
сфекоидные осы 108, 302
сяжки 20

Тазик 32—34
таксисы 105—106
таксономия 168
таксоны 168
тактильные рецепторы 93
танатоз 107
таракан лапландский 190—191
— реликтовый 190—191
— рыжий 190, 335
— степной 407, 413
— туркестанский 190
— черный 17, 21, 190
тараканы, таракановые 21, 27, 35, 45, 64, 67, 90, 96, 115, 120, 130, 140, 142, 146, 177, 189, 381, 398—401
тарсус 33
тахины 70, 310, 313, 323, 366, 383, 389
тегулы 219
теленомусы 299
телергоны 82—83, 98
телитокия 141—142
телоподит 34, 45
телотрофические трубочки 115
тельсон 18, 43, 45
температура тела 75—78
темя 19
тенебриоидные 248
тенидии 69—70
Тенсли 405
тенторий 53
теплоотдача 75
теплопродукция 75
тергиты 29—30, 32, 43—44
термит вредный 193—194
— туркестанский 161, 194
термиты 64, 80, 109, 115, 135, 147, 162, 177, 192—194, 320, 361, 372, 386, 416
термобия домашняя 184
термогигрограмма 342—343
терморегуляция 77—78
термотаксис 106
термофилы 328
тетригидовые 142, 200, 206
тетрикс тонкоусый 205—206
тизануровые 177, 183
тизануры 177, 183
Тилльярд 265
тимпанальный орган 16, 95, 199
типы куколок 133
— личинок 127—129
— метаморфоза 124—125, 129—132
— яиц 119
Тихомиров 143
тли 25, 27, 53, 80, 140—141, 149—150, 217, 222—226, 248, 261, 298, 383, 411
тля капустная 224
— кровяная 172, 224, 298, 388, 419, 401
— персиковая 285
— хлопковая 225
— черемуховая 224
— яблонная 222, 224, 335
— ячменная 408, 414
толстоножка клеверная 298
— люцерновая 298
тонкопряд хмелевый 276
тонкопряды 276
тонкощупиковые 195
торибоны 83
торможение 91—92
точильщик мебельный 247
— хлебный 246—247
точильщики 246
трахеи 57—58, 69—72
трахейная система 69—70
трахейнодышащие 6
трахейные жабры 74—75
трахеолы 57, 69—73
триба 169
тривольтинные виды 148
тринарная номенклатура 171
тринотон 214—215
триперсты, триперстовые 200, 206, 207
трипс полосатый 235, 237
— пшеничный 237, 376, 390, 396, 413
— табачный 236, 237, 372
трипсы 25, 27, 119, 130, 132, 140, 147, 162, 178, 212, 235—237, 370, 372—373
тритоцеребрум 84, 88—89
триунгулин 249, 259
трихограмма 298, 388
трофаллаксис 162
трофические связи 365
— уровни 408
трубковерт березовый 108, 255
— ореховый 254—255
трубковерты 251, 255, 374, 376
трубкозубы 386

трубкохвостые 236—237
Тютчев 167

Уваров 12, 164, 345
углокрыльница 281
Уигглсуорс 12
улиткоеды 242
ураты 80
уромеры 42
усач дубовый 251
— подсолнечниковый 251
— сосновый 251—252
усачи **251**, 365, 373, 375, 417
усики 19, **20**, 24
уховертка обыкновенная 164, 208—209, **210**, 419
— огородная 164, **210**
— Федченко 210
уховертки 45, 46, 80, 162—163, **207—210**, 370
Ушатинская 160, 334

Фабр 8
фагостимуляторы 98
фагоциты 67—68
фазовая изменчивость 173
фаза одиночная 164—165
— скучивания 165
— стадная 164—165
факторы нереактивные 423
— реактивные 423
— среды 327
фаллус 46
фасеточные глаза 100
Федотов 83
фенологический календарь 150—151
фенология 150
ферменты пищеварения 62—65
феромоны 83
физиология 6, 16, 49
филлоксера виноградная **225**, 357, 367, 372, 376, 419
филлоксеры 225
филлофаги 372
фильтрационная камера 218
филяридиозы 382—383
фитофаги 365
фитофилы 328
Фишер-Вальдгейм 8
фолликулы 112—113
форма бескрылая 162
— длиннокрылая 162
— короткокрылая 162
— одиночная 164
— стадная **164**
формы внутривидовые **171**, 174
— сезонные 173
фосфаген 56
фотопериодизм **156—159**, 224
фототаксис 106
фрагмы **32**, 35, 39
фронто-клипеальный шов 20
Фукуда 158
фульгороиды 219

Хазегава 158
хальциды, хальцидовые 120, 294, 297, **298**, 366, 383, 388
хеморецепторы 97—98
хемотаксис 106
хермесовые 225
хермесы 226
хетоиды 52
хототаксия **53**, 273, 307
хеты 52
химическое чувство 97
хищнецы 231, **233**
хищники 366
хищничество 366
хоботок **23—25**, 217, 229, 270, 306—309
Холодковский 9, 12
холодостойкость 332—334
хордотональные органы 94—95
— сенсиллы 94—95
хорион 115, **118—119**, 123, 141
хризомелоидные 251
хрусталик **101**, 104
хрустальный конус 100—101
хрущ майский 129, 144, 148, 240, 243, 348, 358, 390, 392—394
— июньский **243**, 244, 348, 357, 374, 392, 394
хрущак малый 251
— мучной 100, **251**
хрущи 64, **243**, 301, 360, 363, 365, 375, 381, 411
— мраморные 357, 359

