

КИЇВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ ІМЕНІ ТАРАСА ШЕВЧЕНКА
НАВЧАЛЬНО-НАУКОВИЙ ЦЕНТР «ІНСТИТУТ БІОЛОГІЇ ТА МЕДИЦИНИ»
Кафедра екології та зоології

Н. О. Матушкіна

ЕНТОМОЛОГІЯ

Курс лекцій

Навчальний посібник
для студентів вищих навчальних закладів

Київ — 2020

Рекомендовано Вченою радою ННЦ «Інститут біології та медицини»
Київського національного університету імені Тараса Шевченка

Укладач: **Н.О. Матушкіна**, к.б.н., доц.

Рецензенти: **В.О. Корнєєв**, чл. — кор. НАНУ, д.б.н., проф.
В.А. Горобчишин, к.б.н., с.н.с.

Ентомологія: курс лекцій / Укладач: Н.О. Матушкіна. — Київ, 2020. — 111 с. [Електронне видання]

У навчальному посібнику висвітлено деякі фундаментальні та практичні аспекти загальної ентомології: макросистема комах та їх місце в системі типу Членистоногі (лекція 1), будова покривів та опорно-рухової системи, особливості локомоції (лекції 2 і 3), будова травної системи і особливості живлення (лекція 4), метаболізм, осморегуляція та екскреція (лекція 5), кровоносна та дихальна системи (лекція 6), статева система, розмноження і розвиток (лекція 7), органи чуття і морфо-фізіологічні основи поведінки (лекція 8), нервова та ендокринна інтеграція організму (лекція 9). Кожна лекція закінчується питаннями для самоконтролю та переліком літературних джерел, які допоможуть глибше розібратися в окремих питаннях лекції. Окремі теми, які добре висвітлено у класичних підручниках з ентомології, запропоновано опрацювати самостійно.

Видання призначене для студентів ННЦ «Інститут біології та медицини» Київського національного університету імені Тараса Шевченка.

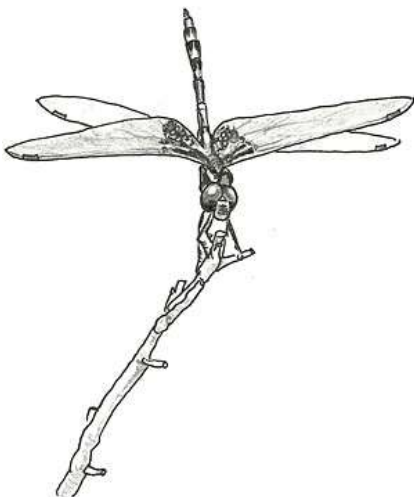
ПЕРЕДМОВА

Світ комах є настільки незвичним, своєрідним і захопливим, що спостереження за ним народжує в людині широкий спектр почуттів. Комахи постають або небезпечними потворними чудовиськами, якими дехто вважає тарганів, ос або кровосисних клопів та комарів, або найчарівнішими істотами, якими більшість людей сприймає яскравих і повільних денних метеликів або стрімких бабок. Людина використовує комах в сільському господарстві для опилення рослин і у боротьбі зі шкідниками (якими також часто є комахи!). Комахи є переносниками збудників небезпечних хвороб людини, тварин і рослин. Комахи надихають на створення біонічних пристроїв та пошук нових матеріалів, на них проводять досліди науковці, з них отримують важливі для промисловості й медицини хімічні сполуки, їх розводять на фермах та колекціонують. Промислове утримання комах створило окремі галузі господарської діяльності людини: шовківництво, бджільництво, джмільництво.

Комахи складають біля 80% видів тварин на Землі. Якщо приблизно оцінити біомасу комах, на кожну людину на Землі припадатиме від 200 кг до 2 тон цих тварин. Більшість комах є невеликими, а іноді й мікроскопічними наземними організмами, життя яких тісно пов'язано з рослинами. Більшість — живе у світі запахів і смаків, керуючись переважно хімічними сигналами у своїй взаємодії з навколишнім світом. Дивовижна різноманітність комах знайшла відображення у складній, і навіть — найскладнішій в зоології — класифікації. І попри активне вивчення, яке триває вже кілька століть, багато аспектів життя комах залишаються невідомими і чекають на своє відкриття.

У представленому курсі лекцій висвітлено окремі питання загальної ентомології — здебільшого ті, без знання яких розуміння світу комах та його дослідження є неможливим. Авторка ставила за мету ознайомити студентів із головними закономірностями будови й функціонування комах і, одночасно, з деякими напрямками сучасної ентомології. Ідеться, насамперед, про морфологію дорослих форм та личинок, фізіологічні особливості, розмноження та життєві цикли, загальні риси поведінки, зв'язки комах з рослинами та іншими живими організмами, особливості екології та практичне значення комах. Матеріал викладено у формі окремих лекцій, кожна з яких закінчується питаннями для самоконтролю та переліком літературних джерел, які допоможуть глибше розібратися в окремих питаннях лекції. Деякі теми, які добре висвітлено у класичних підручниках з ентомології, запропоновано опрацювати самостійно. Перелік основної літератури, яку рекомендовано для ознайомлення, наведено в кінці посібника.

Авторка висловлює глибоку вдячність своїм наставникам: Дині Борисівні Царичковій, Леоніду Івановичу Францевичу і Станіславу Миколайовичу Горбу — за той незгасний інтерес до вивчення комах, який вони запалили в її душі.



ЗМІСТ

Лекція 1. МАКРОСИСТЕМА КОМАХ ТА ЇХНЄ МІСЦЕ В ТИПІ ЧЛЕНИСТОНОГІ	7
<i>Питання для самоконтролю</i>	9
<i>Рекомендована література до лекції</i>	9
 Лекція 2. ПОКРИВИ	10
2.1 Гіподерма	10
2.2 Хімічний склад кутикули	12
2.3 Шари кутикули	14
2.4 Линяння	16
2.5 Вирости і мікроскульптура кутикули	18
2.6 Забарвлення	20
2.7 Онтогенез, варіабельність та функції забарвлення	22
<i>Питання для самоконтролю</i>	24
<i>Рекомендована література до лекції</i>	25
 Лекція 3. ОПОРНО-РУХОВА СИСТЕМА ТА МОРФО-ФУНКЦІОНАЛЬНА СПЕЦІАЛІЗАЦІЯ ТАГМ	26
3.1 Загальна організація скелетно-м'язової системи	26
3.2 Голова	27
3.3 Груді	31
3.4 Крила та політ	32
3.5 Черевце	35
<i>Питання для самоконтролю</i>	36
<i>Рекомендована література до лекції</i>	37
 Лекція 4. ТРАВНА СИСТЕМА І ЖИВЛЕННЯ	38
4.1 Регулятори живлення та позакишкове травлення	38
4.2 Будова та функціонування травного тракту	40
4.2.1 Передня кишка	40
4.2.2 Середня кишка	41
4.2.3 Задня кишка	43
4.3 Спеціалізовані стратегії живлення	44
4.3.1 Рослиноїдні комахи	44
4.3.2 Кровососи	46
4.3.3 Споживачі целюлози, вовни та воску	46
4.3.4 Симбіотичне живлення	47
<i>Питання для самоконтролю</i>	49
<i>Рекомендована література до лекції</i>	49

Лекція 5. МЕТАБОЛІЗМ, ОСМОРЕГУЛЯЦІЯ, ЕКСКРЕЦІЯ.....	50
5.1 Загальні особливості обміну речовин	50
5.2 Осередки метаболізму	51
5.2.1 Жирове тіло	51
5.2.2 Нефроцити.....	53
5.3 Водно-сольовий баланс і екскреція	54
5.3.1 Азотовмісні продукти обміну.....	54
5.3.2 Мальпігієві судини	55
5.3.3 Ректальні сосочки	55
5.3.4 Іонна регуляція прісноводних і солоноводних комах.....	56
<i>Питання для самоконтролю.....</i>	<i>56</i>
<i>Рекомендована література до лекції.....</i>	<i>57</i>
 Лекція 6. ТРАНСПОРТНІ СИСТЕМИ: КРОВОНОСНА І ДИХАЛЬНА	 58
6.1 Кровоносна система.....	58
6.1.1 Загальний план будови кровоносної системи	58
6.1.2 Кровообіг	59
6.1.3 Гемолімфа.....	60
6.2 Дихальна система.....	63
6.2.1 План будови трахейної системи	63
6.2.2 Вентиляція	66
6.2.3 Газообмін водних та ендопаразитичних комах	67
6.2.4 Регуляція дихання.....	68
<i>Питання для самоконтролю.....</i>	<i>70</i>
<i>Рекомендована література до лекції.....</i>	<i>70</i>
 Лекція 7. СТАТЕВА СИСТЕМА, РОЗМНОЖЕННЯ І РОЗВИТОК	 72
7.1 Механізми детермінації статі.....	73
7.2 Вплив симбіонтів на співвідношення статей у комах	74
7.3 Способи розмноження	74
7.4 План будови статевої системи	75
7.4.1 Жіноча статевая система.....	76
7.4.2 Чоловіча статевая система	78
7.5 Етапи статевого розмноження	78
7.6 Регуляція розмноження	80
7.7 Ембріональний розвиток	80
7.8 Постембріональний розвиток	82
7.9 Гіперметаморфоз та інші варіанти ускладнення життєвого циклу.....	83
<i>Питання для самоконтролю.....</i>	<i>85</i>
<i>Рекомендована література до лекції.....</i>	<i>86</i>
 Лекція 8. ОРГАНИ ЧУТТЯ І МОРФО-ФІЗІОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ПОВЕДІНКИ.....	 87
8.1 Загальні принципи організації та класифікація рецепторів.....	87
8.2 Механорецептори і механорецепція	88
8.3 Генерація та сприйняття звуку	90
8.4 Хеморецепція	91
8.5 Органи зору і первинний аналіз зорової інформації	92

8.6 Особливості зору та зорової орієнтації в просторі	95
8.7 Терморецепція та гігрорецепція	97
8.8 Магніторецепція.....	97
<i>Питання для самоконтролю.....</i>	<i>98</i>
<i>Рекомендована література до лекції.....</i>	<i>98</i>
 Лекція 9. ІНТЕГРАТИВНІ СИСТЕМИ: НЕРВОВА І ЕНДОКРИННА	 100
9.1 План будови центральної нервової системи	100
9.2 Будова гангліїв	101
9.3 Координація роботи гангліїв ЦНС та функції головного мозку	102
9.4 Симпатична нервова система.....	103
9.5 Особливості нейрохімії комах і класифікація нейронів.....	104
9.6 Принцип дії та застосування інсектицидів, які впливають на роботу нервової системи комах	105
9.7 Ендокринна система комах	107
9.8 Принцип дії інсектицидів, які порушують метаморфоз комах	108
<i>Питання для самоконтролю.....</i>	<i>108</i>
<i>Рекомендована література до лекції.....</i>	<i>109</i>
 ТЕМИ ДЛЯ САМОСТІЙНОГО ОПРАЦЮВАННЯ	 110
 ТЕМИ ДЛЯ РЕФЕРАТИВ.....	 110
 РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА.....	 111

Лекція 1

МАКРОСИСТЕМА КОМАХ ТА ЇХНЄ МІСЦЕ В ТИПІ ЧЛЕНИСТОНОГІ

Місце комах в системі типу Членистоногі. Поділ класу на підкласи, надряди, групи рядів.

Комахи складають окремий клас типу Членистоногі (Arthropoda), латинська назва якого — Insecta, походить від латинського слова «insectum» — «нарізаний», «посічений», що показує сегментованість тіла цих тварин. За кількістю видів комахи переважають усі групи живих істот на нашій планеті. Наразі описано біля 1 млн. сучасних видів (більшість із них — жуки), проте реальна кількість існуючих видів за різними оцінками вчених складає від 6 до 10 млн. Таким чином, абсолютна більшість видів живих організмів на Землі є комахами.

Разом з трьома іншими класами членистоногих: двохвістками (Diplura), ногохвістками (Collembola) і безвусиковими (Protura) — комахи входять до підтипу (за деякими джерелами — надкласу) Шестиногі (Hexapoda). У літературі часто зустрічається й інша назва комах — Відкритощелепні (Ectognatha), яку вони отримали через відкрите розташування ротових органів. На відміну від комах решта шестиногих, до яких застосовують назву Прихованощелепні (Entognatha), мають ротові органи принаймні частково сховані всередині головної капсули. Ще однією відмінністю комах від решти шестиногих є будова їхніх вусиків: перші два членика комашиного вусика, які розташовані ближче до голови, можуть рухатися за допомогою м'язів, а решта — не має власної мускулатури (детальніше про будову вусиків див. у розділі 3.2 «Голова»). У двохвісток і ногохвісток всі членики вусиків оснащені м'язами, а безвусикові, як видно з назви, вусиків не мають.

Шестиногі близько споріднені з ракоподібними, з якими утворюють спільну еволюційну гілку Pancrustacea. Уявлення про те, яка саме група ракоподібних є найближчою (у біологічній систематиці її називають сестринською) до комах, остаточно не сформоване, але найчастіше нею вважають реміпедій (Remipedia). Попри це, комахи мають низку анатомічних та фізіологічних адаптацій до наземного способу життя, що незалежно виникли й у інших наземних членистоногих — багатоніжок. Саме через це комах і багатоніжок раніше об'єднували в один підтип Трахейнодишні (Tracheata), існування якого не підтверджується молекулярними дослідженнями. За різними оцінками, шестиногі виникли в ордовіцькому або девонському періодах палеозойської ери, тобто на світанку появи перших наземних екосистем. Еволюція комах відбувалася у тісному зв'язку з розвитком наземних рослин, особливо — квіткових.

Комах поділяють на два нерівні підкласи: Первиннобезкрилі (Apterygota) та Крилаті (Pterygota). Первиннобезкрилі представлені тільки двома рядами: Давньощелепові (Archaeognatha) та Щетинкохвостки (Zygentoma) — в кожному з яких описано біля 500–600 видів. Це стародавні своєрідні тварини, які ведуть прихований спосіб життя невеликими колоніями, линяють на стадії імаго і мають дуже складну репродуктивну поведінку (докладніше про неї див. в розділі 7.5 «Етапи статевого розмноження»). Тіло в більшості первиннобезкрилих комах м'яке, часто вкрите лусочками і погано захищене від висихання. Дослідження показують, що щетинкохвостки еволюційно є ближчими до крилатих комах, ніж до давньощелепових. Крилатих комах поділяють на два інфракласи: Давньокрилі (Paleoptera), до яких відносять ряди Одноденки (Ephemeroptera; понад 3 тис. видів) та Бабки (Odonata; майже 7 тис. видів), та Новокрилі (Neoptera), до яких належать всі інші ряди крилатих комах. Давньокрилі відрізняються насамперед еволюційно давнім типом жилкування крил та нездатністю скласти крила над черевцем у горизонтальній площині. І одноденки, і бабки є амфібіотичними комахами, личинки яких мешкають у воді. Ще однією спільною рисою давньокрилих є відсутність спеціалізованих нюхових центрів (гломерул) в нюхових частках головного мозку, що вважають ознакою древності будови нюхового аналізатора. Новокрилі комахи поділяються на два надряди: Екзоптеріготи (Exopterygota; 15 рядів, понад 130 тис. видів), до складу якого входять усі новокрилі комахи з неповним перетворенням, та Ендоптеріготи (Endopterygota, або Holometabola; 11 рядів, біля 1 млн. видів), представники якого розвиваються з повним перетворенням (докладніше див. розділ 7.8 «Постембріональний розвиток»). Серед екзоптерігот найчастіше виділяють дві групи рядів. Представники групи Polyneoptera (7 рядів, біля 40 тис. видів) мають гризучий ротовий апарат — це коники й цвіркуни, таргани й терміти, паличники й богомоли тощо. Представники групи Paraneoptera (4 ряди, понад 100 тис. видів) мають колючо-сисний або подібний до нього ротовий апарат — це попелиці, цикади й клопи, трипси, сіноїди й воші тощо. До ендоптерігот відносять метеликів, перетинчастокрилих, двокрилих та бліх, жуків, а також дрібніші ряди, представники яких розвиваються з повним перетворенням.

Макросистема комах остаточно не усталена й залишається предметом численних досліджень. Для з'ясування споріднених зв'язків і побудови філогенетичного дерева наразі використовуються переважно молекулярно-генетичні дослідження, але й сьогодні важко переоцінити цінність порівняльно-морфологічних, ембріологічних, фізіологічних та палеонтологічних ознак для розуміння еволюції цього «мега-різноманітного», як його іноді називають, класу живих істот.

Питання для самоконтролю:

1. До якого типу і надкласу належать комахи?
2. З якою групою членистоногих тварин шестиногі мають найбільшу спорідненість?
3. Які дві латинські назви застосовують до класу комах?
4. Чому підтип Трахейнодишні наразі вважається збірним (поліфілетичним) і в сучасних системах не фігурує?
5. Які головні ознаки відрізняють комах від решти класів надкласу Шестиногі?
6. На які підкласи поділяється клас Insecta?
7. Чим первиннобезкрилі комахи відрізняються від крилатих?
8. Які ряди належать до первиннобезкрилих комах?
9. Які ряди складають інфракласи Давньокрилі і Новокрилі?
10. За якою ознакою життєвого циклу відрізняються між собою надряди новокрилих комах? Як ці надряди називаються?
11. Які групи рядів виділяються в межах новокрилих комах з неповним та повним перетворенням?
12. Як називається таксон комах, всі представники якого мають повне перетворення? Який ранг має цей таксон?
13. Порівняйте таксономічне положення ряду Тарганів та ряду Жуки в системі комах.

Рекомендована література до лекції:

- 1) Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution / B. Misof [et al.]. // Science. — 2014. — Vol. 346, № 6210. — P. 763–767. *(Найповніша на сьогодні молекулярна філогенія комах; в роботі висловлено припущення щодо часу появи окремих рядів)*
- 2) Progress, pitfalls and parallel universes: a history of insect phylogenetics / K.M. Kjer [et al.]. // J. R. Soc. Interface. — 2016. — Vol. 13. — P. 20160363. *(Огляд основних етапів еволюції уявлень про філогенію комах)*
- 3) Grimaldi D. Evolution of the insects / D. Grimaldi, M. Engel. — Cambridge: Cambridge University Press, 2005. — 755 p. *(У цій багатو ілюстрованій книзі викладено еволюційну історію комах з урахуванням вимерлих груп)*
- 4) Strausfeld N.J. Evolution, discovery, and interpretations of arthropod mushroom bodies / N.J. Strausfeld [et al.] // Learning & Memory. — 1998. — Vol. 5, № 1–2. — P. 11–37. *(Огляд будови і функцій грибоподібних тіл головного мозку комах, в якому йдеться про відсутність складних нюхових структур в мозку давньокрилих комах)*
- 5) Insect morphology in the age of phylogenomics / F. Friedrich [et al.]. // Entomological Science. — 2014. — Vol. 17, № 1. — P. 1–24. *(Стаття про сучасні методи дослідження будови комах)*

Лекція 2

ПОКРИВИ КОМАХ

Гіподерма, шкірні залози. Хімічний склад і шари кутикули. Линяння. Вирости і мікроскульптура кутикули. Забарвлення: природа, функції, формування в онтогенезі, значення візерунку, варіабельність забарвлення.

Покриви комах складаються з тканини *гіподерми*, яка виділяє назовні неклітинний шар — *кутикулу*. Остання значною мірою зумовлює зовнішній вигляд тварини, визначаючи форму тіла, розміри та забарвлення. Кутикула захищає від механічних та хімічних пошкоджень, проникнення паразитів, випаровування та надмірного нагрівання. Кутикулярний покрив комах слугує *екзоскелетом*, до якого прикріплюються м'язи. Як і в інших членистоногих, кутикулярний покрив комах є нерівномірним — він утворює тверді, відносно сталої форми пластинки — *склерити*, та еластичні тонкі ділянки — *мембрани*. Деякі внутрішні порожнини ектодермального походження також вкриті кутикулою, яку називають *інтимою* — це передній та задній відділи кишечника, трахеї, статеві протоки та вивідні протоки гіподермальних залоз.

Кутикулярний покрив у цілому формується за дуже короткий проміжок часу під час линяння. Завдяки особливому хімічному складу та структурі кутикула комах має механічні властивості, які є жаданими в сучасній техніці та матеріалознавстві — вона є твердою та водночас дуже еластичною, міцною на розрив та хімічно стійкою. Тому вивчення кутикули комах належить до пріоритетних напрямів сучасної біоніки.

2.1 Гіподерма. Гіподерма комах здебільшого представлена одношаровим кубічним або циліндричним епітелієм. У більшості комах під час розвитку гіподермальні клітини поділяються, часто стають поліплоїдними, і тільки у личинок перетинчастокрилих та, ймовірно, круглошовних двокрилих (до останніх належить більшість мух), гіподермальні клітини не діляться, а тільки збільшують свої розміри та плоїдність. Поліплоїдними часто є й спеціалізовані клітини гіподерми, як-от залозисті, трихогенні та торможенні клітини сенсорних волосків (детальніше про них розповідається в розділі 8. «Органи чуття і морфо-фізіологічні основи поведінки») тощо. Верхівки гіподермальних клітин несуть короткі *мікроворсинки*, в яких присутні електронно-щільні пластинки. Вважають, що тут містяться важливі для синтезу кутикули складові — хітинсинтетази, актинові філаменти тощо. Основи гіподермальних клітин сильно угнуті й формують так званий *базальний лабіринт*, який є важливим для транспорту речовин. *Базальна мембрана*, яка лежить під гіподермальними клітинами, є неклітинним утвором з колагенових волокон. Вона заряджена негативно, тому є не тільки «механічним ситом», яке пропускає частинки певного розміру, але й

затримує заряджені протеїни гемолімфи. Із боків та знизу гіподермальні клітини омиваються *лімфою*, яка являє собою відфільтровану крізь базальну мембрану гемолімфу. Функції гіподермальних клітин не обмежуються самим тільки транспортом протеїнів для синтезу кутикули — ці клітини мають високу біосинтетичну активність та продукують поліпептиди кутикули і базальної мембрани.