Цветоед рапсовый 247—248
— яблоневый 151, 254, **255**, 375, 412
цветоеды 247
цельнощупиковые 267—269
центральная нервная система 88—90
цепи питания 368
церки 45
це-це 141, 309, 322, **323**, 324, 417
цибарий 23
цикада 17-летняя 219

цикадка розанная 220
— темная 220
цикадки **220**, 371
— хлебные 220
цикадовые 25, 27, 217, **219—220**, 258, 411—412
цикады певчие 40 95—96, 145, 148, **219**
циксииды 220

Челюсти верхние 22, 24—25
— нижние 22, 24—25
челюстные, подтип 7
челюстные, бабочки 275—276
челюстные щупики 22
червеобразные личинки 128—129
червец австралийский желобчатый 228, **229**, 248, 388
— Комстока 229, 261
— лаковый 228
— манный 228
— цитрусовый 227, **229**
червецы 53, **226**
червецы гигантские 227—229
— лаковые 227
— мучнистые **226—227**, 229
черви круглые 381
— паразитические 381
— плоские 382
черепашка вредная **234**, 428—429
чернотелки 147, 239—241, **249**, 355—356, 358, 411
чешуекрылые 31, 115, 147, 259, 263, **269—289**
чешуйки 53—54
чешуйница 184
членистобрюхие 182
членистоногие 6
чувствительные нейроны 87
— нервы 92
Чэпман 422—423

Шаров 121, 132, 139
Шванвич 10, 42, 176, 187
Шевырев 9, 257
шейная мембрана 19
шелкопряд березовый 274
— дубовый 160, **283**
— ивовый 157
— кольчатый **284**, 285, 399, 411
— мадагаскарский 284
— непарный 120, 149, 288, 289, 349. 419
— сибирский **284**, 379—380
— сосновый **154**, **284**
— тутовый 127, 143, 154, 156—158, **281**, 284, 339, 377—379
шелкопряды **144**, **147**, **281**
шеллак 228
шершень 302
шира хлопчатника 225
шмелевидка 320
шмели 303
Шовен 12
шпанки 249
шпоры 33, 52
Штакельберг 315

Щеголев 11
щеки 19
щелкун полосатый 245—246
— широкий 246
щелкуны 100, 106, 148, 240, **244—245**, 355—356, 362, 411
щетинохвостки 45, 81, 132, 134, 138—139, 146, 177, **183—184**, 258, 359
щит 30, **32**, 35
щитники 119, 231, **234—235**
щитовка запятовидная 228, 385
— ивовая **228**, 385
— калифорнийская 228
щитовки **226—228**, 412
щиток 30, **32**, 35
щитоноски 253
щупики губные 19, 22, 24
— челюстные 19, **22**

Эврибионтность 329
эвригалинные виды 359
эдеагус 43, **46**, 113, 147
эйдология 174
эйдономия 6, **16**
экдизон **85**, 137
экзогормоны 83
экзокринные железы 82
экзокутикула 51
экологические факторы 147, 327—328
экологический стандарт 329
экология 6, **325**
— популяционная **326**, 420
— сообществ 327
экосистема **405**, 429—430
экотип 171—172
экскреторная система 79
экскреты 59, 79
экскреция 79
эктодерма 59, **121—123**
эктопаразиты 383, 385
элитры 35
эмбии 53, 177, **195**
эмбия средиземноморская 196

— туркестанская 196
эмболиум 230
эмбриональное развитие 118, **120—123**
эмподий 33, 310
эмпуза мушинния 377
— саранчовая 377
Энгельгардт 55
Энгельс 49
эндокринная система 79, **84—86**, 138
эндокринные железы 82—84, 86
эндокутикула 51—52
эндопаразиты 383
эндоскелет 31, **53**
эноциты 57, 67
энтогнатные 177—178
энтодерма 59, **121—123**
энтомобрия 181—182
энтомопатогенные микроорганизмы 381
энтомофаги 147, **383—385**, 387—389
эпагоны 83, 97
эпикраниальный шов **19**, 213
эпикутикула 50—51
эпимер 30—**31**
эпиморфоз 132
эпипрокт 43—44
эпистерн 30—**31**
эпителий 62
эруковидные личинки 128
эруптивная фаза 428
этология 105
эфемероидные 177, 185
эффект групповой **164**, 173
эффективная температура 334—337
эффекторы 87, 88, 92
эфферентные нервы 92

Ювенильный гормон 85—86, 137
югальная область 35, **41**
югальные жилки 36
югальный выступ 272, 276
юлодис 246

Язычок 24
язычки 22
яйцеводы 113—115
яйцевые трубки 113
яйцееды **298—299**, 384,
яйцеклад 16, 43—45, 46, 113, 115, 236
яйцо 118, 124
яичники **113—114**, 123
Якобсон 10
япигиды 183
япикс 183
ярусность 409