Спеціалізованими гіподермальними клітинами є *залозисті клітини*, які належать до екзокринних залоз, але за планом будови подібні до інших клітин гіподерми. Залозиста клітина часто містить велику кількість апаратів Гольджі, де модифікуються продукти синтезу, та везикули, що їх транспортують. Секрет, що утворився, накопичується в особливому резервуарі й потрапляє назовні через вистелену кутикулою (інтимою) вивідну протоку. Поліплоїдність залозистих клітин сприяє їхній високій біосинтетичній активності.

Існують різні підходи до класифікації залозистих структур комах. Наприклад, за локалізацією залози бувають головними, грудними (торакальними), черевцевими (абдомінальними), лапковими (тарзальними) тощо. За природою секрету та його функціями існують шовкові залози (нижньогубні у гусені, на ділянках копулятивного апарату у самців давньощелепових комах та лускаток, на передніх лапках ембій), воскові залози (на черевці медоносної бджоли, різних частинах тіла щитівок, першому черевному сегменті білокрилок), прикріпні залози (на лапках багатьох комах), змашувальні залози (на пігидії плавунця), відлякуючі залози (передньогрудні залози плавунця, лобні залози термітів) тощо. Проте найбільш вдалим підходом з позицій еволюційного тлумачення вважається класифікація за особливостями морфогенезу. *Прості залозисті клітини* мають план будови окремої гіподермальної клітини; вони можуть бути поодинокими або утворювати залозисті поля. Прикладом останніх можуть слугувати воскові залози на черевці медоносної бджоли та численні залози на тілі давньощелепових комах, які вважають феромонними. *Залозисті комплекси* — це групи спеціалізованих клітин, які утворилися під час мітозу однієї гіподермальної клітини. Наприклад, шкірні залози личинки борошняного хрущака мають центральну залозисту клітину, додаткові залозисті клітини та каналну клітину, що формує вивідну протоку. *Залозисті органи* відрізняються набагато складнішою будовою: вони мають у своєму складі до 5 тисяч залозистих комплексів та простих залозистих клітин, можуть містити спеціальні м'язи. У такий спосіб, зокрема, побудовано пахучі залози на задньогрудях червоноклопа-москалика *Pyrrhocoris apterus* та феромонні тергальні залози терміту *Kaloterme*.

Вплив секрету гіподермальної залози на комах залежить не тільки від його хімічного складу, але й від концентрації. Наприклад, феромони грудних залоз клопів залежно від концентрації можуть викликати оборонну реакцію або втечу. Секрети отруйних залоз мурашок є не

тільки отрутою для ворогів, але й феромонами для самих мурашок й використовуються як слідові мітки при прокладанні фуражувальних стежок. Цікаво, що будова та розташування залозистих структур часто показують і шляхи еволюції групи. Наприклад, дослідження понад 100 видів жуків-гнойовиків виявило, що будова їхніх залозистих структур ускладнювалась паралельно із ускладненням поведінки. У еволюційно просунутих груп гнойовиків феромони гіподермальних залоз не тільки виконують свою первісну функцію — приваблення самок, але й маркують самок після копуляції (щоб до неї не залицялися інші самці), позначають окремі кульки гною (щоб їх не відібрали інші жуки), і навіть відлякують конкурентів — личинок гнойових мух із роду *Calliphora*.

2.2 Хімічний склад кутикули. Кутикула — це складний продукт виділення клітин. Біомеханічно вона являє собою *композиційний матеріал*, в якому комбінація різних компонентів надає кутикулі таких властивостей, яких не має жодна з окремих її складових. У різних ділянках покривів комбінація речовин є різною, отже й кутикула має певні «локальні» властивості — здебільшого певну твердість та еластичність. Основою кутикули є протеїновий матрикс, у який вбудовані хітиновмісні мікрофібрили. Частка хітину в різних ділянках кутикули може сягати 60%, а інших компонентів — ліпідів, фенолових сполук, солей та води — зазвичай не перевищує кількох відсотків.

Хітин належить до біополімерів і за хімічною природою є полі-N-глюкозаміном. Його аміногрупи (до 10 %) можуть бути неацетильованими — саме до них може прикріплюватися вода, надаючи кутикулі певну еластичність. Чим більше води зв'язано з хітином, тим кутикула є еластичнішою. Хітин відкладається у вигляді пучків діаметром 2 нм, так званих *кристалітів*. Методом рентгено-структурного аналізу відповідно до орієнтації ланцюжків та кількості вуглеводних зв'язків розрізняють α -, β - та γ -хітин. У комах зустрічаються усі три типи, проте найчастіше — α -хітин, ланцюжки якого розміщені антипаралельно, а вміст вуглеводних зв'язків дуже високий. Саме через свою структуру α -хітин не набрякає у воді, є стійким до дії спиртів, слабких кислот та органічних розчинників. Синтез хітину регулюється гормонально. Цей полімер продукують гіподермальні клітини, використовуючи дисахарид трегалозу, що циркулює в гемолімфі. Тривалий час вважали, що до синтезу хітину здатні тільки клітини ектодермальної природи. Пізніше хітинові мікрофібрили були знайдені також у перитрофічній мембрані, яку виділяють ентодермальні клітини середньої кишки (докладніше див. розділ 4.2.2 «Середня кишка»).

Хітин не є унікальною сполукою членистоногих. Він присутній у гідроїдних поліпів, губок, моховаток, молюсків і навіть у хордових тварин — в перитрофічній мембрані покривників, міжзябрових перетинках ланцетника *Branchiostoma floridae*, шкірі костистої риби-собачки *Lipophrys trigloides*.

Хітин ніколи не зустрічається в природі як окрема речовина, а завжди формує асоціації із протеїнами, які у електронному мікроскопі виглядають як *мікрофібрили*.

Протеїни, на відміну від хітину, є надзвичайно різноманітними. Кожен вид комах, як правило, має 50–100 різних протеїнів кутикули. Функціональне значення такої різноманітності досі невідоме. Синтез кутикулярних протеїнів відбувається у жировому тілі.

У 1960 році данський ентомолог Торкель Вайс-Фог, який вивчав політ сарани, відкрив новий кутикулярний протеїн із незвичними гумоподібними властивостями, який автор назвав *резиліном*. Цей надзвичайно пружний білок є безбарвним та прозорим, під електронним мікроскопом виглядає неструктурованим і складається із тривимірної сітки протеїнових ланцюжків, які з'єднані рідкісними, здатними до флюоресценції похідними тирозину. Резилін може розтягуватися на 200% від первісної довжини й повертатися до первісної форми без помітних ушкоджень, він не змінює свої властивості ані при сильному охолодженні, ані при нагріванні до 125 градусів, ані під дією спирту чи формаліну. Ймовірно, резилін присутній у багатьох комах, особливо в тих місцях, які потребують особливої еластичності та здатності запасати енергію. Його було знайдено в крилах бабок та сарани, в хоботку метеликів, стридуляційному апараті цикад та стрибальних ногах бліх, у прикріплених подушечках (ароліумах) на лапках перетинчастокрилих. На сьогодні резилін залишається найбільш ефективним еластомером серед усіх відомих людству. Вчені дуже високо оцінюють його потенціал для спортивного взуття, мікроелектроніки та медицини — зокрема, для створення нанопружин, каркасу для розвитку клітин в хронічних ранах, у судинній терапії та в складі біосенсорів.

Інший важливий компонент кутикули комах складають *ліпіди*, які синтезуються особливими клітинами *еноцитами*. Еноцити мають ектодермальне походження і закладаються у вигляді сегментарно розташованих груп клітин, локалізація яких в дорослої комахи може бути різною — в гіподермі, між покривами і м'язами, серед лопатей жирового тіла тощо. Кутикулярні ліпіди сконцентровані у верхньому шарі кутикули — епікутикулі. Цікаво, що в комах «чужорідні» ліпіди можуть поглинатися через кутикулу, перетворюватися у «власні» нові сполуки, які вже за кілька хвилин транспортуються у зворотному напрямку й відкладаються на поверхні кутикули.

У восковому шарі епікутикули (див. нижче) містяться різноманітні *сигнальні речовини*, які виконують цілу низку важливих функцій. *Феромони* допомагають розпізнавати особин іншої статі, а в деяких комах — й представників інших видів та каст. *Кайромони* викликають у

паразитичних комах пошукову поведінку та відкладання яєць. Z-9-пентакоза, яку містить лялечка шершня, викликає терморегуляційну поведінку робочих особин, які за нею наглядають. Речовини із антибіотикоподібними властивостями знищують поселення бактерій та грибів на кутикулі, особливо у водних комах. Джміль *Bombix mori* секретує низькомолекулярні жирні кислоти, які протидіють грибовій інфекції. Хімічний склад компонентів кутикули використовують для розрізнення видів та вивчення споріднених зв'язків між групами. Цей напрям ентомології називається *хемотаксономією комах*.

Про закономірності розміщення в кутикулі комах її *неорганічних складових* вчені дізналися тільки нещодавно. Стало відомо, що частини кутикули, які зазнають особливих механічних впливів, часто укріплені за допомогою металів. Наприклад, у перелітної сарани *Locusta migratoria*, яка харчується жорсткою травою, різальний край мандибул вдвічі твердіший за інші ділянки, причому розподіл міцності кутикули на правій та лівій щелепах є несиметричним, що зумовлює ефект «самозагострювання» щелеп. Виявилось, що твердіші ділянки щелеп не тільки є більш склеротизованими (про природу склеротизації див. розділ 4.2. «Линяння»), але й містять цинк. Вчені припускають, що підвищений вміст *цинку* та *мангану* у мандибулах притаманний усім рослиноїдним комахам. Наприклад, мандибули інших саранових, паличників та гусениць метеликів також містять цинк, у багатьох жуків — манган, в мурашок та деяких жуків — і цинк, і манган. *Залізо* присутнє в щелепах багатьох тарганів та щипавки *Forficula auricularia*. У щелепах усіх досліджених на сьогодні комах знайдено *силіцій*. *Вуглекислий кальцій* відмічений у личинок мух-коловодниць з родини Stratiomyidae, де його вміст може сягати 75% сухої ваги комах, а також у деяких метеликових комарів з родини Psychodidae і в лялечках дрозофіл.

У комах, які споживають тверду їжу (сарани, листоїдів, водних личинок комах, які зішкрябують водорості, особливо діатомові), ротові органи поступово стираються і здатні відновлюватися тільки під час линяння. При цьому сильне зношення ротових органів корелює з більшою кількістю линянь. Зокрема, одноденки-зішкрябувачі з родини Neptageniidae мають біля 50 личинкових стадій, а представники родин із іншим способом живлення — тільки 10–30. Личинки волохокрильців з родини Glossosomatidae, які живляться водоростями, мають 7–8 личинкових стадій, а інші види — зазвичай тільки 5.

2.3 Шари кутикули. Кутикула комах є багатошаровим утвором. Розрізняють позбавлений хітину зовнішній шар — *епікутикулу*, та хітиновмісний внутрішній — *прокутикулу*. Якщо прокутикула зазнає склеротизації, вона поділяється на склеротизований зовнішній шар — *екзокутикулу* та несклеротизований внутрішній — *ендокутикулу*. Товщина екзо- та ендокутикули значно варіює не тільки між видами, але й в різних ділянках

тіла та на різних стадіях розвитку комах. Багато личинок комах зовсім не мають екзокутикули, а кутикула жуків складається практично тільки з неї.

Епікутикула є найтоншим шаром кутикули. Вона позбавлена хітину і за механічними властивостями нагадує лак. Епікутикула вкриває все тіло комах, але може бути й відсутня в певних його ділянках, наприклад, в хеморецепторах. Виділяють 4 шари епікутикули: *цементний, восковий, зовнішня епікутикула (кутикуліновий)* та *внутрішня епікутикула*.

Цементний шар відкладається на поверхні кутикули у вигляді суцільного або фрагментованого сильно склеротизованого шару. Він присутній в багатьох наземних комах і відсутній у водяних комах, в личинок двокрилих та в деяких наземних видів (наприклад, в медоносної бджоли). Головною функцією цементного шару є захист внутрішніх шарів кутикули від механічних пошкоджень.

Восковий шар утворюється під час линяння після інших кутикулярних шарів. Вважають, що він складається з ліпопротейнів, які постачає гіподерма або еноцити (див. розділ 5.2.1 «Жирове тіло»). Компоненти воскового шару транспортуються на поверхню кутикули через особливі канали і під час транспортування видозмінюються. Ліпіди воскового шару в прісноводних комах перешкоджають надмірному обводненню тіла, а у наземних — висиханню через надмірне випаровування води.

Восковий шар на крилах бабок не тільки запобігає намоканню та злипанню крил комах, яка потрапила у воду. Можливо, він відіграє певну роль у комунікації комах, адже відбиваючи ультрафіолетові промені, восковий покрив робить помітнішими подряпини на поверхні крил, а такий візерунок може слугувати показником віку особини.

Зовнішня епікутикула, або кутикуліновий шар містить здебільшого ліпіди та склеротизовані білки і мало розтягується, тому при потребі у значній деформації кутикули, наприклад в черевці комах-кровососів, він утворює численні згортки. Кутикуліновий шар виникає під час линяння з апікальних ділянок гіподермальних клітин, тому мікроскульптура кутикули часто повторює мозаїку гіподермальних клітин.

Внутрішня епікутикула, або протеїновий шар відсутня тільки у трахеолах (див. розділ 6.2.1 «План будови трахейної системи»). До її складу входять склеротизовані протеїни, ліпіди, ліпопротейни та фенольні сполуки. Вважають, що внутрішня епікутикула може слугувати резервуаром різних позаклітинних компонентів, наприклад, ферментів.

Багато інсектицидів контактної дії, наприклад, хлорорганічні сполуки (ХОС), як-от дихлордифенілтрихлоретан (ДДТ) і гексахлорциклогексан (ГХЦГ), здатні розчинятися в кутикулярних восках і легко проникати в організм комах крізь тонкі ділянки епікутикули. Деякі з них

викликають порушення транспорту води через покриви: отруєні комахи інтенсивно втрачають воду внаслідок її випаровування крізь покриви та дихальця.

Прокутикула складається з пластинок, або *ламель* (ламельля (лат.) – пластинка), які у *екзокутикулі* є тоншими та слабкіше вираженими, ніж в *ендокутикулі*. Кожна пластинка складається з багатьох шарів хітиновмісних мікрофібрил, причому в кожному шарі мікрофібрили розташовані паралельно. Орієнтація мікрофібрил в сусідніх шарах може бути однаковою (лінійне розташування), але часто вона відповідає поширеному в природі принципу «фанери», за якого напрямок волокон в сусідніх шарах змінюється і конструкція набуває особливої міцності (гвинтове розташування). Гвинтове та лінійне розташування мікрофібрил можуть комбінуватися в складніші структури. Прокутикула комах пронизана поровими каналами. Під час линяння кожна гіподермальна клітина формує до 200 виростів, які після линяння втягуються в клітину, залишаючи поровий канал в кутикулі. Порові канали прокутикули продовжуються й в епікутикулі — тут вони називаються восковими і використовуються для транспортування речовин до зовнішніх шарів кутикули. У деяких видів комах (наприклад, личинок кровосисних комарів та мух) та на деяких ділянках тіла (наприклад, у трахеях) порові канали можуть бути відсутні.

Вище йшлося про те, що механічні властивості кутикули здебільшого залежать від вмісту води, яка може утримуватися внаслідок капілярних або молекулярних взаємодій. Чим більше води містить кутикула, тим м'якішою (еластичнішою) вона є. Вміст води залежить також від ступеня склеротизації кутикули — темна, сильно склеротизована кутикула зазвичай (але не обов'язково!) є твердішою та міцнішою. Під час голодування комахи ендокутикула може зазнавати ферментативного розщеплення з утворенням поживних речовин.

2.4 Линяння. Процес линяння стимулюється гормоном линяння — екдизоном (див. розділ 5.2.1 «Жирове тіло») і розпочинається *аполізом* — відокремленням старої кутикули від гіподерми, а закінчується скиданням старих кутикулярних покривів — *екзувією*. Перед линянням гіподермальні клітини збільшуються в об'ємі й починають мітотично ділитися (крім личинок мух — див. вище). У цей момент у їхніх апікальних частинах реєструються численні вакуолі, які, як припускають, містять або ферменти, необхідні для лізису старої ендокутикули, або матеріал для побудови нової. Пухирці виливають свій вміст у проміжок між гіподермою та кутикулою. В основі старої ендокутикули виникає тонкий прозорий шар — *линяльна мембрана*, яка згодом склеротизується і стає стійкою до дії ферментів. Крізь лinyaльну мембрану проростають відростки гіподермальних клітин, а між лinyaльною мембраною та старою ендокутикулою виникає простір, який називають *екзувіальною порожниною*. До екзувіальної порожнини по відростках гіподермальних клітин потрапляє екзувіальна рідина, яка містить

неактивовані ферменти. У екзувіальній порожнині ферменти активуються і починають руйнувати стару ендокутикулу (сильно склеротизовану екзокутикулу вони не здатні розчинити). Продукти розпаду поглинаються клітинами гіподерми і надалі використовуються для побудови нової кутикули. Першим під час линяння виникає тонкий кутикуліновий шар, за яким починається відокремлення нової внутрішньої епікутикули та прокутикули. Нова кутикула виникає досить швидко і має чітку структуру. Вважають, що орієнтацію мікрофібрилам надають рухомі ворсинки гіподермальних клітин.

Формування ендокутикули комах підпорядковане циркадним ритмам¹. Зокрема, показано, що в гомілках багатьох комах закономірно чергуються шари із гвинтовою та лінійною орієнтацією мікрофібрил, причому у цвіркунів та тарганів кожна пара шарів (гвинтовий та лінійний), утворюється протягом 24 годин. У цвіркунів секреція елементів нової кутикули залежить від світлового режиму, а в тарганів циркадні ритми мають ендогенну (внутрішню) природу: ампутована на початку линяння і розміщена в особливий розчин нога таргана виділяє елементи кутикули незалежно від зміни освітлення чи температури. Самий «циркадний годинник» таргана, можливо, локалізований в гіподермальних клітинах.

Завдяки скороченню скелетної мускулатури гемолімфа нагнітається в голову та груди і збільшує їхній об'єм. Старі покриви лускають у певних несклеротизованих ділянках — *линяльних швах* — на спинній частині голови та грудей і скидаються у вигляді суцільної шкірки — *екзувія*. Одночасно скидають свій кутикулярний покрив ектодермальні відділи кишечника, трахеї та вивідні протоки гіподермальних залоз. Комаха, що линяє, ковтає повітря або воду, або по чергову перекачує гемолімфу в різні ділянки тіла, внаслідок чого новоутворені зморшкуваті покриви поступово розправляються. Тільки після цього розпочинається процес *склеротизації* нової *екзокутикули*, внаслідок якої м'яка кутикула щойно перелинялої комахи твердне. Процес склеротизації контролюється гормонально за участі гормону *бурсикона*, що його синтезують нейросекреторні клітини задніх гангліїв черевного нервового ланцюжка (див. розділ 9.7 «Ендокринна система комах»). Довести, що бурсикон виділяється в задній частині тіла, можна під час простого досліду: якщо таргану, який щойно перелиняв, накласти лігатуру між грудьми і черевцем, то груди залишаться м'якими й світлими, а черевце сформує нормальне забарвлення й затвердне. Хімічна сутність склеротизації полягає у зв'язуванні вільних аміногруп кутикулярних білків фенольними сполуками. Окрім формування міцних поперечних містків між білковими ланцюжками, фенольні сполуки заповнюють порожнини між білками та кристалітами хітину і стабілізують кутикулу в механічному відношенні.

¹ Циркадні ритми пов'язані зі зміною дня і ночі.

Відомо, що склеротизація кутикули комах тісно пов'язана з її *меланізацією*, тобто формуванням темного забарвлення за участі пігменту меланіну. Характер цього зв'язку й досі остаточно не з'ясований. Вважають, що утворення меланінів та їхнє подальше відкладення в покривах є захисною реакцією, яка призначена зв'язати отруйні фенольні сполуки, що вони утворюються під час склеротизації. Можливо саме тому найміцніша, найбільш склеротизована кутикула у комах має темне забарвлення.

2.5 Вирости і мікроскульптура кутикули. Кутикулярний покрив комах зазвичай скульптурований у вигляді ямок, морщинок, бородавок, комірок тощо, або несе шипики та лусочки, утворені самою тільки епікутикулою. Часто гексагональна мікроскульптура поверхні кутикули відбиває мозаїку гіподермальних клітин. Кутикулярні вирости комах класифікують залежно від їх іннервації та функцій, але найчастіше — за походженням. Розрізняють: (1) багатоклітинні вирости, гіподермальні клітини яких є недиференційованими; (2) багатоклітинні вирости, гіподермальні клітини яких є спеціалізованими; (3) одноклітинні вирости; (4) субклітинні вирости.

Вирости з недиференційованими гіподермальними клітинами мають вигляд гребнів, рогів, зубців, шипів, вивертальних «залоз» тощо, які можуть слугувати різноманітним цілям: захист, участь у розмноженні, копання. Якщо кутикула в основі такого виросту є несклеротизованою, виріст є рухомим (такими, наприклад, є кігтики на лапках комах). Аналогічні вгортання покривів всередину тіла є елементами *ендоскелету*, до якого прикріплюються м'язи. Найскладніше побудований ендоскелет міститься в головній капсулі комах і називається *тенторіум*, а також у грудних сегментах комах, які вправно літають.