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ, ИМЕН И ТЕРМИНОВ

Abdomen 42
Acanthoscelides obtectus 254
Acanthotermes turkestanicus 194
Acarina 385
Acherontia atropos 285
Acheta domesticus 203
Aclypea opaca 243
Acrididae 204
Acridoidea 200, **204**
Acronycta rumicis 156
Aculeata 295
Adalia bipunctata 248
Adelges laricis 226
Adelgidae 226
Adelgoidea 225
Adelphocoris lineolatus 233—234
Adephaga 239—240, **241**
Adonia variegata 408, 414
aedeagus 46
Aedes 382
— aegyptii 314
— japonicus 315
— togoi 315
Aegeria apiformis 278—279
Aegeriidae 270, **279**
Aeolothrips fasciatus 235, **237**
Aeschnidae 187
Agapanthia dahli 251
Ageniaspis 298
Agrilus 245—246
Agriotes 100, 106, **246**
— lineatus 245—246, 359
— obscurus 359
Agriotypus 351
Agromyzidae 321
Agropyrum repens 411
Agrotis segetum 286, 335, 392
Aleurochiton aceris 221
Aleyrodes 221
Aleyrodinea 132, 217, **221—222**
Alleculidae **251**, 363
Ammophila 302
Amphigerontia 213
Amphimallon solstitialis 243, 244, 357, 392
Anabolia 267—268
Anacridium aegyptium 97
analis 36
anamorphosis 131—132
Anatolica 153
Andrena 303
Anisoplia 243
Anisoplia austriaca 244
Anisoptera 188
Anisozygoptera 188
Annulipalpia 268—269
Anobiidae 246
Anobium domesticum 247
Anopheles 314
— algeriensis 339
— maculipennis **311**, 315
— pulcherrimus 339
Anoplura 25, 132, 177, 215—216
anteclypeus 20
antennae 20
Anthaxia 245
Antheraea pernyi 283
Anthomyinae 322
Anthonomus pomorum 254—255
Anthrenus museorum 247
Apamea sordida 286, 413
Apanteles glomeratus 298
Aphaniptera 25, 178, 303—306
Aphelinus mali 298, 388
Aphidiidae 298
Aphidinea 217, **222—226**
Aphidius 298, 408
Aphidoidea 225
Aphis fabae 224
Aphis pomi 222, **224**, 335
Aphrophoridae 219

Apion 255
Apis mellifera 303
Apocrita 291—293, 295, 296
Apoderus coryli 254—255
Apoidea 303
Aporia crataegi 281, 283
aptera, forma 162
Apterygogenea 175
Apterygota 13, 29, 33, 53, 73, 138, 145, 175—177, 178, 183, 355
Arachnoidea 385
Aradidae 234
Aradus cinnamomeus 234
Araneina 385
Araschnia levana 173, 281
Arctia caja 288
Arctiidae 288
arolium 33
Arthropleona 182
Arthropoda 6
Aschersonia 378
Asilidae 308, 312, 319
Asolcus 299
Attacus atlas 283
Attelabidae 255
Auchenorrhyncha 218

Bacillus 378—379
Bacillus dendrolimi 379
Baculum ussurianum 198
Barathra brassicae 286, 351
Beauveria bassiana 378
Biston 274
Blaesoxipha 323
Blaps lethifera 249—250
— mortisaga 249
Blastophagus piniperda 396
Blatta orientalis 190
Blattariae 189
Blattella germanica 109, 190, 335
Blattodea 189
Blattoptera 35, 45, 177, 189, 209
Blepharidopterus angulatus 234
Bodenheimer 13
Bombidae 303
Bombycidae 281
Bombyliidae 131, 319
Bombylius 318
Bombyx mori 281, 284
Boreus 266
Boreus hiemalis 265
Borocera madagascarensis 284
Bothynoderes 367
Bothynoderes punctriventris 255
Bourletiella lutea 182
Brachinus 82, 242
Brachycera (Diptera) 307, 313, 317
Brachycera (Orthoptera) 200, 204
brachylabia, forma 163
brachyptera, forma 162
Braconidae 297—298
Bradyporidae 201
Brevicoryne brassicae 224
Bruchidae 238, 253
Bruchophagus gibbus 298
— roddi 298
Bruchus pisorum 252, 254
Bufo marinus 386
Bupalis piniarius 274, 286
Buprestidae 246

Cacoecia rosana 396
Caelifera 204
Caenis 186
Calandra granaria 255, 335
Calligypona marginata 220
Calliphora 85, 309, 323
Calliphoridae 323
Callipogon relictus 251
Calliptamus barbarus 349
Calliptamus italicus 206, 349, 392
Callitroga 323
Callosobruchus chinensis 254, 420
Calosoma sycophanta 242
Campodea 128
Campodea plusiochaeta 182—183
Campodeidae 183
Camponotus 301
Cantharidae 239, 246
Cantharoidea 244
Carabidae 239, 241
Carabus 242
Carausius morosus 106, 198
Cardiophorus 362
cardo 22
Cassida nebulosa 253
Cassidinae 253
Cecidomyidae 143, 316
Cephidae 296
Cephus pygmaeus 296
Cerambycidae 251
Cerambyx cerdo 251
Ceratitis capitata 321
Ceratophysella armata 181—182
Ceratopogonidae 316
Cetonia 375
chaetae 52
Chalcidoidea 298