Виростами, які утворені диференційованими гіподермальними клітинами, є *волоски* та їхні похідні. Первісно волосок утворюється за участі трьох типів клітин: *трихогенна клітина* виділяє кутикулу, *тормогенна* — обгортає трихогенну і формує основу волоска та зчленівну мембрану, а *сенсорна* — представлена біполярним нейроном, аксон якого тягнеться до центральної нервової системи. Отже волоски комах первинно є сенсорними структурами. Відповідно до властивої їм функції волоски можуть бути розгалуженими та перистими (як в багатьох бджіл — для збирання пилку), стрілоподібними (як в личинок жуків-антренусів — для захисту), розширеними на верхівці (як на ногах водяних жуків — для прикріплення). Особливі гідрофобні волоски запобігають змочуванню водних комах (клопів-водомірок, жуків-водолюбів, личинок кровосисних комарів тощо). Отруйні волоски, притаманні гусеницям деяких метеликів, часто є тонкими, зазубреними і легко відламуються — вони сполучені із залозистими клітинами гіподерми, що виробляють отруту.

Видовжені й потовщені волоски комах називають *хетами*, або *щетинками*. Їхні розміри, форму та розташування, *хетотаксію*, використовують у таксономії комах для визначення комах, здебільшого попелиць, мух, личинок метеликів та жуків.

Лусочки також являють собою видозмінені волоски, проте на відміну від останніх, є нерухомими виростами кутикули. Лусочки відіграють головну роль в створенні структурного забарвлення — їхня поверхня складно скульптурована, що забезпечує інтерференцію та/або дифракцію променів світла. Лусочки властиві не тільки метеликам, але й первиннобезкрилим комахам, а також жукам та двокрилим. Лусочки здебільшого не мають зв'язку з нервовою системою, проте в лускатки цукрової *Lepisma saccharina* вони іннервуються сенсорною клітиною і мають значення як механорецептори.

Своєрідним різновидом лусочок комах є *андроконії*, або «пахучі» лусочки, які сполучені із залозою, що виробляє статеві феромони. Андроконії розташовані переважно на крилах, або рідше — на черевці чи ногах самців метеликів. Запах феромонів іноді настільки потужний, що відчутти його здатна й людина. Наприклад, тропічний метелик німфаліда *Prepona* пахне ваніллю. Мають відчутний запах й самці біланів та махаона, які зустрічаються в Україні. Андроконії зазвичай розміщені полями, що часто помітні зовні як темні плями й мають діагностичне значення (як наприклад у головчаків та сатирів). Іноді андроконії (як це не дивно звучить, адже андроконії дослівно означає «чоловічий пилок») зустрічаються й у самок метеликів. Зокрема, в самки цитринця *Gonepteryx rhamni* китиці запашних волосків розміщені на останніх сегментах черевця, вгорнуті всередину черевця і вивертаються назовні тільки за потреби.

Окрему групу нерухомих кутикулярних виростів, які не пов'язані з гіподермою і складаються здебільшого із епі- та екзокутикули, становлять несправжні волоски — аканти та мікротрихії. Якщо над однією гіподермальною клітиною утворюються один виріст кутикули, його називають *акантом*, а якщо багато — їх називають *мікротрихіями*. Розгалужені несправжні волоски біля стигм трахей у багатьох комах захищають їх від забруднення або вторгнення паразитів. У водних мешканців такі волоски через свої гідрофобні властивості перешкоджають проникненню води в дихальну систему. Тенідії трахей (див. розділ 6.2.1 «План будови трахейної системи») — це також видозмінені несправжні волоски (типу мікротрихій). Несправжні волоски на лапках разом із секретом спеціальних залоз допомагають комахам чіплятися до різних гладеньких поверхонь — листків рослин або віконного скла, до тіла самки під час копуляції, а ектопаразитам — до тіла хазяїна.

2.6 Забарвлення. Разом із формою та розмірами тіла, забарвлення є однією із важливих діагностичних характеристик комах. У своїй основі будь-яке забарвлення виникає внаслідок процесу взаємодії променів світла з об'єктом. Якщо всі промені світла відбиваються рівномірно, об'єкт сприймається як білий. Якщо всі промені поглинаються об'єктом, він здається чорним. Якщо поглинаються промені тільки певної довжини хвилі, а інші відбиваються, об'єкт видається кольоровим. Кутикулярний покрив може бути прозорим (як наприклад у багатьох личинок двокрилих та жуків), тоді забарвлення визначають пігменти, які містяться в гіподермі або у внутрішніх органах тварини. Проте найчастіше, саме кутикула відбиває промені світла і тому впливає на (а іноді й зумовлює) забарвлення комах.

Забарвлення може мати не тільки сигнальне значення для тварини, але й викликати певну фізіологічну реакцію, наприклад, послаблювати або підсилювати нагрівання тварини сонячними променями. Нещодавно вчені з'ясували, що північні європейські популяції метеликів та бабок є в середньому темнішими за південні. Також із плином часу в середньому метелики і бабки ставали світлішими, що може свідчити про реакцію комах на глобальне потепління в Європі.

Джерело забарвлення за локалізацією класифікують на: (1) супракутикулярне — розташоване на поверхні кутикули (наприклад, відкладання восків), (2) кутикулярне, (3) гіподермальне, (4) субгіподермальне — містяться під гіподермою (наприклад, в жировому тілі, порожнині тіла або в кишечнику). За фізичною природою розрізняють фізичне (структурне, або оптичне) забарвлення, та хімічне (пігментне) забарвлення.

Фізичне (структурне, або оптичне) забарвлення виникає внаслідок оптичних процесів, які відбуваються на поверхні кутикули та інших структурних складових покривів. Рівномірне розсіювання променів на відносно великих кристалах воску епікутикули викликає появу білого забарвлення (наприклад, на поверхні тіла білокрилок з родини Aleyrodidae та пилокрилів з родини Coniopterygidae). Якщо кристали воску є дрібнішими, розсіювання відбувається нерівномірно і тварина набуває блакитного забарвлення. Наприклад, самці багатьох бабок з родів *Orthetrum* та *Lestes* з віком набувають блакитного забарвлення внаслідок відкладання дрібних кристалів воску на поверхні тіла.

Оптичні явища на структурах, розміри яких менші за довжину хвилі, зумовлюють появу металевоблискучого та переливчастого забарвлення комах. Відбиття сонячних променів від різних, поверхневих і глибших, спрямованих паралельно поверхні, шарів кутикули спричинює інтерференцію на тонких плівках, і як наслідок, підсилення відбиття променів певної довжини хвилі. Важливу роль в формуванні такого типу забарвлення відіграють певні показники кутикули, зокрема, товщина

прозорих шарів, відстань між ними та їхня кількість. Доведено, що інтерференційне походження має забарвлення багатьох металево-блискучих жуків, ос-блискіток з родини Chrysidae та метеликів з родини Uraniidae. Інтерференційне забарвлення часто видається переливчастим, тобто відтінки кольорів змінюються залежно від кута зору спостерігача. Дифракційне забарвлення виникає внаслідок взаємодії променів світла з кутикулою, вкритої дуже дрібними реберцями, розміри яких зіставні з довжиною світлової хвилі. Унаслідок виникає ефект світлового фільтру і з'являється яскраве забарвлення, на тон якого не впливає кут зору спостерігача. Ймовірно, яскраве металічне забарвлення багатьох комах виникає внаслідок комбінації декількох оптичних ефектів. Наприклад, яскраве забарвлення крил тропічних метеликів з роду *Morpho* зумовлене особливою будовою їхніх лусочок, на поверхні яких містяться складні, «етажеркоподібні» структури з паралельними рядами дрібних «поличок».

Ще одним нещодавно відкритим типом структурного забарвлення є розсіювання світла на наносферах, які містяться в гіподермальних пігментних клітинах. Наприклад, бабки з неметалічним яскраво-блакитним забарвленням (*Enallagma*, *Anax*) мають гіподермальні клітини із щільно розташованими наносферами, які розсіюють світло, причому ті лежать над включеннями пігментів омахромів (див. далі). За зміни температури, гранули омахромів здатні мігрувати по клітині, змінюючи забарвлення комах. Припускають, що саме міграція омахромів пояснює існування кольорових форм у деяких видів бабок.

Хімічне (пігментне) забарвлення викликане взаємодією променів світла з окремими молекулами — пігментами. *Меланіни* утворюються внаслідок полімеризації фенольних сполук (про зв'язок між меланізацією та склеротизацією було згадано вище). Вони синтезуються та відкладаються в кутикулі у вигляді грудок різного розміру, які зумовлюють рудувате, коричневе або чорне забарвлення комах. Рівень меланізації визначається генетично. Окрім звичайних форм, в природі зустрічаються комахи-меланісти (чорні, або принаймні дуже темні комахи з високим рівнем меланізації), рудіністи (рудуваті комахи, темний колір яких замінений на червонуватий внаслідок нестачі деяких ферментів — часто це відбувається в умовах зниженої температури, взимку та в горах) та альбіноси (комахи, рівень меланіну яких є дуже низьким). У комах практично будь-яке чорне забарвлення викликане відкладанням меланінів. *Птерини* утворюються з птеридину — це максимально насичені азотом пігменти комах, які здатні до автофлюоресценції в ультрафіолетових променях. Вони синтезуються в жировому тілі та відкладаються там само, а також у гіподермі, кутикулі та в очах. Птерини часто зустрічаються у метеликів, надаючи крилам забарвлення від білого і жовтого до червоного. Жовті плями на тілі паперових ос також зумовлені відкладанням птеринів. Внутрішньовидова варіація забарвлення деяких метеликів виникає через різне співвідношення птеринових форм.

Вважають, що птерини виникли як екскреторні продукти, але пізніше пігментна функція витіснила екскреторну. Аргументом на користь цієї гіпотези є схожість біохімічних циклів, в результаті яких утворюються птерини та екскреторні продукти, а також наявність птеринів в *меконії* деяких комах (див. розділ 4.2.3 «Задня кишка»). *Омохромі* синтезуються в гіподермі, відкладаються там же і в очах. Ці пігменти зв'язані з білками хромопротеїнами, причому колір залежить від білка-носія і може варіювати від жовтого до яскраво червоного і коричневого. Зокрема, червоний колір бабок з роду *Crocothemis* зумовлений відкладанням омохромів. *Білівердин*, який належить до групи тетрапіролів, знайдено у богомолів та паличників. Залежно від стану (окислений чи відновлений) білівердин міняє свій колір від кремового до зеленого і цим зумовлює зміну кольору тіла комах. *Хінони (антрахінони)* синтезуються комахами із рослинних попередників. Зокрема, мексиканська кошеніль *Dactylopius coccus*, яка ссе соки на кактусах опунціях, для захисту від хижаків використовує кармінову кислоту. Пігменти *афіни*, які являють собою полімерні антрохінони, знайдено у забарвлених в темний колір попелиць.

Навіть в еру синтетичних пігментів, натуральний пігмент *кармін*, який здобувають із кошенілі в промислових масштабах, використовують в парфумерії, як харчову добавку E120 та для фарбування гістологічних препаратів.

Окрему групу пігментів комах становлять сполуки рослинного походження — *каротиноїди (ліпохромі)*, *флавоноїди* та *антоціани*, які комахами отримують із їжі та накопичують в своєму тілі. Зокрема, червоний колір личинки колорадського жука зумовлений наявністю в її гемолімфі каротинів та ксантофілів. Забарвлені в червоний колір хижі клопи-редувіїди отримують каротиноїди із своєї здобичі — комах, які, в свою чергу, споживають каротиноїди разом із рослинною їжею.

В 2010 році було показано, що горохова попелиця *Acyrtosiphon pisum* здатна самостійно синтезувати каротиноїди, що визначають, яким буде колір комах — білим, жовтим або зеленим. Попелиці набули здатності синтезувати каротиноїди внаслідок переносу генів від грибів. Комахами використовують ці пігменти в імунних реакціях, а також для синтезу деяких вітамінів.

2.7 Онтогенез, варіабельність та функції забарвлення. Зазвичай тіло комахи вкрите характерним візерунком, який може варіювати в межах виду та впродовж життя тварини. Візерунок дорослих комах (імаго) формується впродовж різних етапів онтогенезу. Мікроскульптура кутикули, яка бере участь в формуванні структурного забарвлення, закладається на попередній стадії розвитку (на стадії личинки останнього віку — у комах з неповним перетворенням, на стадії лялечки — у комах з повним перетворенням), а остаточного вигляду набуває в процесі склеротизації покривів. Меланіни

відкладаються пізніше за інші пігменти, часто вже в процесі склеротизації покривів, тому комаха, що щойно перелиняла, має бліде забарвлення, і тільки її очі та ротові органи є темнішими. Відкладання восків на поверхні кутикули впродовж імагінального життя комахи може зумовлювати зміну забарвлення з віком (див. вище).

Як і в інших тварин, візерунок на тілі комахи може мати маскувальне або сигнальне значення. *Криптичний* (маскувальний) візерунок призначений зробити комаху непомітною для хижаків і може функціонувати за такими головними принципами: (1) криптизм — це здатність комахи візуально зливатися з навколишнім середовищем; (2) дизруптивне забарвлення — візуально розчленовує силует комахи і ускладнює сприйняття контурів й розмірів її тіла хижаком; (3) забарвлення за принципом оберненої протитіні (принципом Тейера) — позбавляє комаху різких контурів на певному тлі за певного напрямку освітлення; (4) схожість з неістивними об'єктами — ускладнює розпізнавання хижаком потенційної здобичі серед навколишніх неістивних об'єктів (наприклад, більшість паличників схожа на гілочки і листки рослин). *Сематичний* (сигнальний) візерунок призначений привернути увагу хижака або конспецифічної особини і може функціонувати за такими головними принципами: (1) апосематичний (застережний) візерунок — попереджує про потенційну небезпеку комахи, відлякує від неї; (2) мюлерівська мімікрія — проявляється в схожості неістивних або небезпечних комах між собою (наприклад, оси і бджоли, які жалять, мають схожий візерунок на черевці із світлих і чорних поперечних смуг, що чергуються); (3) бейтсівська мімікрія — проявляється в схожості деяких безпечних комах з небезпечними організмами (наприклад, безпечні мухи-повисюхи з родини Syrphidae, подібно до жалких перетинчастокрилих, мають візерунок на черевці із світлих і чорних смуг, і навіть повторюють характерні для ос та бджіл рухи черевцем).

Зміни забарвлення комах поділяють на повільні та швидкі. Повільна зміна забарвлення є *морфологічною* за своєю природою, тобто являє собою необоротні зміни в кількості пігментів, що викликані зовнішніми чинниками. За таким механізмом відбувається хроматична адаптація комах до зміненого навколишнього середовища (наприклад, у мешканців пожарищ), формуються сезонні форми (внаслідок зміни фотоперіоду та спектрального складу світла). Морфологічні зміни забарвлення контролюються гормонально, причому головне значення мають *прилеглі тіла* (див. розділ 9.7 «Ендокринна система комах») та органи зору (фасеткові очі та латеральні вічка).

Маніпулюючи з тривалістю фотоперіоду, вченим вдалося отримати в лабораторії різні сезонні форми цвіркунів, цикад, метеликів та попелиць. Змінюючи співвідношення речовин в кормовій рослині можна викликати утворення однієї із двох сезонних форм гусениці метелика-п'ядуна *Nemoria arizonaria*. Гусениця першої генерації, яку годують пилком дуба, виростає в жовтувату пухнасту гусеницю

весняної генерації, схожу на суцвіття дуба, якою вона живиться в природі. Якщо гусеницю годувати їжею з високим вмістом танинів та клітковини, вона перетворюється на сіро-зелену гладеньку гусеницю літньої генерації, яка в природі споживає дубове листя.

Швидкі *фізіологічні* зміни забарвлення є оберненими і виникають внаслідок переміщення гранул пігменту в клітині або зміни форми пігментної клітини. Наприклад, паличник реагує на дотик, вологість, освітлення, зміну дня і ночі, змінюючи свій колір. При цьому пігменти мігрують від основи пігментної клітини до її верхівки та в зворотному напрямку й викликають потемніння та посвітління тварини. Фізіологічна зміна забарвлення також знаходяться під гормональних контролем.

Внутрішньовидова варіабельність забарвлення комах є наслідком складної взаємодії низки ендегенних (генетичних, фізіологічних) та екзогенних (абіотичних та біотичних) чинників. У комах розрізняють *популяційну варіабельність* забарвлення (наявність кольорових морф в межах однієї популяції), *видову варіабельність* (в межах одного виду, наприклад, статевий диморфізм), *географічну варіабельність* (наприклад, широтну та висотну мінливість), *сезонну мінливість*. До абіотичних чинників, які впливають на забарвлення комах, окрім вже згаданого вище фотоперіоду, належать вологість, температура та освітлення. *Поліморфізм* у комах відіграє важливу роль при взаємодії конспецифічних особин (тобто особин одного виду), а також — з хижаками, паразитами та видами-конкурентами.

Загальновідомим прикладом внутрішньовидового поліморфізму є наявність поодинокі та стадної форм у деяких саранових (наприклад, у перелітної сарани *Locusta migratoria* та пустельної, або африканської, сарани *Schistocerca gregaria*). Поодинокі форма розвивається за умов низької щільності популяції і відрізняється більшими розмірами, зеленим забарвленням, відсутністю схильності до утворення колоній та нічною активністю. Стадна форма утворюється в популяціях високої щільності і відрізняється дрібнішими розмірами, строкатим чорно-жовтим забарвленням, яскраво вираженою агрегаційною поведінкою, денною активністю та здатністю перелітати на великі відстані. Зміни розвитку сарани відбуваються за такою схемою: зростання щільності популяції > зміни в секреції гормонів > зміни в фізіології і, як наслідок, в забарвленні і розмірах частин тіла > зміни в поведінці. Як саме зміна щільності популяції впливає на фізіологію комах, залишається нез'ясованим. Ймовірно, каскад фізіологічних змін запускаються частими відштовхуваннями задніми ногами, що їх вимушена робити сарана при зустрічі з конспецифічною особиною за умов підвищеної щільності популяції, або на розвиток стадної форми впливають візуальні стимули. Поліморфізм саранових не має генетичної природи і є відносно дискретним, тобто є прикладом *поліфенізму*. Іншим прикладом поліфенізму є наявність каст у мурашок (робочі, солдати,

статеві особини), розвиток яких залежить від особливостей вигодовування личинок, а не від генетичних особливостей особин.

Питання для самоконтролю:

1. Перерахуйте шари, з яких шарів складається стінка тіла комах.
2. За яким принципом класифікують гіподермальні залози комах? Наведіть приклади.
3. Назвіть головні функції кутикули комах.
4. Перерахуйте шари кутикули. Які функції притаманні кожному шару?
5. За рахунок яких процесів та яких складових може підвищуватися міцність кутикули?
6. Що собою являє резилін? Де він міститься?
7. Опишіть етапи линяння комах.
8. Що собою являє процес склеротизації кутикули?
9. Що собою являє ендоскелет? Які ендоскелетні елементи ви знаєте?
10. Яку функцію виконують андроконії і де вони містяться?
11. Які функції можуть виконувати одноклітинні та субклітинні вирости кутикули?
12. Які фізичні явища лежать в основі оптичного забарвлення комах? Наведіть приклади.
13. Які пігменти, синтезовані самою комахою, ви знаєте?
14. Який зв'язок існує між меланізацією та склеротизацією кутикули?
15. Якою може бути природа білого забарвлення комах? Відповідь проілюструйте прикладами.
16. Чим відрізняються криптичний та семаптичний візерунки? Наведіть приклади.
17. Від чого залежить варіабельність забарвлення комах?
18. Наведіть визначення поліфенізму у комах. Яким комахам властиве це явище?

Рекомендована література до лекції:

- 1) Gorb S.N. Attachment devices of insect cuticle / S.N. Gorb. — Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers, 2001. — 305 p. *(Книга українського та німецького ентомолога висвітлює сучасні уявлення про будову та функції виростів кутикули)*
- 2) Casas J. Advances in Insect Physiology: Insect Integument and Colour / J. Casas, S.J. Simpson. — London: Academic Press as an imprint of Elsevier, 2010. — 364 p. *(Книга присвячена молекулярним, фізіологічним та структурним особливостям формування забарвлення у комах)*
- 3) Prum R.O. Blue integumentary structural colours in dragonflies (Odonata) are not produced by incoherent Tyndall scattering / R.O. Prum, J.A. Cole, R.H. Torres // J. Exp. Biol, 2004. — Vol. 207. — P. 3999–4009. *(Стаття про розсіювання світла на наносферах в гіподермі у бабок)*
- 4) Global warming favours light-coloured insects in Europe / D. Zeuss [et al.] // Nature Communications. — 2014. — Vol. 5. — P. 3874. *(Стаття про фізіологічні наслідки забарвлення комах)*

Лекція 3

ОПОРНО-РУХОВА СИСТЕМА ТА МОРФО-ФУНКЦІОНАЛЬНА СПЕЦІАЛІЗАЦІЯ ТАГМ

Характер сегментації комах, будова сегменту, способи з'єднання склеритів. Особливості організації мускулатури комах та з'єднання м'язів з кутикулою. Голова: будова, придатки, функції. Будова та функції грудей та їхніх придатків. Пересування за допомогою ніг та політ. Напрями еволюції крила. Крилова мускулатура. Будова черевця та функції черевних придатків.

Як й інші членистоногі, комахи є сегментованими тваринами. Вважають, що в комашиних предків більшість сегментів тулуба могла мати по одній парі поліфункціональних двогіллястих членистих кінцівок — подібно до таких у деяких ракоподібних, хеліцерових та трилобітів. Зберігаючи спільний план будови та окремі кінцівки сегменти комах спеціалізувалися до виконання певних функцій. Групи сегментів, що зазнали спільної спеціалізації, об'єдналися у відділи тіла — *тагми*. У комах розрізняють три тагми: *голову*, *груді* і *черевце*. На голові сконцентровані органи чуття та містяться ротові органи. Груді — це локомоторний відділ, який несе три пари ніг, а в крилатих комах — первісно ще й дві пари крил. У черевці містяться нутрощі; ця тагма найкраще зберігає ознаки метамерії — сегменти черевця приблизно однакові і ясно розмежовані один від одного в більшості комах. На черевці комах здебільшого відсутні справжні кінцівки, проте деякі придатки черевця вважають за їхні видозміни.

3.1 Загальна організація скелетно-м'язової системи. Сегменти комах побудовані за спільним планом і складаються з окремих цупких пластинок — *склеритів*, з'єднані еластичними *мембранами*. Найбільшими склеритами є спинний щиток — *тергіт*, та черевний щиток — *стерніт*. Бічні мембранозні стінки сегмента іноді мають розташовані між тергітом і стернітом бічні пластинки — *плейрити*. З'єднання склеритів здійснюється у різний спосіб — через тонку смужку мембрани або шарнірний суглоб. Коли склерити зростаються між собою, границя між ними часто залишається помітною у вигляді шва. Рухаються склерити здебільшого за рахунок м'язів, які сполучають їх між собою. Існує загальне правило: чим більше склеритів має комаха, тим складнішою є її скелетна мускулатура. Рясна мускулатура забезпечує складність і точність рухів частин тіла комахи, проте рух сегментів може відбуватися й гідравлічним способом — за рахунок нагнітання гемолімфи (рідкої тканини порожнини тіла). Часто гідравліка править за антагоніста м'язів. Описана вище конструкція сегмента дозволяє не тільки рухатися склеритам сусідніх сегментів, але й змінювати об'єм сегмента — дивна особливість для тварин, що мають зовнішній скелет. Це вміння є необхідним для вентиляції дихальної системи (див. розділ 6.2.2 «Вентиляція»).

У деяких ділянках тіла (наприклад — у члениках вусиків та ніг усіх комах, в черевці мурашки), склерити формують суцільні тверді кільця, які не здатні змінювати свій об'єм. Проте рух сусідніх кільцевих сегментів відносно один одного є можливим в наслідок скорочення м'язів або руху гемолімфи. Як приклад, в хатньої мухи звужений кінець черевця телескопічно висувається гідравлічним способом, а ховається всередині тіла внаслідок скорочення м'язів.

М'язова система комах поділяється на скелетну (пов'язану з екзоскелетом) та вісцеральну (у складі внутрішніх органів). Скелетна мускулатура, як і самий екзоскелет комах, є метамерною, тобто певний набір м'язів повторюється в декількох сегментах. За розташуванням скелетні м'язи об'єднують в групи головних, грудних та черевцевих. Не дивно, що головні та грудні м'язи, як, власне, й самі головні та грудні сегменти, є найбільше спеціалізованими, а метамерія черевцевих м'язів найкраще виражена. Усі м'язи комах містять тільки поперечно-посмуговані волокна і тому вирізняються значною силою та швидкістю скорочення. Деякі з них здатні відповідати кількома скороченнями на один нервовий імпульс (див. нижче).

З'єднання м'язів із кутикулою завжди відбувається через гіподерму. М'язові волоконця формують особливі контакти із гіподермальними клітинами, які називаються конічними гемідесмосомами. Від них крізь гіподермальну клітину тягнуться *тонофібрили* (мікротрубочки), продовжені далі всередині прокутикули як вирости гіподермальних клітин у порових каналах, і далі, за допомогою спеціального білкового «цементу» міцно прикріплені до кутикулінового шару. Саме кутикуліновий шар утворюється першим під час утворення нової кутикули, тому скелетні м'язи стають дієздатними одразу після линяння. У місцях прикріплення особливо великих м'язів кутикула формує внутрішні вирости у вигляді напівпрозорих *тендонів* (сухожилків), або масивніших виростів — *аподем* та *анофізів*. Систему внутрішніх виростів кутикули, до яких прикріплюються м'язи, називають *ендоскелетом*.

3.2 Голова. До складу голови комах входять шість сегментів, які міцно зростаються й утворюють склеротизовану *головну капсулу*. Межі між деякими сегментами голови залишаються помітними у вигляді швів, які, у більшості випадків, правлять за ребра жорсткості й стабілізують головну капсулу в механічному відношенні. Кінцівками голови є пара *антен* (вусиків) та ротовий апарат. Крім цього, на голові може міститися пара *складних*, або *фасеткових*, *очей* та три *простих вічка*. Залежно від спрямування ротових органів розрізняють такі типи головної капсули: (1) *прогнатна* — з ротовими органами спрямованими вперед (наприклад, у паличників та водних клопів); (2) *гіпогнатна* — з ротовими органами спрямованими вниз (наприклад, у більшості коників) та (3) *опістогнатна* — з ротовими органами спрямованими назад (наприклад, у тарганів, цикад, попелиць і наземних клопів). Гіпогнатна головна капсула вважається вихідним типом. Спрямування ротових органів є важливою ознакою, з точки зору харчування

комахи, яка почасти залишається консервативною (незмінною) в межах цілих рядів.

Ротові органи комах мають надзвичайне функціональне та морфологічне різноманіття. Вихідним типом вважають *гризучий ротовий апарат*, властивий хижим бабкам, коникам, богомолам, рослиноїдним сарані та паличниках, всеїдним тарганам тощо. Гризучий ротовий апарат містить такі складові: (1) непарна верхня губа (*лабрум*), (2) парні верхні щелепи (*мандибули*), (3) парні нижні щелепи (*максил*), (4) непарна нижня губа (*лабіум*). Часто до складу ротових органів відносять й непарний *гіпофаринкс* — язичкоподібне вип'ячування, розташоване поруч із нижньою губою. Спеціальна жувальна мускулатура та м'язи глотки, які забезпечують рухи ротових органів і поглинання їжі, кріпляться до ендоскелету голови — *тенторіума*. Складаючись разом, ротові придатки обмежують *передротову порожнину*, в глибині якої розміщений ротовий отвір і відкриваються протоки слинних залоз.

Лабрум обмежує передротову порожнину спереду. Це непарний, простої форми, склерит, походження якого залишається неясним — або як складка стінки головного сегмента, яка в своєму розвитку не пов'язана із кінцівками, або як видозмінені кінцівки певного сегменту голови. Внутрішня, обернена до рота поверхня лабрума є м'якою й іноді входить до складу *епіфаринкса* — особливого виросту над ротовим отвором. *Мандибули* являють собою найміцніші, сильно склеротизовані елементи гризучого апарату, які походять від кінцівок і мають розвинені ріжучу (*інцизор*) та жувальну поверхні (*мола*). Кожна мандибула прикріплена до головної капсули двома шарнірними суглобами, які хоча й обмежують її рух однією площиною, проте збільшують точність і амплітуду рухів та забезпечують високу механічну міцність зчленування. Серед елементів ротового апарату найбільш схожими на кінцівки є *максил*. Кожна максил складається з двох основних члеників — *кардо* і *стипеса*, причому до стипеса прикріплені видозмінені жувальні лопаті — *лацінія* і *галея*, а також чутливий *максиллярний щупик*. *Лабіум* утворився внаслідок зростання другої пари максил, тому легко простежити гомології між складовими його та власне максил: *постментум* (субментум+ментум) відповідає кардо, *прементум* — стипесу, *гласа* — лацініям, а *парагласи* — галеям, *лабіальні щупики* гомологічні максиллярним щупикам й є органами чуття (переважно смаку). Як і стало нижній губі, *лабіум* обмежує передротову порожнину знизу і під час жування підтримує харчову грудку. І максил, і *лабіум* є видозміненими кінцівками. Останній елемент ротового апарату — *гіпофаринкс*, утворився із стернітів головних сегментів. Він нагадує собою опуклий язик, часто-густо вкритий волосками та щетинками, і обмежує ротовий отвір знизу. Передротова порожнина, оточена з усіх сторін ротовими органами, продовжується далі у дві порожнини — власне ротову, або *цибаріум*, що далі переходить у порожнину травного тракту, та слинну, *саліваріум*, в яку виділяється слина.

Залежно від функціональної спеціалізації, ротові органи комах можуть відрізнятися від схеми, яку ми щойно розглянули. Здебільшого комплекс ротових органів утворює довгий чи короткий хоботок, яким комаха поглинає рідку їжу. Обслуговують хоботок два м'язові комплекси — так звані слинний шприц (для впорскування слини) та глотковий насос (для засмоктування рідини). У різних комах хоботок утворений за рахунок різних частин — це свідчить про те, що він виникав неодноразово в процесі еволюції.

У перетинчастокрилих комах зберігаються всі компоненти ротового апарату: є жувальні мандибули та звичайної будови епіфаринкс та гіпофаринкс, але решта елементів перетворилась на утвір для злизування або засмоктування рідини (переважно нектару) і утворила *лабіомаксиллярний комплекс*. Найкраще вивчений *лабіомаксиллярний комплекс* медоносної бджоли: максили та лабіум помітно видовжені, а жувальні лопаті максил, глоса та нижньогубні щупики, складені разом, утворюють смоктальну трубку. Глоса бджоли вкрита численними волосками, довга, м'яка, із розширення (язичком) на кінці. Через особливу будову кутикули глоса дуже рухлива і здатна міняти свою форму й видовжуватись. Засмоктування нектару відбувається по-різному. Якщо нектар міститься у відкритих нектарниках, бджола періодично висуває і втягує язичок глоси, заганняючи рідину в канал, утворений рештою хоботка (ці рухи трохи нагадують те, як хлебче своїм язиком собака). Якщо нектарники розташовані глибоко в квітці й дістатися до нектару важко, бджола витягує глосу в тонку трубочку і засмоктує нектар через канал, що утворився. Ротовий апарат бджоли відносять до *гризучо-лизучого* типу.

У багатьох неспоріднених груп комах виникає *колючо-сисний хоботок*, призначений для засмоктування рідини із глибини тканин. Основу для нього зазвичай складає нижня губа, яка наче футляр огортає колючі стилети і не занурюється в тканини. В середині хоботка є паралельні канали, через які слина поступає назовні, а їжа засмоктується всередину. Головними завданнями хоботка є проколоти тканини, виділити слину і всмоктати їжу. У різних комах ці задачі виконують різні елементи. Наприклад, у кровосисних комарів проколює тканини комплекс органів (верхня губа, всередині якої розміщені мандибули і максили), проводить слину гіпофаринкс, а всмоктує кров трубчаста верхня губа. Отже, у комарів та частина хоботка, що занурюється в тканини, містить шість витягнутих наче голка елементів. У клопів верхня губа та гіпофаринкс вкорочені, тому функції розподілені по-іншому: мандибули проколюють тканини, а максили проводять слину й рідку їжу. Отже робоча частина хоботка клопа містить чотири видовжені елементи.

Колючо-сисний хоботок із п'яти елементів був властивий палеозойським комахам із надряду Palaeoductiopteroidea, представники якого, як вважають, споживали рослинні соки і були першою великою групою рослиноїдних крилатих комах на Землі. Палеодиктіоптери були комахами середнього або великого розміру і вели відкритий спосіб життя, перелітаючи з рослини на рослину за допомогою двох пар крил,

спрямованими в боки. Деякі представники мали додаткові бічні вирости на передньогрудях (паранотуми), які нагадували нерухомі крила, тому палеодиктіоптер інколи називають «шестикрилими комахами».

Смоктальний хоботок метеликів є унікальним за своєю будовою. Майже всі частини первинного гризучого апарату в ньому зазнають редукції — залишаються тільки максили та нижньогубні, а іноді й максиллярні щупики. У максилах найбільшого розвитку зазнають галей (зовнішні жувальні лопаті) — вони дуже довгі, наповнені гемолімфою і мають кільчасті стінки (за своєю конструкцією вони трохи нагадують шланг пілососа). Дві галей зчіплюються разом за допомогою кутикулярних мікрровиростів й утворюють закручений спіраллю хоботок. Закручування хоботка виникає через еластичність кутикули, що містить резилін (див. розділ 2.2 «Хімічний склад кутикули»), та завдяки скороченню численних м'язів, що містяться всередині галей. Розгортання хоботка відбувається шляхом нагнітання гемолімфи (як у дитячої іграшки — складеної паперової дудочки, що розгортається, коли в неї подути). Добре розвинений глотковий насос відповідає за засмоктування рідкої їжі.

Лижучий ротовий апарат зустрічається в деяких мух (наприклад, хатньої мухи). Лабіум складає основу апарата, епіфаринкс та гіпофаринкс редуковані до невеликих видовжених пластинок, інші складові зникають. Нижня частина мушиного хоботка розширена у вигляді присоску. Вона утворилася із нижньогубних щупиків і має назву *оральний диск*, що містить всередині *оральний отвір*. Навколо отвору розміщені зубчики, якими муха здатна шкрябати субстрат, за зубчиками розташована складна система тонких трубочок із дірочками — *псевдотрахеї*, які утворюють щільний утвір. Розгортаючи по-різному оральний диск муха може й зішкрябувати, і злизувати, і фільтрувати, і всмоктувати їжу. Отже хоботок мух є складним поліфункціональним органом, попри те, що в його побудові бере участь тільки нижня губа.

Вусики, або *антени*, комах вважають видозміненими кінцівками. Перший (*скапус*) та другий (*педицелюм*) членики мають власні м'язи, а решта антени (*флагелюм*) позбавлена мускулатури. *Скапус*, або *основний членик*, прикріплений до головної капсули через шарнірний суглоб і тому є дуже рухливим. *Педицелюм*, або *поворотний членик*, містить *Джонстонів орган* — особливий орган чуття, який сприймає механічні подразнення (див. розділ 8.2 «Механорецептори і механорецепція»). *Флагелюм*, або *джгутик*, здатний рухатися тільки пасивно — внаслідок рухів перших двох члеників вусика. Будова вусиків може відрізнятися у різних статей (часто вусики самців довші або більш розгалужені), вона також править за важливу діагностичну ознаку (згадаймо назви Пластинчастовусі жуки, Булавовусі метелики). Головною функцією вусиків комах є чутлива, адже поряд із уже згадуваним Джонстоновим органом, на вусику можуть міститися численні нюхові, смакові, тактильні, вітрочутливі сенсори, а іноді й термо- та гігрорецептори.

Деякі комахи використовують свої вусики у нетиповий спосіб. Наприклад, самці жука-майки з роду *Meloe* своїми вусиками-прищіпками утримують самку під час копуляції, дорослі жуки-водолюби *Hydrophilus piceus* через вусики поповнюють запаси повітря для дихання під водою, а імаго жуків-вертячок з родини *Gyrinidae* визначають положення тіла на поверхні води.

3.3 Груді. Грудна тагма містить три сегменти: *передньогруді (проторакс)*, *середньогруді (мезоторакс)* та *задньогруді (метаторакс)*. Передньогруді прикріплені до голови мембраною із спеціальними *шийними*, або *цervікальними* склеритами. Кожен з грудних сегментів несе по парі ніг, які прикріплюються на межі плеїритів та стернітів (див. розділ 3.1 «Загальна організація скелетно-м'язової системи»).

Будова ніг однотипна в межах класу. Вихідними вважають *бігальні ноги*, що складаються з таких частин: (1) *тазик*, або *кокса*, через яку нога прикріплюється до тіла; (2) *одночлениковий* (зрідка — *двочлениковий*) *вертлюг*, або *трохантер*; (3) *стегно*, або *фемур*, який часто є найбільшим члеником ноги, (4) *гомілка*, або *тібіа*, яка часто несе на собі шипи, та (5) *лапка*, або *тарзус*, яка може містити п'ять або менше члеників. На кінці лапки містяться 2 (зрідка — 1) кігтики, між якими можуть бути розташовані непарна щетинка *емподій*, непарна подушечка *аролій*, та пара присмоктувальних *пульвіл*. Аролії й пульвіли вкриті спеціальними «чіпкими» волосками-*акантами* або мають спеціальну «липку» мембрану. Усі ці утвори на лапці потрібні комасі, щоб чіплятися до гладеньких поверхонь, здебільшого листків рослин, тому найкраще причіпні структури розвинені у мешканців рослинного покриву — жуків-листоїдів, мух, ос, що живляться нектаром з квіток, клопів, паличників тощо. В середині самої лапки немає м'язів, а м'язи-згиначі, що опускають кігтики, містяться в стегні та гомілці ноги і сполучені із кінцевим лапковим члеником через довгий сухожилок та спеціальну пластинку, *унгвітрактор*. Піднімаються кігтики без участі м'язів, пасивно, внаслідок скорочення дуже еластичної резиліновмісної кутикули, яка оточує основу кігтиків. Бігальні ноги властиві тарганам, швидкісним жукам (наприклад, турунам), деяким перетинчастокрилим тощо. *Ходильні ноги* дуже подібні до бігальних, проте зовні є кремезнішими (наприклад, у жуків, що повільно рухаються, як-то жук-олень або травневий хрущ). У водяних мешканців розвинені *плавальні ноги*, зі сплюсненими і густо вкритими волосками лапками, гомілками, а іноді й стегнами. *Стрибальні ноги* різняться від інших сильно розвиненими, здутими стегнами (задні ноги коників, цвіркунів), або рідше — тазиками (задні ноги цикадок та бліх). Багато хижаків мають ноги, адаптовані до *хапання* жертви. Такими є, зокрема, вкриті міцними шипами передні ноги деяких коників, спеціалізовані хапальні ноги богомолів, деяких хижих клопів та мух, задні ноги деяких паличників.

Під час пересування з середньою швидкістю ноги комах функціонально об'єднані у дві трійки: комаха ніби по черзі стоїть на трьох ногах (як триніг), тоді як решта ніг не торкається субстрату. Дві ноги триногу розміщені на одному боці тіла (передня та задня), а одна (середня) — на іншому, тому тіло комах, яка крокує, завжди спирається на субстрат у трьох точках і знаходиться у відносно стійкій рівновазі (відомо, що опора на три точки є найстабільнішою). Тарган, який швидко біжить, торкається субстрату тільки задніми ногами, тобто переходить на двоноге пересування.

Окрім локомоції ноги комах можуть виконувати й інші функції. Наприклад, воші та пухії мають прикріпні *ноги-зачіпки*, якими вони міцно чіпляються за волосини та пір'їни хазяїна. Ґрунтові мешканці (вовчки, личинки цикад, імаго тих жуків, лялечки яких живуть в ґрунті) мають *копальні ноги*, що вирізняються наявністю широких сплосчених поверхонь, кремезних зубців та високою міцністю кутикули. У вовчка такі ноги не тільки риють ґрунт, але й перерізають корені рослин, наче секатор садівника. На передніх ногах багатьох комах є спеціальні щіточки для чищення вусиків, а передні ноги метеликів-сатирів взагалі вкоротилися і використовуються тільки для *чищення*. Задні *збиральні ноги* медоносної бджоли вкриті рядами широких волосків і використовуються для утримання та перенесення пилку.

3.4 Крила та політ. Крила виникли у стародавніх комах наприкінці девонського або карбонського періодів палеозойської ери у зв'язку з необхідністю перелітати між рослинами, якими комах живилися, або в які відкладали яйця. Саме з появою крил вчені пов'язують розквіт комах та опанування ними суходолу. Крилаті комах первинно мають по парі крил на середньогрудях та задньогрудях. Через прикріплення ніг та крил грудні сегменти вирізняються серед інших сегментів тіла сильно розвиненою і складно побудованою бічною (плейральною) ділянкою. У комах, які добре літають, крилові сегменти грудей часто зростаються й утворюють *птероторакс*. Деякі групи крилатих комах втрачають крила і стають вториннобезкрилими — це робочі особини термітів та мурашок, ектопаразити тварин — блохи та воші, деякі таргани і паличники тощо. Часто безкрилими є тільки самки (партеногенетичні попелиці, щитівки, червоподібні самки деяких метеликів) або самці (їздці з родини *Agaonidae*).

Як саме виникли крила комах — й досі невідомо. Відповідно до *паранотальної гіпотези*, крила виникли як вирости стінки тіла — *паранотуми*, які слугували для парашутування з рослини на рослину, а згодом набули рухливого з'єднання із відповідними сегментами (згадаймо про паранотуми палеодиктіоптер, про які йшлося вище). За *епікоксальною гіпотезою* крила є видозміненими рухливими зябровими придатками, як ті, що їх мають личинки одноденок. Поза сумнівів тільки той факт, що поява крил є унікальним в історії членистоногих явищем, тому крила усіх комах є

гомологічними. Про це свідчить єдиний план їхньої будови, однакові місце та спосіб прикріплення до тіла.

На початку свого формування в онтогенезі крило виглядає як наповнений гемолімфою, сплюснений в спино-черевному напрямку мішечок. Стінка мішечка утворена одношаровою гіподермою, а в його порожнину заходять трахеї і нерви. Коли крило комах, що окрилюється, розпрямляється, спинна (дорсальна) та черевна (вентральна) стінки розрослого мішечка зближуються і злипаються між собою, а гіподермальні клітини руйнуються. Проте там, де тягнуться трахеї та нерви, залишаються наповнені гемолімфою канали — в цих місцях виникають жилки. Головні поздовжні жилки крила утворюються на місці великих трахейних гілок. Таким чином, дозріле крило комах має каркас із міцних жилок та тонкі еластичні мембрани, натягнуті між жилками (як тканина між металічними прутками у відкритій парасольці). Така конструкція крила має дві важливі у біомеханічному відношенні переваги: (1) велику гребну площу за незначних витратах матеріалу та мізерної ваги; (2) високу механічну міцність.

Жилкування крил є однією із найбільш уживаних діагностичних ознак комах. Крила комах добре зберігаються у викопному стані, тому іноді вони є єдиним джерелом інформації про викопні групи. *Головні напрями еволюції крила* наведено нижче.

- *Косталізація* переднього краю крила — передній край, що зустрічає найбільший спротив повітря, стає міцнішим за рахунок зближення і потовщення передніх жилок (наприклад, у бабок).
- *Наявність птеростигми* — потовщеної жилки чи групи жилок поруч із переднім краєм крила, яка, ймовірно, збільшує амплітуду руху крила, або дозволяє уникнути появи руйнівних автоколивань крил на певних швидкостях (у бабок, деяких одноденок, перетинчастокрилих, сіноїдів, сітчастокрилих).
- *Редукція* деяких, переважно *поперечних жилок* — зменшує вагу крил (наприклад, мухи, метелики, перетинчастокрилі).
- Зростання відмінності між передніми та задніми крилами як прояв *функціональної двокрилоості*, за якої головну роль у польоті беруть на себе або передні крила (передньомоторність у двокрилих, перетинчастокрилих тощо), або задні (задньомоторність у жуків, шкірястокрилих).
- *Зчеплення крил* в польоті, за якої координація рухів передніх та задніх крил відбувається механічно, за допомогою появи спеціальних структур (у перетинчастокрилих, клопів, метеликів тощо).
- Виникнення спеціальної зони в задньому крилі, яка дозволяє *складати крила* над черевцем у такий спосіб, що задні крила прикриваються зверху передніми (наприклад, у тарганів, прямокрилих).
- *Склеротизація крила* — перетворення передніх крил (у деяких комах — також і передньої частини задніх крил) на жорсткі надкрила, які почасти

зберігають сліди жилкування; участь склеротизованих крил в польоті може бути різною, проте головним їхнім завданням є захистити задні крила (таргани, прямокрилі, клопи, жуки тощо).