Chauvin 12
Chiastomyaria 187
Chionaspis salicis 228
Chironomidae 67, **316**
Chiroptera 386
Chloropidae 320, **321**
Chlorops pumilionis 321
Chrysomelidae 240, **251**
Chrysomeloidea 251
Chrysomyia 323
Chrysopa 260—261, 408
Chrysopidae 260
Cicadellidae 220
Cicadidae 219
Cicadinea 217, **219—220**
Cicadoidea 219
Cicindela 242
Cimex lectularius 232—233
Cimicidae 231—232
Cirphis unipuncta 288, 416
Cixiidae 220
classis 169
Clissodon 302
Cloeon 186
clypeus 19
Coccidae 227
Coccinea 132, 217, **226—229**
Coccinella septempunctata 247—248
Coccinellidae 241, **248**
Coccobacillus acridiorum 379
Coccus hesperidum 229
Coleoptera 26, 35, 46, 132, 178, **238—257**
Coleopteroidea 178, 237, **238**
Coleorrhyncha 218
Collembola 176, **180**
columella 32
Cantarinia 316
congregans, phasis 165
Copeognatha 212
corpora allata 84
— cardiaca 85
Cossidae 279
Cossus cossus 274, **279**, 280
costa 36
coxa 32
Cricetomys 206
Crustacea 7
Cryptocerata 232
Cryptocercus relictus 190—**191**
Ctenocephalides canis 304
cubitus 36
Cucujidae **248**, 339
Culex 307, 382
Culicidae 95, 308, **314**
Culicoides 316
Curculio glandinum 255
Curculionidae 238, 240, **254**
Curculionoidea 251
Cyclorrhapha 311, 313, 318, **320**
Cynipoidea 299
Cynips kollari 300

Dacus oleae 321
Dasyneura marginem-torquens 317
Decticus verrucivorus 201
Delphacidae 220
Dendrolimus pini 284
Dendrolimus sibiricus 284
Deporaus betulae 108, **255**
Dermaptera 45—46, 177, **207—210**
Dermestes lardarius 247
Dermestidae 241, **247**
Dialeyrodes citri 222
Diaspididae 227
Diaspidiotus perniciosus 228—229
Diplatys 209
Diplura 45, 128, 132, 176—177, 179, **182**
Diprion pini 296
Dipseudopsis 266
Diptera 25, 33, 35, 42, 46, 85, 176, 178, **306—324**
dissocians, phasis 165
Ditrysia 273
Diversicornia 244
divisio 169
Dociostaurus 204
Dociostaurus brevicollis 204
— kraussi 204, 206
— maroccanus 205—206
Dolichocera 200
Dolichoderus quadripunctatus 301
Dolichopoda 201
Donacia 351
Doralis frangulae 225
Dorcadion 357
Drosophilidae 321
Dytiscidae 242
Dytiscus marginalis 242

Ecotypus 171
Ectobius duskei 407, 413
— lapponicus 190—191
Edentata 386
Elateridae 240, **244**
elytrae 35
Embia tartara 196
Embioptera 53, 177, **195**
empodium 33

Empusa 377
Empusa grylli 377
Empusa muscae 377
Endopterygota 125, 237
Endromis 274
Ensifera 201
Entognatha 177, **178—179**
Entomobrya 182
Entomophthora 377
Entomophthoraceae 377
Eosentomon 43
Eosentomon transitorum 179—180
Ephemera vulgata 186—187
Ephemeroidea 177, 185
Ephemeroptera 41, 45, 46, 112, 132, 177, **185—187**
Ephestia 277
Epicauta 131, **249**
Epilachna chrysomelina 248
— vigintioctomaculata 248
Epilachninae 248
Epiophlebia 188
Eriosoma lanigerum 224
Eristalis 307, 353
Euchorthippus pulvinatus 407
Eumerus 320
Euproctis chrysorrhoea 288
Eurydema 134, 173, **234**
Eurygaster integriceps 83, **233—234**
Eurytoma amygdali 298—299
Eurytoma caraganae 299
Eutrombidium debilipes 385
Evetria **278—279**
Exopterygota 125, 185

Falconiformes 386
familia 169
Fannia canicularis 322
femur 33
Filariata 382
Filipalpia 195
flagellum 21
Forficula auricularia 210
Forficula tomis 210
Forficulidae 209
Formica rufa 300
Formicoidea 300
Frenata 272, **276**
frenulum 272, 277
frons 19
Fulgoroidea 219
Fungi imperfecti 377
Fusarium 358, 378

Galea 22
Galleria mellonella 275, **280**
Galliformes 386
Gamasides 385
Gambusia 386
Gasterophilidae 321
Gasterophilus intestinalis 321
Gelechiidae 279
genae 19
genus 169
Geometridae 273, **286**
Gerridae 232
glossae 22
Glossina 309, 322, **323**
gnathocephalon 26
Goliathus 244
Gomphocerus sibiricus 206
Grapholitha 279
Gratidia 198
gregaria, phasis **164**, 200
Gryllacridoidea 200—201
Gryllidae 203
Grylloblatta campodeiformis 196
Grylloblattida 132, 177, **196**
Grylloblattina djakonovi 196—197
Grylloidea 200, **203**
Gryllotalpa 203
Gryllotalpidae 203, 362
Gryllus desertus 203
Gymnocerata 232