- *Зменшення площі крила* як наслідок мініатюризації спостерігається у дуже дрібних комах — гребна поверхня крила збільшується за рахунок облямування контуру крила довгими волосками (у трипсів, молей, жуків-птілід, дрібних перетинчастокрилих).

Зчленування крила із стінкою тіла відбувається через складну систему суглобів та мембран, які складають разом *аксильярний апарат*, який забезпечує максимально швидкий змах і обмежує рух крила чітко визначеною траєкторією. Крило прикріплене на межі плеїритів та тергітів у такий спосіб, наче воно лежить на *плеїральному стовпчику* — твердій та негнучкій паличкоподібній ділянці плеїрита. У більшості комах літальна мускулатура не пов'язана безпосередньо із власне крилом і належить до *мускулатури непрямої дії*. Великі дорзовентральні м'язи таких комах стискають сегмент в спинно-черевному напрямку, тергіт наближується до стерніта, тисне на основу крил, і ті підіймаються. Коли працюють антагоністи — величезні поздовжні м'язи, — вони стискають сегмент у передньо-задньому напрямку так, що тергіт вигинається вгору, а крила опускаються. Такий тип літальної мускулатури також називають *перехресно-м'язовим*, тому що головні м'язи-антагоністи скорочуються в протилежних напрямках. Крилові м'язи прикріплені до міцного ендоскелету грудей. Окрім великих літальних м'язів, що опускають та піднімають крила, в грудних сегментах є й менші м'язи, що рухають крила вперед і назад, а також обертають їх навколо поздовжньої осі.

Серед усіх крилатих комах тільки в бабок опускання та підймання крила забезпечуються спрямованими паралельно м'язами-антагоністами, які прикріплені безпосередньо до основи крила. Такий тип мускулатури називають *прямо-м'язовим*, або *літальною мускулатурою прямої дії*. Вчені припускають, що стародавні бабки здебільшого літали по прямій траєкторії і скоріше ковзали висхідними потоками повітря, як це роблять у наші часи великі хижі птахи. Сучасні бабки — це хижаки, які полюють на свою здобич у повітрі. Їхній політ став дуже маневреним, хоча й доволі «травматичним», адже повертаючи тіло у польоті бабки б'ються передніми і задніми крилами, від чого виникає характерний й добре чутний хрускіт.

Крилова мускулатура комах умовно поділяється на два морфо-фізіологічні типи. У бабок, тарганів, прямокрилих й метеликів крилові м'язи, як і інші м'язи, активуються винятково нейронами, тобто нейрогенно, відповідають одним скороченням на один нервовий імпульс і тому називаються *синхронними*. Комахи із нейрогенною стимуляцією літальної мускулатури здатні рухати крилами з частотою 10–30 змахів крила в секунду (рекордсменом є метелик бражник-язикан, частота змахів крил якого сягає 58 в секунду). *Асинхронні* м'язи здатні скорочуватися у відповідь не тільки на

нервовий імпульс, але й на попереднє розтягнення. Скорочення м'яза у відповідь на нервовий імпульс викликає розтягнення м'яза-антагоніста, який, в свою чергу, скорочується. Асинхронні м'язи знайдено у представників рядів Жуки, Перетинчастокрилі, Двокрилі та деяких інших комах. Частота змахів у комах з асинхронною мускулатурою може сягати 1000 за секунду (у деяких гедзів).

Крило комах не має м'язів всередині, але воно може змінювати свою форму пасивно, набуваючи певного аеродинамічного профілю. Значну роль в цьому відіграють спеціальні зони, в яких крило згинається, а також місця з багатою на резилін кутикулою. Розгортання і згортання крила відбувається за рахунок м'язів, які кріпляться в ділянці аксиллярного апарату, та еластичних властивостей кутикули крила. Траєкторія руху крила відрізняється не тільки в комах із різних таксономічних груп, але й в однієї комахи за різних типів польоту (активний поступальний, зависання, пасивний тощо).

Політ комах контролюється рефлекторно, за участі небагатьох нейронів (детальніше див. розділ 9.3 «Координація роботи гангліїв ЦНС та функції головного мозку»). Основа крила та поверхня крилової пластинки вкриті численними механорецепторами, які правлять за мініатюрні датчики, які сигналізують центральній нервовій системі про характер руху і положення крила, а також про стан повітряного потоку, в якому здійснюється політ комахи. На аеродинамічні показники крила, окрім його форми, впливають різноманітні шипики, лусочки, реберця й мікротрихії, які вкривають поверхню крила.

3.5 Черевце. Черевце вміщує більшість внутрішніх органів та статеву систему комах. Ця тагма зберігає найбільше ознак метамерності, зокрема в будові екзоскелета, скелетній мускулатурі, дихальній системі. Загальна кількість сегментів черевця комах ніколи не перевищує 12, проте зовні помітними є тільки 10 сегментів. Деякі сегменти черевця можуть модифікуватися. Наприклад, у стебельчасточеревих перетинчастокрилих *Aprocrita* (ос, мурашок, бджіл, джмелів тощо) перший сегмент черевця (його називають *пропodeум*) приростає до грудей, а другий може утворювати стебельце. У мух та ос-блискіток *Chrysididae* останні сегменти черевця сховані всередині передніх, проте при потребі вони здатні телескопічно висуватися назовні.

У більшості комах типовий сегмент черевця має два склерити — *тергіт* та *стерніт*, які можуть бути доповнені невеликими бічними пластинками — (епі)плейритами. У представників давньощелепових комах та деяких лускаток черевна частина сегмента містить більше склеритів, що, ймовірно, є первісною рисою комах — частину із цих склеритів вчені вважають за гомологи кінцівок. На відміну від грудей, черевце комах ніколи не несе типові локомоторні кінцівки, але може мати їхні видозміни. Наприклад, первиннобезкрилі комахи мають парні тонкостінні *втяжні пухирці*, що ними

комаха поглинає воду, а також парні чутливі та опорні паличкоподібні придатки — *грифілки*, або *стилі*. Більшість комах має статеві придатки — *яйцеклад* у самок (перетворений на жало в жалоносних перетинчастокрилих) та *копулятивний апарат* у самців. Кінцівками останнього сегмента черевця є *церки* (відсутні у деяких груп, зокрема, у клопів) — пара членистих придатків, рясно вкритих сенсилами, що виконують чутливу функцію. Додатково, в одноденок (Ephemeroptera) довгі й волохаті церки слугують кермом у польоті, у шкірястокрилих (Dermaptera) та деяких двохвісток (Diplura) вигнуті міцні церки використовуються для захоплення здобичі, у самців ембій (Embioptera) і деяких прямокрилих (Orthoptera) слугують для утримання самок під час копуляції. У водяних личинок черевце може бути оснащено спеціальними дихальними структурами — *трахейними зябрами*, деякі з яких вважаються за видозмінені кінцівки (наприклад, у одноденок, сітчастокрилих комах, жуків-вертячок).

Як свідчать генетичні дослідження, розвиток кінцівок в черевці комах гальмується експресією Нох-генів у складі *bithorax*-комплекс, зокрема *Ubx* та *abd-A*. У черевці деяких комах експресія одного або кількох генів із цього комплексу пригнічена, внаслідок чого у личинок з'являються черевні придатки, як-то несправжні ніжки у гусені метелика та пильщиків, трахейні зябра у личинок жуків-вертячок. Якщо вимкнути гени *bithorax*-комплексу повністю, у ембріонів дрозофіли закладаються зачатки ніг та крил в черевних сегментах. Це свідчить на користь того, що предок комах мав кінцівки на сегментах черевця.

Питання для самоконтролю:

1. З яких тагм складається тіло комахи? Як розподілені функції між ними?
2. Опишіть будову голови комахи. Які придатки містяться на голові? Які з них є видозміненими кінцівками?
3. Охарактеризуйте будову вусиків комах. Які функції вони виконують?
4. Які типи ротових апаратів вам відомі? Наведіть приклади.
5. Що собою являє тенторіум і яку функцію він виконує?
6. Охарактеризуйте будову грудей комах. Які придатки несе ця тагма?
7. З яких елементів складається нога комахи? Які типи ніг виділяють у комах? Наведіть приклади.
8. Охарактеризуйте будову крил комах. Що собою являють жилки крила?
9. Які основні процеси спостерігаються в еволюції жилкування крил? Наведіть приклади.
10. Чим відрізняються прямо-м'язовий і перехресно-м'язовий крилові апарати? Наведіть приклади.
11. Кому властива асинхронна мускулатура, чим вона відрізняється від синхронної?
12. Які функції виконує черевце комах?
13. Які придатки черевця Вам відомі?
14. Яка тагма в тілі комах має найбільше ознак метамерії? Відповідь аргументуйте.

Рекомендована література до лекції:

- 1) Grimaldi D. Evolution of the insects / D. Grimaldi, M. Engel. — Cambridge: Cambridge University Press, 2005. — 755 p. *(Найкраща на сьогодні книга про еволюцію комах, окремі глави якої детально висвітлюють організацію екзоскелета)*
- 2) Krenn H. Feeding Mechanisms of Adult Lepidoptera: Structure, Function, and Evolution of the Mouthparts / H. Krenn // Annual Review of Entomology. — 2010. — Vol. 55. — P. 307–27. *(Оглядова стаття про будову, функції та еволюцію ротових органів у метеликів)*
- 3) Principles of insect locomotion / H. Cruse [et al.] // In: In P. Arena & L. Patané (Eds.). Spatial Temporal Patterns for Action-Oriented Perception in Roving Robots. — Berlin: Springer, 2009. — P. 1–57. *(У статті проаналізовано ходіння комах з точки зору морфології, нервового контролю та управління, кінематики та поведінки)*
- 4) Сви́дерский В.Л. Полет насекомого / В.Л. Сви́дерский. — М.: Наука, 1980. — 136 с. *(У книзі викладено головні принципи польоту комах)*
- 5) Hedrick T.L. Recent developments in the study of insect flight / T.L. Hedrick, L.A. Miller, S.A. Combes // Can. J. Zool. — 2015. — Vol. 93. — P. 925–943. *(Оглядова стаття про політ комах)*

Лекція 4

ТРАВНА СИСТЕМА ТА ЖИВЛЕННЯ

Споживання їжі: стимули, регуляція. Позакишкове травлення у різних комах та його механізми. Відділи травної системи. Слинні залози та їхнє значення у травленні. Травлення у середній кишці. Перитрофічна мембрана. Всмоктування поживних речовин та води в кишечнику. Особливості будови травної системи залежно від трофічної спеціалізації. Симбіонти як постачальники ферментів та вітамінів.

Здатність комах споживати практично будь-які органічні матеріали вважають одним із ключових чинників їх біологічного успіху. Біля 75% видів комах живляться рослинами, що зумовлює особливе екологічне значення цих тварин у перенесенні енергії від продуцентів (рослин) до консументів другого порядку. Живлення комах є також сферою особливих інтересів людини: по-перше, через ту шкоду, що її спричиняють комахи сільському господарству, здоров'ю свійських тварин і людини, а по-друге — через користь, що її приносять комахи-запилювачі, об'єкти промислового розведення та агенти біометоду. Особливе значення мають види, які є модельними організмами для дослідження фізіології та біохімії травлення.

4.1 Регулятори живлення та позакишкове травлення. Рослиноїдні комахи шукають їжу за хімічними стимулами. На великій відстані працюють здебільшого нюхові сенсори антен, а на близькій — органи смаку, які містяться на лапках та ротових органах, переважно максиларних та лабіальних щупиках. Чутливість до їжі, що її споживає комаха, залежить від віку тварини. Наприклад, у гнойової мухи *Phormia regina* ця чутливість з віком знижується на 50%, разом із тим, як 50% сенсорів на її хоботку перестають розрізняти цукристі речовини. Харчові аттрактанти стимулюють харчування, а репеленти його гальмують або навіть переривають. Реакція комах на їжу залежить від її фізіологічного стану, а також від концентрації і співвідношення речовин, що приваблюють або відлякують комаху. Серед таких речовин багато вторинних метаболітів рослин — амінів, алкалоїдів, терпенів, фенолів та глікозитів. Спожиті разом з рослиною отруйні речовини можуть бути безпосередньо використані комахою для відлякування хижаків та паразитів, або передані нащадкам.

Паразити та хижаки можуть використовувати різні стимули для пошуку їжі. Наприклад, хижаки, особливо ті, що активно переслідують свою здобич, шукають її візуально. Про те, як шукають свою здобич кровососи, розповідається в розділі 4.3.2.

Припиняють живлення також різні стимули — найчастіше, ті, що надходять від рецепторів розтягнення, вбудованих у стінки травного тракту або в стінки черевця (у кровососів). Рідше живлення призупиняється, коли адаптуються

хемосенсиори на ротових органах, або коли змінюються осмотичний тиск і склад гемолімфи внаслідок всмоктування продуктів травлення. На апетит комахи впливають й циркадні ритми. Слабкий апетит здебільшого мають самки перед відкладанням яєць. Перед линянням та одразу після нього комахи також не їдять.

Позакишкове травлення в тій чи іншій формі притаманне багатьом комахам. Воно дозволяє всмоктувати розріджені напівперетравлені харчові продукти. Наприклад, в імаго жуків-турунів, жуків-стрибунців, ктирів, личинок жуків-світляків, плавунців, водолюбів, мурашиного лева та золотоочки відсутні слинні залози, тому всі ці комахи відригують вміст середньої кишки із травними ферментами, щоб невдовзі всмоктати напівперетравлену їжу. Паразитичні комахи також споживають перетравлену поза організмом їжу. Як у хижих, так і в рослиноїдних клопів в процесі живлення назовні виділяється слина. Більшість мух мають позакишкове травлення і на дорослій, і на личинковій фазах розвитку. Личинки м'ясоїдних мух-каліфорид (опариші) виділяють через задню кишку протеази, що їх синтезують симбіотичні бактерії, а потім споживають оброблене ферментами напіврозчинене м'ясо. Цікаво, що свіже м'ясо личинки мух не чіпають, — на цьому ґрунтується і використання опаришів у лікуванні гангрені.

Слинними залозами у комах називають такі, які пов'язані із ротовими органами (мандибулами, максилами та лабіумом) і беруть участь в травленні. Протоки слинних залоз комах здебільшого не пов'язані безпосередньо із травним трактом, а відкриваються через спеціальний простір *саліваріум* в передротову порожнину, яка міститься ззовні від ротового отвору (див. розділ 3.2 «Голова»). Будова і функції слинних залоз напрочуд різноманітні. Слина рослиноїдних гусениць метеликів здебільшого містить речовини, які гальмують вироблення рослиною речовин з інсектицидними властивостями. Слина попелиць допомагає розчиняти рослинні тканини під час їх проколювання. Кровососи мають у слині антикоагулянти (речовини, які зупиняють згортання крові), що є пристосуванням до живлення на хребетних тваринах. Цікаво, що якщо видалити слинні залози мусі це-це, її укуси стають неболючими, а висмоктана кров згортається й закупорює кишечник мухи. У деяких кровосисних двокрилих слина має гемолітичну дію, тобто руйнує клітини крові.

Найскладнішу систему слинних залоз мають суспільні перетинчастокрилі комахи. Окрім звичайного набору залоз, пов'язаних із щелепами, вони мають ще й глоткові залози. Суспільні перетинчастокрилі мають два функціональні різновиди залоз: власне слинні, які беруть участь в травленні, та аллотрофічні, які виділяють поживні речовини для вигодовування інших членів колонії. Наприклад, у мурашок мандибулярні залози виділяють пахучі речовини та речовину, що склеює ґрунт під час побудови гнізда, лабіальні — використовуються для вигодовування цариці та личинок статевих

особин, а глоткові — для вигодовування личинок або дорослих робочих мурашок.

4.2 Будова та функціонування травного тракту. Травний тракт комах розпочинається ротовим отвором в глибині *цибаріума* (див. розділ 3.2 «Голова») і закінчується анусом на останньому сегменті черевця. Він складається з трьох різних за будовою та способом закладання відділів: передня та задня кишки є результатом вгортання ектодерми, середня — має ентодермальне походження. Передня та задня кишки мають власне кутикулярне вистилання, *інтиму*, яке на більшості ділянок є дуже еластичним, бо містить несклеротизовану ендокутикулу та кількашарову епікутикулу.

4.2.1 Передня кишка. У генералізованому стані (наприклад, у таргана) передня кишка поділена на *глотку*, *стравохід*, *воло* та *м'язовий шлунок*, або *проventрикулус*. *Глотка* починається за ротовим отвором і оснащена багатою мускулатурою. У комах, які споживають рідку їжу, мускулатура глотки утворює глотковий насос. Часто просвіт глотки трикутний, що забезпечує потрібну для просування рідини щільність з'єднання стінок. Глоткова інтима може бути вкрита шипиками або волосками. *Стравохід* у більшості комах формує розширення *воло*, в якому їжа перетравлюється під дією слини або ферментів середньої кишки. У медоносної бджоли саме у волі, яке, до речі, міститься у черевці, нектар змішується зі слиною, після чого бджола відригує цю суміш у воскові комірки, де згодом суміш дозріває на мед. У деяких хижаків стравохід здатний вивертатися через рот, викидаючи тверді рештки здобичі. Стінки стравоходу комах майже непроникні для води, всмоктування тут не відбувається. Зрідка стравохід може виконувати нетипові функції. Наприклад, під час линяння він наповнюється повітрям, тисне із середини на покриви й допомагає комасі розірвати стару кутикулу. У дорослих комах, які не живляться (одноденки, деякі метелики), наповнений повітрям стравохід часто виконує аеростатичну функцію, зменшуючи питому вагу тіла.

Стравохід імаго метеликів і двокрилих не має вола, проте формує бічний виріст — *харчовий резервуар*. Личинки метеликів та пильщиків, що живляться голками голонасінних, в резервуарах стравоходу накопичують смолу і час від часу її відригують. У мухи-каліфори рідка їжа потрапляє спочатку в резервуар, і потім поволі переходить у середню кишку. Якщо в їжі є тверді часточки, вона потрапляє одразу до шлунку. Складніші відносини між елементами передньої кишки спостерігаються у самки малярійного комара. Як відомо, самка здатна смоктати не тільки кров, але й поглинати воду, сольові й цукристі розчини. Самка має два механізми ссання із різною рефлекторною природою. Якщо самка комара п'є рідину після попереднього проколювання (тобто кров), спожита рідина потрапляє в середню кишку. Якщо проколювання не було, рідка їжа спочатку потрапляє в резервуар стравоходу і далі поволі надходить до середньої кишки. У разі порушення

нормальної послідовності живлення, наприклад, якщо запропонувати самці випити відкриту краплину крові, ця кров надійде до харчового резервуару, згорнеться, й комаха загине. А муха це-це, навпаки, зберігає кров саме у резервуарі.

М'язовий шлунок, або *проventрикулус* відрізняється товстими м'язистими стінками та міцною інтимою зі складним кутикулярним устаткуванням у формі зубців, щетинок та волосків для перетирання та фільтрації їжі. Він також регулює антиперистальтичні (тобто зворотні) рухи вмісту середньої кишки. У цілої низки комах м'язовий шлунок не виражений — це прихованощелепові, первиннобезкрилі, дорослі сіноїди, клопи, деякі жуки, гусениці метеликів, личинки пильщиків, деякі саранові. Натомість найкраще проventрикулус виражений у хижаків та ксилофагів (тобто споживачів деревини), які споживають механічно тверду їжу.

Розташований за м'язовим шлунком *кардіальний клапан* може мати кільцеву форму або складатися із лопатей. Він є двошаровим (бо це складка стінки кишки), причому границя між шарами відповідає границі між переднім і середнім відділом кишечника. У двокрилих кардіальний клапан може брати участь у продукуванні перитрофічної мембрани (див. наступний розділ).

4.2.2 Середня кишка. У первиннобезкрилих комах середня кишка має вигляд не поділеної на відділи прямої трубки, але у еволюційно просунутіших груп комах вона може бути довгою й спірально скрученою (у мухи-каліфори, жука-гноювика *Copris*), або навпаки, сильно вкорочуватися й мати вигляд мішка (у червеців). Вирости середньої кишки (довгі *пілоричні придатки* у сарани, личинок пластинчастовусих жуків, *складки* у бджоли, численні здуття, або *крипти* у мухи-каліфори) збільшують її поверхню або вміщують симбіонтів (у рослиноїдних клопів, личинок жуків-вусачів та довгоносиків). Пілоричні придатки сарани слугують для транспорту іонів і води. Диференціація середньої кишки на відділи може бути різною. Зокрема, клопи часто мають добре відокремлені відділи середньої кишки між якими розподілені певні функції. Наприклад, у кровосисних клопів передній відділ середньої кишки формує резервуар для зберігання крові, а середня кишка рослиноїдних клопів має розширення, в якому відсутня синтетична активність — у ньому живуть симбіонти (у деяких видів клопів цей відділ навіть ізольований від решти кишечника, а отже травна трубка є сліпо замкненою).