Haematopinus suis 216
Halesus 268
Halictus 303
Halobates 232
Halticinae 240, **253**
Handlirsch 10
Haploembia solieri 196
Haplothrips tritici 237, 396, 413
Heleidae 316
Helicopsyche 267
Heliothis obsoleta 288
Hemerobiidae 261
Hemimerida 132, 141, 177, 206—207
Hemimerus 207
Hemimerus hanseni 207
Hemimetabola 125, 128, 175, 177, **185**
hemimetamorphosis **124**, 132
Hemiptera 25, 35, 178, 218, **229—235**
Hemipteroidea 122, 132, 176—177, 185, **211—212**
Hemisarcoptes malus 385
Hepialus 276

Hepialus humuli 276
Hepialidae 276
Heteromera 240, 248
Heteroptera 229
Hexapoda 6
Hippobosca equina 322, **324**
Hippoboscidae 324
Holometabola 121, 125, 128, 175, 178, **237**
holometamorphosis **124**, 132
Homoptera 25, 132, 177, **216—229**
Hyalesthes **220**, 372
Hydrometridae 231—232
Hydropsyche 269
Hydroptila 268
Hylemyia antiqua 322
— brassicae 322
— floralis 322
Hymenoptera 26, 33, 35, 46, 178, 237, **289—303**
Hymenopteroidea 237
hypandrium 44
hypermetamorphosis **130**, 132
hypermorphosis **130**, 132
Hyphantria cunea 289
Hypoderma bovis 324
Hypodermatinae 324
hypomorphosis **130**, 132
Hyponomeuta 277
Hyponomeuta malinellus **278**, 339
— evonymellus 278
Hyponomeutidae 278
hypopharynx 22

Iceria purchasi 228, **229**, 248
Ichneumonidae 297—298
Ichneumonoidea 297
Imms 12
infraclassis 169
Insecta 6
Insectivora 386
Integripalpia 267, **269**
Isophya 201
Isophya gracilis 202
Isoptera 177, **192**
Ipidae 256
Ips acuminatus 256—257
Ips sexdentatus 256—257
Ips typographus 257
Iridomyrmex humilis 301
Itonididae 316

Japygidae 183
Japyx confusus 182
Julodis variolaris 246

Kallima 281
Kalotermetidae 193
Kermococcidae 229
Kermococcus 299
Kermococcus quercus 228

Labiidae 209
labium 22
labrum 19
Laccifer lacca 228
Lacciferidae 227
lacinia 22
Laciniata 272, **275—276**
Laemophloeus ferrugineus **248**, 339
Lampyridae 246
Lampyris noctiluca 246
Larvaevoridae 323
Lasiacantha capucina 407
Lasiocampa 271
Lasiocampidae 270, **284**
Laspeyresia pomonella 279
Lepidoptera 35, 178, **269—289**
Lepidosaphes 385
— ulmi 228
Lepisma saccharina 184
Leptetrum quadrimaculatum 188
Leptinotarsa decemlineata 252—253
Leptocerus 267
Leptothorax nassonovi 407, 413
Lestes 188
Lethrus 244
Lethrus apterus 244
levana, forma **173**, 281
Limnophilus 267
Limnophilus stigma 269
Liposcelis divinatorius 213
Lochmaea capreae 172
Locusta migratoria 100, 171, 205, 206, 392
— — gallica 171
— — manilensis 171
— — migratorioides 171
— — rossica 171, 416
Locustana pardalina 160
Loxostege sticticalis 280
Lucanidae 244
Lucanus cervus **244**, 396
Lucilia 323
Lygus 230
Lymantria dispar 288—289
Lymantria monacha 288
Lymantriidae 270, 288—289
Lytta vesicatoria 249

Machilidae 45
Machilis 183

Macrofrenata 277, **280—281**
macrolabia, forma 163
Macrolepidoptera 275
macroptera, forma 162
Magicicada 148, **219**
— septendecim 219
Malacosoma neustria **284**, 285
Mallophaga 132, 177, 212, **214—215**
mandibulae 22
Mandibulata 7
Mantis religiosa 192
Mantispa 260— 261
Mantispa styriaca 262
Mantispidae 261
Manteoptera 30, 33, 177, **191**
Mantodea 191
Margarodidae 227
Masarinae 302
Mastotermetidae 193
maxillae 22
Mayetiola destructor 312, **317**
Mecoptera 178, 259, **263—266**
Mecopteroidea 132, 178, 237, 259, **263**, 265, 267
media 36
Megaloptera 178, **262**
Melasoma populi 252—253
Meligethes 247
Meligethes aeneus 247—248
Meloidae 68, 130, 240, **249**, 259
Melolontha 240, 243
— hippocastani 392
Melophagus ovinus 324
Mengeidae 258
Menopon gallinae 215
mentum 22
Mermithidae 382
Merops apiaster 386
mesothorax 30
Metatetranychus ulmi 234
metathorax 30
Metropis latifrons 407
Miastor 143, **317**
Microfrenata 277—278
Microlepidoptera 275
Micropterygidae 133, 270, **275**
Micropteryx 276
Microsporidia 380
Miridae 231, **234**
Monochamus galloprovincialis 251—252
Monotrysia 273
morpha 171
Musca domestica 310, 322, 335
Muscidae 308, 310, 321—322
Muscina stabulans 322
Myiopardalis pardalina 321
Mylabris 249
Mylabris quadripunctata 250
Mymaridae 298
Myriapoda 6, 134
Myrientomata 179
Myrmeleon formicarius 262
Myrmeleontidae 262
Myzodes persicae 225