Основними функціями епітелію середньої кишки є: (1) виділення травних соків, (2) всмоктування продуктів травлення, (3) продукція перитрофічної мембрани. Верхівки клітин середньої кишки несуть численні мікрворсинки, що збільшують площу поверхні кишки в 40 разів й інтенсифікують травлення. Важливою властивістю епітелію середньої кишки є постійна дегенерація та регенерація клітин, тому поміж функціонуючих клітин містяться особливі недиференційовані, або стовбурові клітини. Виняток

становлять двокрилі, у яких і на личинкових стадіях, і в імаго клітини середньої кишки не поділяються, а тільки ростуть. Всмоктування продуктів травлення в середній кишці здебільшого відбувається пасивно внаслідок існування градієнту концентрацій в травному тракті та гемолімфі.

Перитрофічна мембрана є продуктом виділення клітин середньої кишки, який складається з хітинових мікрофібрил, розташованих в матриксі з білків, глікопротеїнів та протеогліканів. У тій чи іншій формі перитрофічна мембрана властива майже усім комахам. Тільки у комах із переважанням позакишкового травлення (жуки туруни і плавунці), деяких споживачів нектару (імаго комарів) та афагів (імаго шовкопрядів) вона зникає. Попри те, що здатність до утворення перитрофічної мембрани не є винятково властивістю комах, тільки в комах структура перитрофічної мембрани є впорядкованою. Це пояснюють тим, що хітинові мікрофібрили відкладаються з-поміж мікроворсинок клітин середньої кишки. Шар стабілізованих мікрофібрил поступово сповзає з клітин, водночас починає вироблятися новий шар — у такий спосіб перитрофічна мембрана, що звисає у порожнину кишки, стає багат шаровою. Клітини, що виділяють перитрофічну мембрану, розміщені або вздовж всієї середньої кишки, або тільки в спеціальних її зонах — в передній частині поблизу кардіального клапана (у багатьох двокрилих), в задній частині (у богомола) тощо.

Якою була первинна функція перитрофічної мембрани, встановити важко. У сучасних комах її призначення дуже різняться:

- Вона захищає стінки кишечника від механічних пошкоджень (проте у личинки жука-шкіроїда антрениса її немає, а в кровососів є);
- Слугує бар'єром для паразитів та деяких вірусів, які не в змозі проникнути із вмісту кишечника до його стінки;
- У деяких личинок (напр., довгоносиків роду *Cionus*) перетворюється на шовкові нитки для кокона;
- Регулює травлення в середній кишці, розділяючи порожнину середньої кишки на функціонально різні ділянки — центральну та периферичну. Низькомолекулярні ферменти, як-от амілази (50 kDa) та протеази (60 kDa), вільно проходять крізь перитрофічну мембрану до їжі, тому діють переважно у центральній порожнині, а високомолекулярні амінопептидази (120 kDa), карбоксипептидази (90 kDa), галактозидази (80 kDa) не здатні проникнути крізь мембрану і діють в периферичній порожнині. Частина ферментів у неактивному стані адсорбуються на мембрані. Перитрофічна мембрана також дозволяє подовжити процес травлення: зовні від неї напівперетравлені продукти із ферментами рухаються ззаду вперед (антиперистальтично), часто накопичуються в цекумі (розширеній передній частині середньої кишки), де із цієї суміші вилучається вода з іонами. Деякі ферменти за рахунок таких антиперистальтичних рухів є «багаторазовими», тобто здатні кілька разів «проходити по колу», циркулюючи у вмісті кишки.

4.2.3 Задня кишка. Останній відділ кишечника комах представлений ектодермальною задньою кишкою, яка найчастіше поділяється на три відділи — *пілорум*, *тонку кишку*, або *ілеум*, і *пряму кишку*, або *ректум*. Головними функціями задньої кишки є реабсорбція води та іонів (*ректальними сосочками*, які містять спеціальні іонні насоси для активного транспорту речовин; див. розділ 5.3.3 «Ректальні сосочки») та формування екскрементів. Задня кишка вкрита зсередини інтимою, яка працює як «молекулярне сито» і обмежує рух крізь стінку кишки речовин, молекули яких мають надто великі розміри. У ксилофагів та деяких інших комах (термітів, личинок комарів-типулід, жуків-рогачів, пластинчастовусих жуків тощо) в особливих виростах задньої кишки, *бродильних камерах*, мешкають симбіонти, які допомагають анаеробно розкладати целюлозу. Частина водяних мешканців (личинки однокілі та бабок) використовують задню кишку для *газообміну*, водяний скорпіон регулює свою *плавучість*, набираючи й випускаючи повітря із задньої кишки, а різнокрилі бабки із силою випорскують воду із задньої кишки і в реактивний спосіб блискавично *рухаються* вперед. Стінки задньої кишки можуть містити особливі *хлоридні клітини*, які беруть участь в *осморегуляції* (див. розділ 5.3.4 «Поглинання іонів»).

Зрідка екскременти використовуються комахою для *захисту* від нападників та для маскування. Наприклад, личинки жуків-листодів з підродини Cassinae, личинки деяких сітчастокрилих та деякі клопи покривають своє тіло екскрементами і тому стають менш помітними для хижаків. Жуки-плавунці накопичують смердючі рідкі екскрети у непарній ректальній ампулі, а в мертводів залози цієї ампули секретують отруйні речовини. Цикадки-пінниці використовують рідкі екскременти для побудови прихистку: цикадка сидить на рослині головою вниз і, видихаючи повітря, робить піну із рідких екскрементів, які стікають по спеціальним жолобкам уздовж черевця; піна, що утворилася, забезпечує захист не тільки від ворогів, але й від висихання.

У деяких випадках комахи взагалі не виділяють екскременти. Наприклад, багато перетинчастокрилих проводять личинкове життя в комірках гнізда, які могли б швидко засмітитися личинковими випорожненнями. Виділення екскрементів ендопаразитичними личинками їздців призвело б до швидкої загибелі хазяїна. Екскременти личинки мурашиного лева можуть погіршити сипучість піску в стінках його житла, що позначилось би на ефективності полювання. У цих та деяких інших випадках середня і задня кишки у личинок комах залишаються механічно ізольованими (сліпо замкненими), і тільки після їх зростання напередодні окрилення комаха виділяє грудку особливих «личинкових» екскрементів — *меконій*. Бджоли та деякі оси, які зимують, мають не анатомічно, а функціонально ізольовані середню та задню

кишки. Екскременти більшості комах є сухими і вкритими перитрофічною мембраною.

За присутністю екскрементів можна визначити наявність комах-шкідників. Наприклад, мініатюрні трипси залишають на кімнатних рослинах свої екскременти у вигляді маленьких чорних цяток, шкідливі молі та вогнівки «видають» свою присутність в кондитерських продуктах та крупах дрібними оплетеними шовком грудочками та трухою.

У передній відділ задньої кишки (*пілорум*) відкриваються особливі вирости задньої кишки — *Мальпігієві судини*. Це горбкоподібні або нитчасті трубкоподібні придатки, які беруть участь в екскреції азотистих продуктів обміну. Їхня кількість варіює від 2 у кокцидій до понад 100 у тарганів та медоносної бджоли. Зовсім не мають Мальпігієвих судин попелиці. Детально про видільну функцію Мальпігієвих судин йдеться в розділі 5.3.2, а тут ми згадаємо тільки про деякі інші функції цих структур. У личинок багатьох комах, середня та задня кишки яких є тимчасово розділеними (сітчастокрилі, деякі жуки, перетинчастокрилі), Мальпігієві судини виробляють шовк, який використовується для побудови кокона. У комах, що мешкають в посушливих місцевостях, Мальпігієві судини приростають своїми вільними кінцями до задньої кишки, утворюючи *криптонефридії*, внаслідок чого покращується реабсорбція води та іонів із вмісту кишечника (більшість личинок та імаго жуків, гусениці метеликів та личинки пильщиків, мурашині леви тощо). Про те, як працюють криптонефридії, йдеться в розділі 5.3.2.

4.3 Спеціалізовані стратегії живлення. Трофічна спеціалізація, як правило, відбивається на будові травної системи комах. Проте пристосування до нових умов живлення призводять тільки до незначних змін в будові травного тракту, прикладом до зміни довжини, наявності виростів тощо. Часто будова травних органів є зручним індикатором таксономічного положення групи, яка поряд із іншими морфологічними ознаками може бути використана ентомологами для визначення комах та встановлення споріднених зв'язків між таксонами. Набір травних ферментів комах залежить від харчової спеціалізації. Зрозуміло, що в дорослих метеликів, які ссуть нектар, немає протеаз, а попелиць, які споживають «підсолоджений» дисахаридами флоемний сік, відсутня амілаза.

4.3.1 Рослиноїдні комахи. Споживачів рослинних соків багато серед представників ряду Hemiptera (Напівтвердокрилі), і особливо, підрядів Auchenorrhyncha (Шиехоботні, або Цикадові) та Sternorrhyncha (Грудохоботні) — це цикади та цикадки, попелиці, щитівки, білокрилки та споріднені групи. Комахи проколюють рослини колючо-сисним хоботком та виділяють слину, яка допомагає розчинити тверді рослинні тканини. Деякі дрібні представники висмоктують клітинний сік, проте більшість споживають або флоемний, або ксилемний сік, які принципово відрізняються

за хімічним складом. Флоємна рідина — це водний розчин органічних речовин, здебільшого цукристих речовин та амінокислот; вона є гіпертонічною по відношенню до гемолімфи комахи і знаходиться у провідній системі рослини від тиском. Ксилемна рідина — це збіднений на вуглеводи і амінокислоти водний розчин неорганічних речовин, який рухається по рослині внаслідок кореневого тиску. Комасі, яка споживає флоємний сік, не потрібно власне смоктати — глотковий насос в цьому випадку потрібний аби вчасно перекривати флоємний потік. Не дивно, що всі грудохоботні та деякі шиєхоботні споживають саме флоємний сік, і тільки цикадоподібні (Cicadomorpha) адаптовані до споживання ксилемного соку.

Попелиця ссе рослинні соки 22 години на добу. Але, як не дивно, склад рідини, яку вона виділяє назовні — «медвяної роси», не дуже відрізняється від рослинного соку. Наприклад, вуглеводів засвоюється всього біля 10%, а азоту — тільки половина. Вчені припускають, що попелиці вилучають якісь інші речовини, які їм життєво необхідні, і задля яких комахи вимушені споживати так багато рідини, але природу цих речовин не з'ясовано.

Продукти виділення іншого відомого споживача рослинних соків — тропічної кокциди-трабутини *Trabutina mannipara*, що мешкає на Близькому Сході та в Південній Європі, майже на половину складаються з тростинового цукру. Місцеві жителі збирають ці висохлі солодкі виділення, які нагадують маленькі білі грудки, і споживають їх в їжу, називаючи «манною». Іноді під «манною» розуміють також висохлий сік деяких дерев, що він витікає із пошкоджень, що їх спричинили комахи, і застигає на спекотному сонці. За християнськими віруваннями саме «манною небесною» Господь годував Мойсея та його одноплемінників під час 40-річної мандрівки пустелею.

І грудохоботним, і цикадовим властива особлива структура середньої кишки — *фільтрувальна камера*, яка являє собою розростання переднього та заднього відділів середньої кишки. Вода, що міститься в рослинному соці, дифундує із початкового відділу середньої кишки безпосередньо до задньої кишки і виводиться назовні, а «концентрована» їжа потрапляє до середньої кишки, де розщеплюються за участі ферментів. Іноді будова фільтрувальної камери ускладнюється тим, що в неї врастають Мальпігієві судини, а задній відділ середньої кишки стає звивистим.

Комахи, які споживають рослинні соки, завдають значної шкоди культурним рослинам не тільки послабляючи останні, але й як переносники небезпечних вірусів. Попелиці можуть бути специфічними або неспецифічними переносниками вірусів рослин. У першому випадку попелиця є переносником вірусу впродовж нетривалого часу після зараження, а зв'язок між попелицею і вірусом є менш тісним, тобто багато видів попелиць можуть переносити багато видів вірусів. У другому випадку взаємодія між комахою і вірусом є тіснішою, і комаха,

яка «підхопила» вірус, здатна вражати рослини упродовж усього свого життя. Багато видів попелиць упродовж життєвого циклу закономірно змінюють свої трофічні уподобання — у певні періоди циклу народжуються крилаті особини, які мігрують на інші рослини. Тому вивчення життєвого циклу, трофічної спеціалізації та особливостей живлення комах, що споживають соки рослин, є обов'язковим етапом розробки ефективних методів боротьби з небезпечними шкідниками культурних рослин.

4.3.2 Кровососи. Гематофагами є щонайменше 14 тис. видів комах, які належать до 5 рядів (всі воші, всі блохи, деякі двокрилі, деякі напівтвердокрилі та метелик-совка роду *Calyptra*). Знання про трофічну поведінку комах-кровососів використовуються людиною для боротьби з небезпечними переносниками захворювань людини та тварин. Комахи-гематофаги у пошуку їжі переважно орієнтуються на тепло, що його виділяє тіло хазяїна, вуглекислий газ та певні харчові аттрактанти. Для кровосисних комарів останніми слугують статеві гормони, що вони містяться у поті людини, а для клопів, деяких комарів, мухи це-це та бліх — це АТФ чи АДФ. Візуальні стимули мають менше значення, проте також використовуються. У слині кровосисних комах містяться речовини, які запобігають згортанню крові (антикоагулянти), агрегації тромбоцитів (антитромбоцитарні речовини) і стисканню кровоносних судин (вазодилататори). Потреба у їжі може бути дуже високою, проте кількість висмоктоної крові контролюється спеціальними рецепторами розтягнення, вбудованими в стінку кишечника. Вода, яка складає більшу частку крові, дуже швидко вилучається із їжі Мальпігієвими судинами, так що комаха починає виділяти її ще під час смоктання крові.

4.3.3 Споживачі целюлози, вовни та воску. Споживачів деревини можна умовно поділити на дві групи — тих, хто має власні ферменти для перетравлення целюлози, і тих, хто їх не має. Серед перших — жуки-вусачі, жуки-точильники, лускатка *Ctenolepisma*, а також терміти родини Termitidae. Представники другої групи використовують ферменти симбіонтів (деякі терміти, таргани), перетравлюють самих симбіонтів, що розвиваються на деревині у спеціальних бродильних камерах кишечника (личинки деяких пластинчастовусих жуків, наприклад, бронзівки), споживають власне не клітковину, а інші вуглеводи деревини, зокрема цукристі речовини і крохмаль (личинки метелика-деревоточця та деяких вусачів) або живляться грибами, які спеціально вирощують на деревині (жуки-короїди).

Самки жуків-короїдів, деяких жуків-довгоносики та рогохвостів мають на тілі спеціальні структури — *мікангії*, в яких містяться спори грибів. Коли самка ксилофага відкладає яйце, вона заражає деревину спорами грибів, і личинка, що невдовзі народжується, отримує їжу для розвитку. Найчастіше мікангії мають вигляд заглибин в кутикулі, де зберігаються спори. Іноді вони оснащені волосками, які, немов щіточки, зішкрябують спори з деревини і

спрямовують їх у мікангій, та залози, секрет яких допомагає утримувати спори на тілі комах. У рогохвостів мікангії розташовані в спеціальних залозах на черевці самки.

Шкода, яку завдають комахи-ксилофаги лісівництву, значною мірою зумовлена шкодою від грибів, яких вони разносять. Зокрема, найнебезпечніший шкідник сосни у США лубоїд південний сосновий *Dendroctonus frontalis* уражує дерева грибом-фітофагом, що викликає блакитну плісняву деревини. Сумісна дія жука і гриба часто призводить до загибелі дерев.

Волосся, пір'я та вовна містять нерозчинний, багатий на дисульфідні містки протеїн кератин, якій можуть розкладати личинки платтяної молі *Tineola bisselliella*, жуки-шкіроїди та пухойди. У кератині відсутні деякі важливі для комах незамінні сполуки, тому всі споживачі кератину залежать від своїх симбіонтів. Личинки воскової молі *Galleria mellonella* пошкоджують віск і можуть суттєво шкодити бджільництву, але перетравлення воску здійснюють симбіотичні бактерії.

4.3.4 Симбіотичне живлення. Симбіонтами комах є численні непатогенні мікроорганізми, які належать до бактерій, грибів та протистів. За локалізацією вони можуть бути розподілені в дві групи: (1) позаклітинні можуть бути розташовані поза тілом — амброзієві гриби, що їх «розводять» жуки-короїди родини Iridae, деякі мурашки та терміти (див. розділ 4.3.3 «Споживачі целюлози, вовни та воску»), та всередині тіла — переважно у порожнині кишечника; (2) внутрішньоклітинні — розміщені в клітинах кишечника та жирового тіла (переважно, в клітинах *міцетоцитах* всередині *міцетомів*; докладніше про міцетоцити розповідається в розділі 5.2.1 «Жирове тіло»).

Для вивчення ролі симбіонтів у фізіології комах використовують метод *дефаунації*, тобто позбавлення хазяїна від симбіонтів підвищеною температурою, витримуванням у кисневому середовищі або згодовуванням антибіотиків. Цей метод дозволив становити, що головною роллю симбіонтів комах в живленні є постачання ферментів (як допоміжне або єдине джерело ферментів) та деяких вітамінів групи В. Деякі симбіонти здатні фіксувати атмосферний азот (у попелиць) та виробляти незамінні амінокислоти (у хлібного точильника). Наприклад, попелиця *Acyrtosiphon pisum* не має власної амілази, а спожитий комахою крохмаль перетравлюють її ендосимбіотичні бактерії. Численні і різноманітні протисти, що населяють кишечник термітів та деревних тарганів з роду *Cryptocercus*, перетравлюють клітковину, причому деякі з них здатні поглинати відносно великі шматки дерева. Дефауновані терміти досить довго живуть на середовищі, що містить моносахарид глюкозу, проте вже набагато важче засвоюють дисахарид сахарозу, і зовсім не здатні розщепити клітковину. Існують спеціальні поведінкові пристосування до передачі (по суті — зараження) симбіонтів

усім членам колонії: зокрема, це є головним призначенням *копрофагії*, яка широко зустрічається серед колоніальних та соціальних комах. Кишкові бактерії комах роблять свій внесок не тільки в живлення хазяїна, але й у захист від паразитів і патогенних мікроорганізмів, модулюють імунні реакції та впливають на комунікацію комах. Однією з перешкод для розвитку тісного зв'язку комах з кишковими мікроорганізмами може становити відсутність надійних шляхів зараження особин одного виду. Але суспільні комахи, як-от терміти, мурашки і бджоли, є винятком — соціальні взаємодії надають можливості для передачі кишкових бактерій. Саме в суспільних комах кишкові бактерії утворюють специфічні й сталі угруповання.

Внутрішньоклітинні дріжджі, актиноміцети та бактерії мають особливе значення у живленні облигатних кровососів, адже кров містить дуже мало вітамінів. Наприклад, позбавлені ендосимбіотичних актиноміцетів личинки кровосисного клопа *Rhodnius prolixus* доростають до імагінальної стадії, але через нестачу вітамінів не здатні розмножуватися. Подібні явища притаманні й іншим кровосисним клопам, вошам та мусі це-це. Внутрішньоклітинні симбіонти комах мають низку спільних особливостей: (1) вони мешкають у цитоплазмі спеціалізованих клітин — міцетоцитів або бактеріоцитів; (2) передаються вертикально — від міцетоцита до цитоплазми незаплідненого яйця і далі — нащадкам комах; (3) зв'язок між хазяїном і симбіонтом є обов'язковим, тобто за відсутності симбіонта комаха якщо й виживає, то стає нездатною до розмноження, а симбіонт має спрощений геном, через що його неможливо культивувати на штучному середовищі.

Більшість попелиць мають в якості ендосимбіонтів бактерії з роду *Buchnera*, які мешкають в бактеріоцитах. Вчені вважають, що зв'язок між попелицями і бактеріями триває вже 150–250 млн. років; впродовж цього часу геном бухнери радикально спростився й адаптувався до синтезу незамінних амінокислот. Бактерія не здатна жити поза клітинами хазяїна, за багатьма ознаками схожа на клітинну органелу, як-от мітохондрії або пластиди, і тому є об'єктом особливої уваги вчених-еволюціоністів. Вторинні симбіонти попелиць — це більш різноманітна група бактерій, які відрізняються від облигатних симбіонтів тим, що вони: (1) можуть бути відсутні в деяких популяціях попелиць, (2) мешкають поза міцетоцитах (найчастіше, в порожнині тіла), (3) можуть передаватися горизонтально (через солодкі виділення комах — «медвяну росу»). Вторинні симбіонти значно впливають на еволюцію попелиць через те, що вони змінюють харчові уподобання своїх хазяїв, підвищують стійкість комах до впливу паразитоїдів та коливань температури.

Питання для самоконтролю:

1. Якими стимулами керується комаха під час пошуку їжі?
2. У який відділ кишечника відкриваються слинні залози комах? Які функції виконує їхній секрет?
3. Як розподілені головні функції між трьома головними відділами травного тракту комах?
4. Як визначити межі трьох головних відділів кишечника комах?
5. Який зв'язок існує між «манною небесною» та живленням комах?
6. Що таке перитрофічна мембрана, де вона утворюється і якими є її головні функції?
7. Які анатомічні та фізіологічні пристосування для споживання рідкої їжі існують в комах?
8. Які адаптації до споживання крові мають комахи?
9. Яким методом керуються фізіологи комах для вивчення значення симбіонтів?
10. Де саме можуть мешкати симбіонти комах та якою є їхня роль в живленні хазяїв?
11. Яку роль відіграє копрофагія в житті колоніальних комах?
12. Якими є особливості цитоплазматичних симбіонтів комах?
13. Яку роль відіграють бактерії в еволюції попелиць?
14. Якими є особливості споживання комахами целюлози, кератину й воску?