Nannochorista 265
Necrophorus 243
Nemathelminthes 381
Nematocera 307, **313**
Nematodes 381
Nematomorpha 381
Nemotaulius 267
Neoptera 41, **175**
Nepa cinerea 232
Nepidae 231—232
Neuroptera 35, 175, 178, **259—262**
Neuropteroidea 132, 178, 237, 259
Nitidulidae 247
Noctuoidea 286
Noctuidae 273, **286**, 347
Nosema apis 380
Nosema bombycis 380
Notonecta glauca 232
Notonectidae 231—232
notum 30
Nymphalidae 270, **281**

Occiput 19
Ocypus 242
Odonata 187
Odonatoidea 177, 185, **187**
Odonatoptera 35, 41, 132, 177, 185, **187—188**
Oecanthidae 204
Oecanthus 203—204
Oedemagena tarandi 324
Oestridae 324
Oestrinae 324
Oestrus ovis 324
Oligarces 317
Oligoneoptera 176
Opatrum sabulosum 250—251
Operophthera brumata 286
ordo 169
Oreasiobia fedtschenkoi 210
Orthomyaria 187
Orthoptera 33, 35, 45—46, 175, 177, **198—206**

Orthopteroidea 13, 22, 45, 115, 121, 132, 176—177, 185, **189**, 196
Orthorrhapha 311, 313, **318**
Oryctes nasicornis 244
Oryctes rhinoceros 244
Oryzaephilus surinamensis 247—248
Oscinella frit **312—313**, 321, 335
Ostrinia nubilalis 278, **280**

Palaeodictyoptera 212
Palaeoptera 41, 122, 175, **185**
palpi 22
Panolis flammea 274, **288**
Panorpa 264—265
Panorpa communis 265—266
Papilio 281
Papilio machaon 281
Papilionidae 281
Papilionoidea 270, 272, **281** 347
paraglossae 22
parameres 46
Paraneoptera 176, 212
Parasitica 295
Parasitylenchus dispar 381
Parnassius apollo 281
Passeriformes 386
Pastor roseus 386
Pectinophora gossypiella 279
— malvella 279
pedicellus 21
Pediculus humanus 216
Pegomyia betae 322
Pegomyia hyosciami 322
penis 46
Pentatomidae 231, **234**
Perillus bioculatus 235
Perla 194—195
phallus 46
Phaneroptera 199, **201**
Phaneroptera falcata 202
phasis 164, 165, **200**
Phasmatodea 197
Phasmaptera 177, **197**
Philanthus triangulum 302
Philonicus 318
Phlebotomus 314—315
Phryganea 267
Phthirus pubis 216
Phthorimaea operculella 279
Phycomycetes 377
Phylliidae 198
Phylliium 197
Phyllotreta 98, **253**, 367
Phyllotreta nemorum 253
— vittula 413
Phylloxera vastatrix 225
Phylloxeridae 225—226
Physocephalus 383
Physopoda 236
Phytophaga 251
Piciformes 386
Pieridae 281
Pieris brassicae 98, 271, **281**
Pieris rapae 281
Plathelminthes 382
Platysamia 158
Plecoptera 177, **194**
Plesiocoris 126
Plusia gamma 288
Plutella maculipennis **278**, 335
Podonta daghestanica 250—251
Podura 132, 176—177, 179, 180
Polychrosis botrana 279
Polymerus cognatus 234
Polyneoptera 175
Polyphaga 239—241, **243**
Polyphagidae 189
Polyphylla 357
Polyphylla fullo 359
populatio 171
Porphyrophora polonica 228
postclypeus 20
postgenae 19
postmentum 22
postnotum 32
Potosia 375
prementum 22
prescutum 32
pretarsus 33
Procerus 242
Proctotrupoidea 299
pronotum 30
propodeum 31
prorsa, forma 173 281
prosternum 30
Prosthogonimus 188, 383
prothorax 30
Protodiplatys 209
protomorphosis 132
Protorthoptera 196
Protozoa 380
Protura 13, 20, 26, 43, 131—132, 176—177, **179**
Psammotettix 220, 408
Pseudococcidae 226
Pseudococcus 229
Pseudococcus comstocki 229
Pseudococcus gahani 227, **229**

pseudoculi 179
Pseudorhynchota 215
Psila rosae 321
Psilidae 321
Psithyrus 303
Psocoptera 177, **212—213**
Psylla mali 220
Psylla pyricola 220
Psyllinea 217, **220**
Psychodidae 314
Pteronidea ribesi 296
pterothorax 30
Pterygogenea 175
Pterygota 138, 146, 175—177, **185**, 187, 359
Pulex irritans 305
pulvilli 33
Pupipara 324
Pygidicranidae 208—209
Pyralidae 279
Pyrausta nubilalis 280
Pyrophorus noctiluca 246
Pyrrhocoridae 234
Pyrrhocorus apterus 234

Radius 36
Ramulus 198
Raphidia 261—262
Raphidioptera 178, **262**
Reduviidae 231, **233**
Reticulitermes lucifugus 193—194
Rhabdophaga rosaria 317
— salicis 317
Rhagoletis ceraci 320
Rhinoestrus perpureus 324
Rhipiphoridae 259
Rhodites 299
Rhodites rosae 300
Rhodnius prolixus 233
Rhopalocera 281
Rhopalosiphum padi 224
Rhyssa 297
Rhynchites auratus 255
Rhynchites bacchus 255
Rodolia cardinalis 248, 388

Sabatincta 276
Saga 199
Saltatoria 198
Sarcophaga 306
Sarcophagidae 323
Saturnia pyri 283
Saturniidae 270, **283**
scapus 21
Scarabaeidae 238, **243—244**, 301
Scarabaeoidea 243
Scarabaeus sacer 244
Schistocerca gregaria 100, **206**, 341
Scoliidae 301
Scolytus mali 257
Scolytus ratzeburgi 257
Scutelleridae 234
scutellum 32
scutum 32
Selatosomus latus 246
Setipalpia 195
Shelfordella tartara 190
Sialis 261, **263**
Silo 267
Silphidae 243
Silvestri 13
Simuliidae 308, 314, **315**
Simulium 315
Siphonaptera 303
Siphonius dubiosus 221
Siphunculata 215
Sirex gigas 296—297
Siricoidea 296
Sitona 255
Sitotroga cerealella 279
Sminthurus viridis **181—182**, 407, 413
Snodgrass 12
solitaria, phasis 164, 200
Sphecoidea 108, 302
Sphex 108, 302
species 169
Sphingidae 270, **284**, 348
Sphinx pinastri 286—287
Sporozoa 380
Staphylinidae 238—239, 243
Staphylinoidea 243
Stauroderus scalaris 205—206
Stegobium paniceum 246—247
Stenocranus minutus 156—157
Stenodiplosis panici 317
Stephanitis pyri 233—234
Sternorrhyncha 218
sternum 30
stipes 22
Stomorhina lunata 323
Stomoxys calcitrans 100, 309, 323
Stratiomyidae 319
Strepsiptera 131—132, 178, **257—259**
Streptococcus 378
Stylops 259
subclassis 169
subcosta 36
subcoxa 32
subfamilia 169

subgenus 169
submentum 22
subordo 169
subspecies 169, **171**
Sympherobius amicus 261
Symphypleona 182
Symphyta 291—292, **295**
Synanthedon tipuliforme 279
Syndiplosis petioli 317
Syrphidae 312, **320**
Syrphus 318

Tabanidae 308, **318**
Tabanus 310, 318
Tachinidae 310, 313, **323**
Tachycines asynamorus 201
Tansley 405
tarsus 33
telson 43
Telenomus 299
Tendipedidae 316
Tenebrio molitor 100, **251**
Tenebrionidae 239, **249**
Tenebrioidea 248
Tenthredinidae 295
Tenthredinoidea 295
Terebrantia 236—237
Tessarotoma papillosa 231, **235**
Tetramorium caesptitum 301
Tetrigoidea 142, 200, **206**
Tetrix tenuicornis 205—206
Tettigonia viridissima 201—202
Tettigoniidae 201
Tettigonioidea 200—201
Therevidae 362
Thermobia domestica 184
Thremma 267
Thrips tabaci 236—237
Thysanoptera 25, 132, 178, **235—237**
Thysanura 45, 132, 176—177, **183**
Thysanurata 177, **183**
tibia 33
tibiotarsus 180
Tinea granella 278
— pellionella 278
Tineidae 278
Tineoidea 278
Tineola biselliella 278
Tingitidae 231, 234
Tipula conjugata 314
Tipula paludosa 314
Tipulidae 310, **313**
Tortricidae 279
Tortrix viridana 279

Totateres 260
Trabutina mannifera 228
Tracheata 6
Thematoda 188
Trialeurodes vaporariorum 222
Triatoma 233—234
Tribolium 251
tribus 169
Trichopterygidae 238, **243**
Trichodectes bovis 215
Trichodectes canis 214
Trichodectes subrostratus 214
Trichogramma 298
Trichogramma evanescens 388
Trichoptera 178, 266—269
Trichopterygidae 238, **243**
Tridactyloidea 200, **206**
Tridactylus 206
Tridactylus variegatus 206—207
Trinoton 215
— luridum 214
trochanter 33
Trombidiidae 385
Trypetidae 320
Tubulidentata 386
Tubulifera 236—237
Tylenchinema oscinellae 382
Typhlocyba rosae 220

Uromeres 42
Uvarov 12

Vanessa 271, **281**
Vanessa polychloros 281—282
Vanessa urticae 281
Vermipsylla alacurt 306
vertex 19
Vespa crabro 302
Vespidae 99, **301**
Vespoidea 301
Viteus vitifolii 225
Volucella 320

Weber 12
Wigglesworth 12
Wohlfahrtia magnifica 323
Wuchereria 382

Xenopsylla cheopis 304—305
Xylodrepa quadripunctata 242—243

Zabrus tenebrioides 242
Zeugloptera 270
Zoraptera 13, 177, **210—211**
Zorotypus guineensis 211
Zygoptera 188