Рекомендована література до лекції:

- 1) Regulatory Mechanisms in Insect Feeding / Edited by R.F.Chapman, G. de Boer. — Chapman & Hall, New York, London, 1995. — 398 p. (*Вичерпний і всебічний огляд різних способів живлення комах*)
- 2) Terra W.R. The Origin and Functions of the Insect Peritrophic Membrane and Peritrophic Gel / W.R. Terra // Archives of insect biochemistry and physiology. — 2001. — Vol. 47, № 2. — P. 47–61. (*Оглядова стаття про будову, функції та еволюцію перитрофічної мембрани*)
- 3) Engel Ph. The gut microbiota of insects — diversity in structure and function / Ph. Engel, N.A. Moran // FEMS Microbiology Reviews. — 2013. — Vol. 37, № 5. — P. 699–735. (*Найсучасніша, добре ілюстрована оглядова стаття про симбіотичне травлення та кишкових симбіонтів комах*)

Лекція 5

МЕТАБОЛІЗМ, ОСМОРЕГУЛЯЦІЯ, ЕКСКРЕЦІЯ

Загальні особливості обміну речовин. Будова та функції жирового тіла. Нефроцити. Особливості водно-сольового балансу та екскреції. Азотовмісні продукти обміну. Будова та функціонування Мальпігієвих судин. Криптонефриди. Ректальні сосочки. Іонна регуляція комах, які мешкають в гіпоосмотичному та гіперосмотичному середовищах.

Субстанції, які проходять крізь стіну кишки (а іноді — й покривів, як-от певні інсектициди), зрідка залишаються незміненими в гемолімфі впродовж тривалого періоду. Здебільшого вони швидко перетворюються на інші речовини. Сукупність всіх хімічних реакцій, які відбуваються в живому організмі, називають *метаболізмом*. Він включає *анаболізм* — себто реакції, які потребують енергії й призводять до утворення складніших молекул, і *катаболізм* — реакції, внаслідок яких утворюються простіші молекули і виділяється енергія. Прикладом анаболічних реакцій є утворення структурних протеїнів та ферментів із амінокислот, або полісахаридів із моносахаридів. Багато катаболічних реакцій виникли для вироблення енергії, яку потребує організм для функціонування. Метаболізм комах загалом схожий на такий у ссавців, через що комахи є зручними модельними організмами для біохімічних досліджень.

5.1 Загальні особливості обміну речовин. В усіх тварин прості вуглеводи є головним субстратом, який може бути окислений для вироблення енергії. У комах таким субстратом є дисахарид *трегалоза*, а тому моносахариди, на кшталт глюкози та фруктози, присутні в гемолімфі тільки в мінімальній кількості (виключення становлять робочі особини медоносної бджоли). Рівень трегалози в гемолімфі постійний і знаходиться в стані динамічної рівноваги з *глікогеном*. Перетворення глікогену на трегалозу активує гіперглікемічний гормон, який виробляють ендокринні органи — кардіальні тіла (див. розділ 9.7 «Ендокринна система комах»). Оскільки молекула трегалози не здатна пройти крізь плазматичну мембрану м'язової клітини, вона прямо на стінці клітини за участю ферменту трегалази перетворюється на дві молекули глюкози. Глікоген є головною запасною речовиною комах, яка накопичується переважно в жировому тілі комах, але також у м'язах та в епітелії середньої кишки. Він синтезується здебільшого із трегалози, але у деяких видів — також із амінокислот. Окрім підтримання рівня трегалози в гемолімфі, головними функціями глікогену є такі: (1) джерело для синтезу комашиного «антифризу» — гліцерину, (2) безпосереднє джерело енергії у м'язових клітинах, (3) важливий компонент жовтка яйця, який постачає енергію для розвитку ембріона та пластичні речовини для побудови хітину (див. розділ 7.4.1 «Жіноча статева система»).

Ліпіди накопичуються в жировому тілі у формі тригліцеридів. Вони можуть бути синтезовані безпосередньо із жирних кислот і гліцеролу, які виникають під час травлення, або із амінокислот і простих вуглеводів. Жир — це найбільш економна для запасання речовина, адже його енергетична цінність майже вдвічі перевищує таку вуглеводів. Ліпіди використовуються комахами як джерело енергії під час довготривалих «енергомістких» подій, як то ембріонального розвитку, метаморфозу, голодування, тривалих перельотів. Зазвичай, ліпіди запасуються у личинок (особливо, комах із повним перетворенням), майже половина сухої ваги тіла яких може бути представлена ліпідами. У великій кількості ліпіди накопичуються в яйці під час вітелогенезу (див. розділ 7.4.1 «Жіноча статева система»).

Амінокислоти, які утворилися під час травлення, використовуються надалі як енергетичні (для отримання енергії) і пластичні (для побудови структур тіла) речовини. Подібно до хребетних тварин, комахи не можуть синтезувати деякі амінокислоти — вони мають надійти з їжею або від симбіонтів. У жировому тілі амінокислоти перебудовуються в *гексамери* — запасні протеїни, які складаються із шести субодиниць і є специфічними для окремих видів комах (про це свідчать назви гексамерів — каліфорин, дрозоділін тощо). Запасання вільних амінокислот в тілі комах є неможливим, бо це зрушило б осмотичний тиск гемолімфи. Особливо багато запасних білків міститься в гемолімфі перед метаморфозом у комах, що плетуть шовкові кокони (шовк має білкову природу), під час репродуктивного періоду в самок, які відкладають багато яєць, або в самців, які виділяють сперматофори. Іншу важливу групу протеїнів гемолімфи складають *ліпофторини*, що синтезуються в жировому тілі. Ці макромолекули відіграють важливу роль в поглинанні та транспорті ліпідів, а також — у процесах згорання гемолімфи.

5.2 Осередки метаболізму. Хімічні реакції здійснюються в кожній клітині, але їхня кількість є обмеженою, а характер зумовлений функцією клітини. Наприклад, в епітелії середньої кишки метаболізм спрямований значною мірою в напрямку синтезу специфічних травних ферментів. Метаболізм м'язових клітин спрямований на запасання великої кількості енергії у формі АТФ, необхідної для процесу скорочення. У хімічних реакціях клітин гіподерми переважають ті, що залучені до вироблення компонентів кутикули — хітину і протеїнів. Певні тканини, проте, не є настільки спеціалізованими. В них відбувається безліч біохімічних реакцій, до яких залучаються усі три головні типи органічних молекул — вуглеводи, амінокислоти і ліпіди. У хребетних такі численні реакції виконує печінка. Аналогічною за функціями тканиною комах є жирове тіло.

5.2.1 Жирове тіло. Жирове тіло має мезодермальне походження і закладається як метамерні групи клітин у складі целомічних мішечків, які згодом розростаються й утворюють окремі скупчення клітин здебільшого у вигляді лопатей в порожнині тіла. Найбільшими скупченнями є *вісцеральний листок* жирового тіла навколо кишечника та *парієтальний листок*, який

розташований під гіподермою. З усіх сторін жирове тіло омивається гемолімфою і має багату трахеацію, що вказує на його високу метаболічну активність. Власне, головною функцією жирового тіла є *метаболічна*. Рівень накопичених в жировому тілі поживних речовин впливає на швидкість росту комах, терміни метаморфозу і розвиток яєць, а отже жирове тіло шляхом нагромадження або виділення в гемолімфу ключових молекул координує ріст, метаморфоз та розмноження комах. Жирове тіло також виконує *опорну* функцію, підтримуючи внутрішні органи в порожнині тіла, є *місцем мешкання симбіонтів*, тимчасово *нагромаджує* в собі *продукти обміну* та бере участь в їх *детоксикації*, слугує *резервом клітин гемолімфи*, забезпечує субгіподермальне забарвлення, виділяє *гормони* та *антимікробні пептиди*.

Органи світіння комах є видозміненими ділянками жирового тіла, які розташовані під прозорою кутикулою і мають багату трахеацію. Клітини органів світіння — *фотоцити* — містять всередині пігмент *люциферин*, який за участі кисню та ферменту *люциферази* окислюються до *оксилюциферину* і продукує характерне жовте світло. Розташовані під фотоцитами *рефлекторні клітини* відбивають світло за допомогою кристалів сечової кислоти, якими вони заповнені. Люциферин-люциферазна система жуків світляків застосовується у харчовій промисловості для виявлення бактеріального забруднення продуктів (окислення люциферину відбувається при наявності АТФ, яка виробляється живими організмами) та в молекулярній біології — як маркер певних генів та патологічних станів клітин.

Тканини жирового тіла можуть містити 4 основні типи клітин: *трофоцити*, *уроцити*, *міцетоцити* та *еноцити*. *Трофоцити*, або *адіпоцити* складають більшу частину жирового тіла, а в деяких комах вони є єдиним типом його клітин. Головна функція трофоцитів полягає в перетворенні вуглеводів на запасні ліпіди, синтезі та подальшому запасанні різноманітних речовин, серед яких — трегалоза (комашиний «цукор крові»), вітелін (білок, що складає до 90% жовтка яйця), спеціальні протеїни, що вони регулюють вміст гормонів у гемолімфі, запасні білкові речовини, які використовуються під час діпаузи та метаморфозу, гемоглобін (у личинок комарів-хірономід), а також глікоген та тригліцериди. Цікаво, що подібно до процесів, що відбуваються в печінці людини, глікоген жирового тіла використовується комахами для підтримання певного рівня «цукру крові» трегалози (див. розділ 5.1 «Загальні особливості обміну речовин»). Детоксикація гемолімфи також здійснюється в трофоцитах. Здебільшого обмін резервних речовин здійснюється за єдиною схемою: синтез у трофоцитах > виділення в гемолімфу > запасання в жировому тілі > використання у «скрутні часи». Молоді трофоцити, яких можна спостерігати в ембріонів, личинок молодшого віку та у комах, що голодують, нагадують за своєю будовою гемоцити, з якими трофоцити можуть бути пов'язаними філогенетично. У дорослих личинок та імаго трофоцити збільшуються, їхнє ядро стає лопатевим, а цитоплазма

відрізняється значною кількістю і великим різноманіттям вакуоль. *Уроцити* є типовими клітинами жирового тіла комах із повним перетворенням і зустрічаються переважно в личинок. Ці клітини накопичують продукти білкового обміну у вигляді уратних гранул і часто скупчені в центрі жирового тіла. Гранули на 75% складаються із сечової кислоти та на 25% — з білків. Напередодні або під час лялькування урати переходять до кишечника і після окрилення виділяються назовні у складі меконію (див. розділ 4.2.3 «Задня кишка»). *Міцетоцити* та *бактеріоцити* містять численних симбіонтів комах — грибів та бактерій, відповідно. У тарганів вони розміщені поруч із уратними клітинами, що наводить вчених на думку про участь симбіотичних бактерій в азотному обміні. Доволі часто міцетоцити утворюють окремі анатомічно не пов'язані з жировим тілом структури — *міцетоми*. На відміну від решти клітин жирового тіла *еноцити* мають ектодермальне походження. Це клітини, які топографічно можуть бути пов'язані із жировим тілом, але нерідко розміщені окремо від нього. Вони синтезують кутикулярні воски, а також гормон линяння *екдізон* (див. розділ 2.4 «Линяння»). Впродовж розвитку комах еноцити зазнають суттєвих морфологічних змін, які мають циклічний характер і приурочені до линяння — в них змінюється форма і розміри ядра, форма клітини з округлої перетворюється на зірчасту або лопатеву. Іноді еноцити розмножуються амітозом, а у деяких комах — виростають до понад 150 мкм, складаючи 1/5 розміру усієї тварини. Ці клітини часто можна знайти в гемолімфі, що поряд із іншими ознаками (закладання, тісний функціональний зв'язок) дає підставу говорити про жирове тіло і гемолімфу як про спільну, єдину тканину внутрішнього середовища комах.

5.2.2 Нефроцити. Нефроцити, яких іноді називають *атроцитами* або *перикардіальними клітинами*, мають мезодермальне походження і розміщені в порожнині тіла. Особливо багато їх в поряд із серцем та на стінках кишечника. Характерними особливостями нефроцитів є товста (до 100 нм) базальна пластинка, що оточує клітини, численні вирости плазматичної мембрани та глікокалікс із рецепторними білками. Нефроцити вважають важливим елементом підтримання сталості внутрішнього середовища організму (гомеостазу) комах. Ці клітини здатні синтезувати й накопичувати деякі колоїдні речовини (переважно протеїни), підтримуючи певний осмотичний тиск у гемолімфі, а також накопичувати в собі макромолекули, отримані із продуктів живлення (хлорофіл, гемоглобін), знешкоджувати отруйні речовини та бактерій (за участі лізоциму — протеїну, що руйнує стінку бактеріальної клітини). Вибірковість нефроцитів зумовлює базальна пластинка, яка працює як фільтр, та рецепторні білки. Базальна пластинка не дозволяє нефроцитам захоплювати великі часточки, як це роблять, прикладом, гемоцити, а тільки поглинати розчинні речовини із гемолімфи шляхом піноцитозу. Отже, незважаючи на назву, нефроцитів краще відносити до групи метаболічно активних клітин, які підтримують гомеостаз, аніж розглядати як екскреторні структури.

5.3 Водно-сольовий баланс і екскреція. Реакції, що відбуваються в клітині за участю ферментів, завжди проходять в дуже вузьких межах фізико-хімічних умов. Йдеться, насамперед, про кислотність та іонний склад середовища реакції, які впливають на активний центр ферменту. Властивості клітинної рідини, в свою чергу, залежать від властивостей гемолімфи, яка омиває клітину. Отже, перед комахою постає непроста задача: підтримувати відносно сталу кислотність гемолімфи і, одночасно, видаляти отруйні речовини та утримувати корисні сполуки. Це завдання ускладнюється ще й тим, що комахи мешкають у різьчому відмінних середовищах. Мешканці суходолу втрачають воду через випаровування, прісноводні комахи борються з надмірним обводненням організму та втратою іонів, а морські та солоноводні — навпаки, зазнають зневоднення і мають позбутися зайвих солей (див. розділ 5.3.4 «Іонна регуляція прісноводних і солоноводних комах»). Підтримання водно-сольового балансу та виділення продуктів обміну є пов'язаними між собою процесами, які виконують екскреторні органи. На відміну від ссавців комахи мають різноманітні екскреторні органи, функції між якими розподіляються по-різному залежно від способу життя і трофічних уподобань комах, проте всі вони мають спільні принципи роботи, про які йдеться нижче. У переважній більшості комах головну роль в цих процесах відіграють Мальпігієві судини і задня кишка, які тісно пов'язані між собою як анатомічно, так і функціонально. Регуляція екскреції та водно-сольового обміну здійснюється гормонально: (1) *діуретичний гормон* стимулює вироблення первинної сечі Мальпігієвими судинами, (2) *антидіуретичний гормон* впливає на вибірккову реабсорбцію в задній кишці. Синтезують обидва гормони нейросекреторні клітини, які містяться в центральній нервовій системі комах (див. розділ 9.7 «Ендокринна система комах»).

5.3.1 Азотовмісні продукти обміну. Унаслідок катаболічних реакцій, як-от розкладання білків та нуклеїнових кислот, виникають різноманітні азотовмісні продукти обміну, яких можна охарактеризувати за трьома важливими для організму ознаками: (1) структурна складність, (2) токсичність і (3) розчинність. Між цими трьома показниками існує прямий зв'язок: найскладніші сполуки мають найменшу токсичність і розчинність, найпростіші — найвищу токсичність і розчинність. Перелік речовин, які є кінцевими продуктами азотистого обміну в комах, може бути великим, але у переважній більшості видів зустрічаються п'ять речовин: *сечова кислота*, *аллантоїн*, *аллантоїнова кислота*, *сечовина* та *аміак*. В означеному ряді сечова кислота має найскладнішу будову і, відповідно, найменшу токсичність і розчинність, а аміак — найпростішу будову, найвищу токсичність і найвищу розчинність. Комахи, які живуть на суходолі, та ті, які тимчасово не випорожняються, вимушені витратити енергію на синтез малотоксичної сечової кислоти, яку вони можуть певний час нагромаджувати в своєму тілі та виділяти назовні майже в сухому стані, зберігаючи дорогоцінну воду. Таких комах — абсолютна більшість. Водні мешканці та

попелиці мають можливість виділяти розчинний у воді, але токсичний амоній, не витрачаючи енергію на синтез складніших сполук. Знешкоджувати амоній попелицям допомагають симбіотичні бактерії. Крім екскретів, комахи видаляють із організму контамінанти («забруднювачі») — шкідливі або «зайві» речовини, поглинуті із їжею.

5.3.2 Мальпігієві судини. Головними органами екскреції продуктів обміну комах є *Мальпігієві судини* — трубчасті вирости задньої кишки, вільний кінець яких часто є рухливим і омивається гемолімфою. Стінка судини разом із м'язовими волокнами містить залозистий епітелій різної будови. Усі секреторні клітини мають вкриті мікроворсинками верхівки і є багатими на вакуолі та мітохондрії та поділяються на дві групи: (1) поглинальні, які активно поглинають речовини шляхом ендоцитозу, (2) видільні, які виділяють розчинні й нерозчинні (у вигляді конкрементів) продукти. Часто епітеліальні клітини Мальпігієвих судин диференційовані у проксимально-дистальному напрямку, тобто від основи судини до її вільного кінця, причому екскреторні (видільні) розміщені поблизу вільних кінців судин, а інкреторні (поглинальні) — поблизу місця впадання судини в задню кишку. Вважають, що подібна просторова диференціація є необхідною умовою ефективного функціонування судини. Відомо, що сечова кислота, яка є найпоширенішим продуктом виділення комах, є майже нерозчинною у воді. Її кристали, які виділяються екскреторними клітинами в простір дуже вузьких Мальпігієвих судин, перетворюються на розчинні в воді солі (здебільшого калієві) і вже в розчиненому вигляді транспортуються до задньої кишки. Для утворення розчинної солі потрібні особливі фізико-хімічні умови, зокрема високий рН, високий осмотичний тиск та вода. У дистальних (ближчих до вільного кінця) відділах всередину судини пасивно засмоктуються вода, амінокислоти та прості вуглеводи та активно — іони калію та, іноді, натрію. Під час транспортування розчинених солей сечової кислоти в напрямку до задньої кишки рН поступово падає, і ближче до задньої кишки через втрату іонів і органічних сполук падає осмотичний тиск, а солі сечової кислоти випадають в осад. Кристали сечової кислоти потрапляють до задньої кишки і входять до складу екскрементів комах.

Анатомічно Мальпігієві судини можуть бути по-різному побудованими — розгалуженими, ворсистими, здутими на верхівці тощо. У багатьох комах, особливо тих, хто мешкає в умовах дефіциту води, Мальпігієві судини вільними кінцями щільно «прилипають» до задньої кишки й огортаються спільною оболонкою. Такі комплекси називають *криптонефридіями*, а їхнім призначенням є «цільове» використання води, іонів та органічних сполук, які поглинаються в задній кишці і одразу потрапляють до початкових відділів Мальпігієвих судин, де використовуються для створення умов, необхідних для транспорту сечової кислоти.

5.3.3 Ректальні сосочки. Важливу роль у підтриманні водно-сольового балансу гемолімфи виконують ректальні сосочки, які розташовані в стінці

найближчого до анусу відділу задньої кишки — прямої кишки, або ректума (див. розділ 4.2.3 «Задня кишка»). Ректальні сосочки являють собою потовщення стінки кишки у вигляді радіально розміщених поздовжніх валиків або горбків, що впинаються в простір кишки. Клітини ректального сосочка містять розміщені в особливих виростах іонні насоси, так звані *мітохондріальні помпи*, і за рахунок активного транспорту створюють різницю осмотичного тиску між клітинами і вмістом задньої кишки. Це викликає дифузію (зворотне всмоктування, або реабсорбцію) води із вмісту задньої кишки через епітелій ректального сосочка в гемолімфу.

5.3.4 Іонна регуляція прісноводних і солоноводних комах. Важливою складовою метаболізму прісноводних комах, які мешкають у гіпоосмотичному середовищі, є поглинання іонів — активний процес, який відбувається за участю іонних насосів. Деяким водним двокрилим та личинкам волохокрильців притаманні *анальні папіли* — тонкостінні пальчасті вирости стінки тіла поблизу анального отвору, ступінь розвитку яких залежить від солоності води. Наприклад, у мешканців солонуватих водойм, які майже не відчують дефіциту іонів, анальні папіли практично нерозвинені. Поодинокі *хлоридні клітини* або групи по-різному диференційованих клітин у складі *хлоридного комплексу* добре вирізняються з-поміж клітин гіподерми численними везикулами та дірчастим кутикулярним покриттям у вигляді тонкостінних бородавок або квіточок на зябрах, ногах або стернітах черевця комах. Деякі комах мають окремі ділянки гіподерми, спеціалізовані для поглинання солей — це так званий *хлоридний епітелій*, який може міститися на черевці (у волохокрильців), поблизу ануса (у мух) та на стінках прямої кишки (у бабок). Нечисленні види комах (деякі водяні клопи, личинки комарів-дзвінців та волохокрильців), які мешкають у гіперосмотичному середовищі солонуватих озер, лиманів та морів, виділяють солі за участі екскреторних органів, а дефіцит води долають як мешканці суходолу — через зменшення проникності покривів та виділення сухих екскрементів.

Питання для самоконтролю:

1. Що анатомічно становить собою жирове тіло?
2. Як закладається жирове тіло під час онтогенезу?
3. Які типи клітин входять до складу жирового тіла, які функції вони виконують?
4. Що таке міцетомі?
5. Який вуглевод виконує функції комашиного «цукру крові»? Де він синтезується? Де і в якій формі запасється?
6. Де містяться та яку функцію виконують нефроцити?
7. Із якого зародкового листка походять Мальпігієві судини комах? Які функції вони виконують?
8. Що таке криптонефридії? Яким є їхнє призначення?
9. Які кінцеві продукти білкового обміну виділяють комах? Чим зумовлена можливість екскреції аміаку?
10. Яку функцію виконують ректальні залози?

11. Яку функцію виконують анальні папіли? Кому властиві ці структури?
12. Яку функцію виконують хлоридні клітини та хлоридний епітелій? Кому властиві ці структури?
13. Які структури в тілі комах можуть брати участь у підтриманні водно-сольового балансу?