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Предисловие	3
Введение	5
Предмет и задачи общей энтомологии	6
Краткий очерк истории энтомологии	7
Наружная морфология	15
Вводные понятия	16
Строение головы	19
Придатки головы	20
Сегментарный состав головы	26
Строение груди	29
Строение и типы ног	32
Строение крыльев и их типы	34
Брюшко	42
Заключение	47
Анатомия и физиология	49
Кожные покровы и их производные	50
Мышечная система	54
Полость тела, расположение внутренних органов и жировое тело	57
Пищеварительная система	59
Кровеносная система	65
Дыхательная система	68
Тепловой режим и температура тела	75
Выделительная система	79
Нервная система и органы чувств	86
Нервная система	86
Органы чувств	93
Поведение	105
Половая система и размножение	110
Биология	117
Фаза яйца	118
Метаморфоз	124
Биология размножения	140
Жизненный цикл	148
Диапауза как регулятор жизненного цикла	151
Полиморфизм	161
Систематика и классификация	167
Введение в систематику	168
Классификация насекомых	175
Подкласс I. Низшие, или первичнобескрылые (Apterygota)	178

Стр

А. Инфракласс энтогнатные (Entognatha) 178
Отряд 1. Протуры, или бессяжковые (Protura, или Myrientomata) . . . 179
Отряд 2. Подуры, или ногохвостки (Podura, или Collembola) 180
Отряд 3. Диплуры, или двухвостки (Diplura) 182
Б. Инфракласс гизануровые (Thysanurata) 183
Отряд 4. Тизануры, или щетинохвостки (Thysanura) 183
Подкласс II. Высшие, или крылатые (Pterygota) 185
Отдел 1. Насекомые с неполным превращением (Hemimetabola) 185
Надотряд эфемероидные (Ephemeroidea) 185
Отряд 5. Поденки (Ephemeroptera) 185
Надотряд одонатоидные (Odonatoidea) 187
Отряд 6. Стрекозы (Odonatoptera, или Odonata) 187
Надотряд ортоптероидные (Orthopteroidea) 189
Отряд 7. Таракановые (Blattoptera, или Blattodea, или Blattariae) . . . 189
Отряд 8. Богомоловые (Manteoptera, или Mantodea) 191
Отряд 9. Термиты (Isoptera) 192
Отряд 10. Веснянки (Plecoptera) 194
Отряд 11. Эмбии (Embioptera) 195
Отряд 12. Гриллоблаттиды (Grylloblattida) 196
Отряд 13. Палочники (Phasmatoptera, или Phasmatodea) 197
Отряд 14. Прямокрылые (Orthoptera) 198
Отряд 15. Гемимериды (Hemimerida) 206
Отряд 16. Кожистокрылые, или уховертки (Dermaptera) 207
Отряд 17. Зораптеры (Zoraptera) 210
Надотряд гемиптероидные (Hemipteroidea) 211
Отряд 18. Сеноеды (Psocoptera, или Copeognatha) 212
Отряд 19. Пухоеды (Mallophaga) 214
Отряд 20. Вши (Anoplura, или Siphunculata) 215
Отряд 21. Равнокрылые (Homoptera) 216
Отряд 22. Полужесткокрылые или клопы (Hemiptera, или Heteroptera) . . 229
Отряд 23. Бахромчатокрылые, или трипсы (Thysanoptera) 235
Отдел II. Насекомые с полным превращением (Holometabola) 237
Надотряд колеоптероидные (Coleopteroidea) 233
Отряд 24. Жесткокрылые, или жуки (Coleoptera) 238
Отряд 25. Веерокрылые (Strepsiptera) 257
Надотряд нейроптероидные (Neuropteroidea) 259
Отряд 26. Сетчатокрылые (Neuroptera) 259
Отряд 27. Верблюдки (Raphidioptera) 262
Отряд 28. Большекрылые (Megaloptera) 262
Надотряд мекоптероидные (Mecopteroidea) 263
Отряд 29. Скорпионовы мухи, или мекоптеры (Mecoptera) 263
Отряд 30. Ручейники (Trichoptera) 266
Отряд 31. Чешуекрылые, или бабочки (Lepidoptera) 269
Отряд 32. Перепончатокрылые (Hymenoptera) 289
Отряд 33. Блохи (Aphaniptera, или Siphonaptera) 303
Отряд 34. Двукрылые, или мухи (Diptera) 306
Экология 325
Вводные понятия 326
Абиотические факторы 331
Гидро-эдафические факторы 350
Биотические факторы 365

Стр.
Антропические факторы 389
Местообитание и ареал как экологические явления 390
Биоценология насекомых 405
Массовые появления вредных насекомых и их прогноз 420
Заключение 429
Литература 431
Алфавитный указатель русских названий, имен и терминов 452
Алфавитный указатель латинских названий, имен и терминов 468

Григорий Яковлевич Бей-Биенко

Общая энтомология

Редактор *В. С. Капышева*
Художник *Л. М. Чернышев*
Художественный редактор *Т. А. Коленкова*
Технический редактор *Е. И. Герасимова*
Корректор *С. Ж. Алеева*

Сдано в набор 16/XI 1970 г. Подп. к печати 20/IV 1971 г. Формат 70×90¹/₁₆. Объем 30 печ. л. 35,1 усл. п. л. Уч.-изд. л. 32,27. Изд. № Е—210. Тираж 25 000 экз. Цена 1 р 50 к.
План выпуска литературы для вузов и техникумов издательства «Высшая школа» на 1971 г. Позиция № 60.

Москва, К-51, Неглинная ул., д. 29/14
Издательство «Высшая школа»

Ярославский полиграфкомбинат Главполиграфпрома Комитета по печати при Совете Министров СССР. Ярославль, ул. Свободы, 97. Зак. 1491.