Рекомендована література до лекції:

- 1) Arrese E.L. Insect fat body: energy, metabolism, and regulation / E.L. Arrese, J.L. Soulages // Annual Review of Entomology. — 2010. — Vol. 55. — P. 207–225. *(Огляд ролі та особливостей функціонування жирового тіла, а також метаболізму комах в цілому. Дуже рекомендую)*
- 2) Gaede G. Regulation of intermediary metabolism and water balance of insects by neuropeptides / G. Gaede // Annual Review of Entomology. — 2004. — Vol. 49. — P. 93–113. *(Стаття висвітлює механізми регуляції метаболізму комах за участі нейропептидів. Буде корисна тим, хто цікавиться біохімією та ендокринологією комах)*

Лекція 6

ТРАНСПОРТНІ СИСТЕМИ: КРОВОНОСНА І ДИХАЛЬНА

Загальний план будови кровоносної системи. Особливості будови та функціонування серця. Кровообіг. Склад гемолімфи та її функції. Імунітет та реакція інкапсуляції. Нервова та гуморальна регуляція діяльності кровоносної системи. Механізми газообміну та план будови дихальної системи: стигми, трахеї, повітряні мішки, трахеоли. Регуляція дихання: вентиляція, дихальні рухи, робота стигм, трахеоларний контроль. Газообмін водяних мешканців та паразитів.

6.1 Кровоносна система. Кровоносна система комах є незамкненою, що означає, що в тілі цих тварин існує єдина позаклітинна рідина — *гемолімфа*, яка є особливою рідкою тканиною внутрішнього середовища, наповнюючи *міксоцель* — проміжки між внутрішніми органами, — і тільки частину свого шляху проходить по кровоносних судинах. На відміну від решти членистоногих, кровоносна система комах анатомічно не є єдиною структурою, а представлена системою пульсуючих органів в різних ділянках тіла, які, працюючи разом, женуть гемолімфу в певних напрямках, чим зумовлюють її циркуляцію, тобто *кровообіг*. На відміну від хребетних та багатьох інших груп тварин, участь кровоносної системи комах в транспорті газів є обмеженою. У зв'язку з цим, анатомічне спрощення кровоносної системи у комах компенсується розвитком дихальної системи, яка бере на себе функцію транспорту газів.

6.1.1 Загальний план будови кровоносної системи. Центральним елементом кровоносної системи комах є *спина судина*, яка тягнеться уздовж спинного боку тіла і поділяється на ділянку, що має камери — *серце*, та ділянку без камер — *аорту*.

Серце є задньою частиною спинної судини. Його *камери* — це розширені ділянки судини з *поперечними клапанами*, які відділяють камери одна від одної, та бічними отворами *остіями*. Кількість серцевих камер варіює від 12 (у тарганів) до однієї (в личинок бабок та вошей), а в деяких дрібних комах серце зовсім не виражене. Кожна камера має одну пару бічних остіїв (рідше непарні спинні або черевні остії), оснащених власними клапанами в такий спосіб, що краї останніх загинаються всередину серця. Задній кінець серця зазвичай є сліпо замкненим. Безпосередньо під серцем розміщені метамерні *крилоподібні м'язи* трикутної форми, які входять до складу *спинної діафрагми* (див. далі). Стінка серця містить один шар кільцевих м'язових клітин, рідше також поздовжні і косі м'язи. Окрім скоротливих елементів, серцеві клітини мають везикули та добре розвинений апарат Гольджі — ознаки їх активної синтетичної діяльності, що дозволяє припустити, що серце комах (як, до речі, і серце хребетних) — це не просто насос, який качає кров, але й важливий елемент у підтримці гомеостазу.

Спереду серце продовжується в *аорту* — головну, а іноді й єдину судину в кровоносній системі комах. Під серцем, між ним і кишечником, міститься *спинна діафрагма*, яка відділяє порожнину навколо серця (*перикардій*, або *перикардіальний синус*) від решти міксоцеля. Уздовж черевного боку черевця тягнеться *черевна діафрагма*, яка відмежовує *периневральний* (навколонервовий) *синус* від *перивісцерального* (навколокишкового) *синуса*. Черевна діафрагма найкраще розвинена у комах із неконцентрованою нервовою системою. Обидві діафрагми являють собою м'язово-сполучнотканинні структури у вигляді плівочок, натягнутими між стінками тіла на кшталт тенту. У переважної більшості комах вони кріпляться до стінок тіла тільки в декількох ділянках, тому гемолімфа може перетікати з одного в інший синуси крізь бічні щілини, а також в передній і задній ділянках тіла комах.

6.1.2 Кровообіг. Циркуляція гемолімфи відбувається внаслідок пульсації серця та діафрагм, і меншою мірою — задньої частини аорти. Під час скорочення крилоподібних м'язів спинна діафрагма опускається донизу, об'єм перикардіальної порожнини збільшується, тиск рідини в ній падає, що призводить до засмоктування гемолімфи. Водночас камери серця розширюються (діастола), і гемолімфа крізь остії потрапляє всередину серця. Невдовзі серце скорочується (систола), і гемолімфа перетікає від задньої до передньої частини тіла. Зворотній рух із серця в перикардій унеможливлюють клапани остій, а руху гемолімфи назад перешкоджають клапани між камерами. Цікаво, що в деяких комах (у сарани і таргана) крилоподібні м'язи не скорочуються, а розширення серця відбувається пасивно внаслідок еластичних властивостей серцевих клітин. Деякі комахи здатні змінювати напрямок руху гемолімфи.

Хвилі скорочення серця женуть гемолімфу вперед. Попереду аорта відкрита, тому гемолімфа виливається просто на головний мозок або поблизу нього. Далі потоки гемолімфи прямують у перивісцеральний та периневральний синуси. Черевна діафрагма також здатна до хвилеподібних рухів, проте вона розвинена помітно слабше ніж спинна і у деяких комах (тарганів, бабок, волохокрильців) редукована до кількох поперечних м'язів. М'язи черевної діафрагми зв'язані з черевним нервовим ланцюжком: їхні скорочення викликає коливання ланцюжка всередині гемолімфи, що, як вважають, покращує перемішування рідини. Як бачимо, характер пульсації органів кровоносної системи комах такий, що в задній частині тіла створюється нижчий тиск, ніж в передній, і гемолімфа тече в напрямку вперед по спинному боку, а назад — уздовж кишечника та по черевному боку.

Біля основи або всередині різних відділів та придатків тіла (антен, ніг, крил, видовжених придатків черевця) можуть бути розвинені допоміжні пульсуючі органи, так звані *додаткові серця*. У переважної більшості комах вони анатомічно не зв'язані з головними елементами кровоносної системи — серцем і аортою, і можуть бути побудовані як *пульсуючі ампули* (у вусиках

тарганів, прямокрилих, яйцекладі прямокрилих) або *скоротливі мембрани* (в ногах клопа-ранатри, біля основи крил метелика-бражника). Пульсуюча ампула має вигляд сполучнотканинного мішечка з отвором та судиною, яка прямує від мішечка всередину придатка тіла. До ампули кріпиться м'яз, який або стискає ампулу (і тоді розширення відбувається пасивно внаслідок еластичності стінок ампули), або розширює її (тоді еластичні стінки пасивно стискають ампулу). Додаткові серця біля основи крил, властиві деяким комахам, можуть різнитися за будовою, проте завжди працюють за єдиним принципом — наче піпетки «відсмоктують» гемолімфу із крил. Кровообіг в крилах такий, що гемолімфа заходить в крило через передні його жилки, а виходить — через задні. Скоротливі мембрани — це оснащені м'язами сполучнотканинні плівочки, коливання та деформація яких допомагають проштовхувати гемолімфу в певному напрямку.

Частота серцевих скорочень залежить від фізіологічного стану комахи: у спокої вона коливається в межах 30–70 поштовхів на хвилину, в польоті — перевищує 100 (максимальна швидкість скорочення сягала 310 поштовхів на хвилину і була зареєстрована у личинки таргана), а під час діпаузи пульсація може майже зупинятися. Ізольоване й занурене у фізіологічний розчин серце комахи продовжує скорочуватися, при цьому ритм скорочень задають самі серцеві м'язи внаслідок так званої міогенної стимуляції. Досліди показали, що водій ритму (пейсмейкер) кожної окремої камери серця розміщений в наступній задній камері. Тільки в комах, які здатні міняти напрямок руху гемолімфи (наприклад, у тютюнового бражника *Manduca sexta*), існують як передні, так і задні водії ритму. Серце іннервується симпатичною нервовою системою (див. розділ 9.4 «Симпатична нервова система») та черевним нервовим ланцюжком, імпульси з яких, як і в хребетних, не викликають, а тільки регулюють ритм та амплітуду скорочень. На роботу серця впливає й спинна діафрагма. Існують відомості про те, що різноманітні речовини (ювенільні гормони, секреторні пептиди тощо) впливають на серцеві скорочення, проте сьогодні переважає точка зору, що такі гормональні чинники мають тільки опосередковану дію, яка проявляється через зміну метаболізму комах.

6.1.3 Гемолімфа. Гемолімфа комах складається із рідкої *плазми* та *гемоцитів*. *Плазма* здебільшого є прозорою, іноді жовтуватою, зеленкуватою, і тільки в деяких комах — яскраво забарвленою рідиною (наприклад, у червоний колір — у личинок комарів-хірономід). Окрім води, яка складає 75–90%, вона містить дисоційовані солі, поживні речовини (білки, трегалоза), ферменти, гормони, сечову кислоту, пігменти тощо. Співвідношення цих речовин є дуже мінливим і залежить від систематичного положення комахи, її раціону та фізіологічного стану. Серед головних ознак, що вирізняють плазму комах серед інших тварин — високий вміст амінокислот і білків, ліпідів (у самок перед відкладанням яєць, під час довготривалих польотів, перед линянням тощо), мізерна кількість

моносахаридів (згадаємо, що комашиним «цукром крові» є осмотично інертний дисахарид трегалоза), гліцерин та сорбіт, які працюють взимку як антифризи (див. розділ 5.1 «Загальні особливості обміну речовин»).

Гемолімфа багатьох комах містить антибіотики та лізоцим, який, як відомо, розчиняє бактеріальну оболонку і забезпечує неспецифічний імунітет. Попри те, що в гемолімфі комах антитіла не утворюються, вакцинація попереджує бактеріальне захворювання, яке викликає синьогнійна паличка *Pseudomonas aeruginosa*. Імунітет виникає після одноразового введення вакцини, сягає максимуму за 24 години і зберігається протягом кількох днів.

Головними функціями плазми гемолімфи є такі: (1) *транспортна* (транспорт поживних речовин, гормонів, продуктів обміну тощо), (2) *резервна* (тимчасово накопичує метаболіти), (3) *джерело клітинної рідини* в умовах дефіциту вологи, (4) *буферна* — при змінах кислотності середовища, (5) *гідравлічний рух* окремих частин тіла і, зокрема, участь у линянні, (6) *терморегуляторна*.

У великих комах, які добре літають (прямокрилих, бабок, метеликів, деяких перетинчастокрилих), рух гемолімфи не тільки скоординований із дихальними рухами і покращує газообмін, але й допомагає підтримати оптимальну температуру тіла: підігріти літальну мускулатуру, якщо температура зовнішнього середовища є надто низькою («тепла» гемолімфа циркулює в межах грудей і зігріває м'язи), або охолодити м'язи під час інтенсивного польоту (при цьому вентральна діафрагма інтенсивно скорочується й жене «нагіту» гемолімфу далі в черевце, де вона охолоджується).

Гемоцити мають мезодермальне походження. У постембріональному періоді розвитку вони відтворюються в особливих *гемопоетичних органах* або безпосередньо у міксоцелі. Гемопоетичні структури відомі в багатьох комах. Наприклад, у цвіркуна *Gryllus* — це дві групи клітин у другому і третьому сегментах черевця, які пов'язані із спинною судиною. Гемопоетичні органи цвіркуна не тільки виробляють деякі типи гемоцитів, але й є осередками фагоцитозу, причому обидві функції (кровотворча та імунна) можуть виконувати одні й ті ж самі клітини, але неодноразово. Тому під час інфекції комаха здатна виробляти попередників гемоцитів із певним запізненням. У багатьох комах всі або майже всі гемоцити рухаються тілом разом із гемолімфою, проте є такі види, гемоцити яких залишаються прикріпленими до тканин в порожнині тіла та не циркулюють із гемолімфою (наприклад, вільних гемоцитів немає у дорослих комарів).

Розрізняють три основні типи гемоцитів — прогемоцити, плазматоцити та гранулоцити, із яких виводять усі інші численні типи клітин, що вони зустрічаються в гемолімфі комах. *Прогемоцити*, або *стовбурові клітини* —

— це дрібні округлі клітини з великим ядром, які дають початок іншим типам гемоцитів. *Плазматоцити*, або *фагоцити* — це клітини різних розмірів та форми, які мають округле ядро, сильно вакуолізовану цитоплазму, добре розвинений апарат Гольджі та ендоплазматичний ретикулум, численні лізосоми. Плазматоцити здатні утворювати псевдоподії й амебоїдно рухатися. *Гранулоцити* є зазвичай округлими або дископодібними клітинами, які мають дрібне ядро та цитоплазму з численними гранулами. У більшості комах гранулоцити нерухомі й залучені до метаболічних процесів. У інших — гранулоцити рухливі і здатні до фагоцитозу, тому вважають, що ці гемоцити можуть походити від плазматоцитів. *Еноцитоїди* — це невеликі округлі або яйцеподібні клітини із одним, рідше, двома ядрами. Ці клітини легко руйнуються, майже ніколи не фагоцитують, в них відсутні лізосоми, а апарат Гольджі є невеликим. *Сферулоцитів*, які притаманні вищим двокрилим і метеликам, дуже легко упізнати через те, що їхнє ядро оточене численними великими включеннями, які займають більшу частину цитоплазми. Імунохімічні дослідження показали, що сферулоцити є особливою формою гранулоцитів. Щодо можливих функцій гемоцитів цього типу, єдиної думки не існує — вчені припускають фагоцитуючу, транспортну, синтетичну (синтез протеїнів) та імунну. *Цистоцити*, або *коагулоцити* мають сферичну форму і дрібне монетоподібне ядро. Зруйновані цистоцити викликають швидку коагуляцію навколишньої плазми.

Головні функції гемоцитів пов'язані із захистом організму. В основі цих функцій лежить важлива особливість багатьох їх них — здатність відрізнати ті об'єкти, які мають бути знищені, як то чужорідні структури або власні старі клітини. Якщо чужорідна часточка має дрібні розміри (протист, бактерія, вірус тощо), гемоцити заковтують її шляхом фагоцитозу. Навколо більших бактеріальних скупчень, великих клітин, деяких ендопаразитів утворюються капсули. *Інкапсуляція* є складним багатоетапним процесом знешкодження чужорідних шкідливих елементів в тілі комах. Спершу чужорідну часточку або паразита оточують гранулоцити, спеціальні протеїни плазми або продукти, які утворилися після руйнування коагулоцитів. Цей шар нерідко стає меланізованим. Потім навколо нього збираються плазматоцити, які сплющуються й утворюють кількешарову капсулу, що почасти зберігається упродовж усього життя комах. Іноді капсули зовсім не містять гемоцитів, а складаються винятково із неклітинних елементів, як-от мукополісахаридів і меланіну. Інкапсульовані організми зазвичай гинуть через голод, задуху, отруєння хінонами, антибактеріальними пептидами тощо. У метеликів і вищих двокрилих гемоцити беруть участь у гістолізі личинкових структур під час метаморфозу: в личинкових клітинах спочатку відбувається автоліз (самоперетравлення), а згодом автолізовані клітини розпізнаються і фагоцитуються гемоцитами.

Природа згортання гемолімфи комах остаточно не відома. Можливо, причина складності її вивчення у тій блискавичній швидкості, з якою вона коагулює. Припускають, що процес згортання завжди пов'язаний із діяльністю коагулоцитів. У деяких комах (прямокрилих, деяких клопів, жуків, перетинчастокрилих) коагулоцити дуже швидко, вибухоподібно виділяють назовні фрагменти своєї цитоплазми, проте самі залишають неушкодженими. Навколо клітин починає згортатися плазма, і частинки, що утворюються, поступово більшають та густішають. У деяких пластинчастовусих жуків та гусені метеликів коагулоцити виділяють довгі псевдоподії і ними переплітаються між собою: в такій сітці затримуються клітини гемолімфи, а навколишня плазма стає драглистою й утворює еластичні стрічки поміж псевдоподіями. Щодо біохімічних основ згортання, цей процес залишається почасти слабо дослідженим, однак останнім часом знаходять все більше рис подібності коагуляції гемолімфи комах з такою у хребетних.

Не виключено, що гемоцити комах залучені до метаболічних процесів та підтримки гомеостазу. Непрямим підтвердженням цього припущення слугують ті різноманітні важливі для метаболізму речовини, яких було знайдено в клітинах гемолімфи — це глікоген, мукополісахариди, ліпіди, протеїни, амінокислоти, специфічні ферменти.

6.2 Дихальна система. Газообмін всіх організмів, чиї клітини споживають кисень і виділяють двоокис вуглеводню, здійснюється за принципом дифузії. *Дифузія* (від лат. diffusio — розповсюдження, розтікання, розсіювання) — це рух часточок середовища, що призводить до переносу речовини і вирівнювання концентрацій. Швидкість дифузії залежить від двох головних показників: (1) площі поверхні, на якій вона відбувається, та (2) градієнту концентрацій, який зростає із наближенням одна до одної двох точок з різними концентраціями. Газообмін крізь покриви тіла властивий: (1) дрібним організмам, у яких співвідношення площі поверхні тіла до його об'єму є високим, а всі клітини розташовані близько до поверхні тіла, та (2) організмам із низьким рівнем метаболізму. Інші організми мають додатково збільшувати показники дифузії. Іншими словами, мають виникати (1) спеціалізовані дихальні структури із великою площею поверхні, або (2) спеціальні транспортні системи, які переносять гази до клітин-споживачів, і, відповідно, збільшують градієнт концентрації. Наземні тварини використовують обидва шляхи покращення дифузії, через це їхня дихальна система являє собою заглиблені всередину тіла спеціалізовані структури з великою площею поверхні.

6.2.1 План будови трахейної системи. *Трахейна система* комах утворена наповненими повітрям трубочками, які виникають як вгортання покривів всередину тіла. Трубочки багаторазово галузяться, внаслідок чого площа контакту із тканинами, на якій відбувається дифузія, стає величезною. У комах найдрібніші розгалуження сягають окремих клітин, а отже саме трахейна система, а не кровоносна, транспортує гази організмом.

Відомо, що дифузія кисню в повітрі в 300 000 разів швидша за дифузію у воді, а його розчинність — в 25 разів більша, ніж у воді. Розрахунки Нобелівського лауреату 1920 року в галузі медицини Августа Крога показали, що для дифузії кисню по трахейній системі гусениці метелика-деревооточця *Cossus cossus* вистачає різниці парціальних тисків 2%, хоча цей показник у реальної гусениці перевищує 10%. Отже вже самої конструкції дихальної системи вистачає комахам, аби здійснювати газообмін. Попри це, більшість комах додатково вентилює свою трахейну систему, активно прокачуючи крізь неї повітря.

Трахейна система виникла в процесі еволюції як пристосування до дихання атмосферним повітрям. Її функціонування у наземних членистоногих стало настільки вдалим надбанням, що трахеї в різних групах виникали незалежно принаймні 10 разів. Трахейна система властива практично всім комахам, і це одним із доказів наземного способу життя найближчого предка всіх комах. Відсутні трахеї тільки у деяких дрібних личинок мух та їздців. В онтогенезі трахейна система закладається як низка метамерних вгортань покривів (пара вгортань на один сегмент). Первісний план будови трахейної системи властивий давньощелеповим комахам з ряду *Archaeognatha*, в яких трахейна система складається із парних, не пов'язаних між собою метамерних трубочок, вгорнутих всередину тіла. Після появи поздовжніх і поперечних стовбурів, що єднують всі трахеї організму в цілісну систему, еволюція трахейної системи відбувалася в кількох напрямках: (1) *гіпертрофії* окремих відділів у зв'язку із посиленням деяких функцій (в ділянці крилової мускулатури, мускулатури стрибальних ніг, органах світіння тощо); (2) *появи повітряних мішків* як пристосувань до польоту (див. далі); (3) *відокремлення окремих ділянок* трахейної системи у зв'язку із виконанням спеціальних, не пов'язаних із диханням функцій (наприклад, замкнені трахеї деяких метеликів-совок утворюють ділянку складного ока, що відбиває світло; повітряні мішки самців співочих цикад використовуються як резонатори; розширені трахеї в нозі коника є складовими тимпанального органу тощо); (4) *дегенерації* трахей й дихалець у зв'язку із особливими умовами існування та дрібними розмірами.

Отвори трахей називаються *стигмами*, або дихальцями. Найбільша кількість стигм, яка може закладатися в ембріона, становить 12 пар (3 пари грудних та 9 пар черевних), проте в дорослої комахи їх завжди менше. Залежно від кількості функціонуючих стигм розрізняють такі типи трахейних систем комах:

- *голопнейстична*: працюють 10 пар стигм: 2 пари грудних (на середньо- і задньогрудях) та 8 пар черевних;
- *амфіннейстична*: функціонують 2 пари стигм — на середньогрудях та кінці черевця,
- *метапнейстична*: функціонує 1 пара стигм на кінці черевця,

- *аннейстична*: функціонуючі стигми відсутні (у водних личинок із закритою трахейною системою).

Стигми мають вигляд простих отворів трахей тільки у безвусикових та веснянок. У решти комах вони являють собою складні структури із особливим *замикальним апаратом*, за допомогою яких комахи здатні регулювати рух потоків повітря крізь своє тіло, та *фільтраційними пристроями*, які не тільки очищують повітря від сторонніх часточок, але й запобігають потраплянню води та паразитів всередину трахей. Цікаво, що конструкція стигм дуже різноманітна, причому іноді — в межах різних ділянок тіла однієї комахи. Залежно від розташування замикальних пристроїв, виділяють два основні типи стигм: (1) із зовнішнім замикачем (без фільтру) та (2) внутрішнім замикачем (з фільтром). Внутрішні замикачі, в свою чергу, можна поділити на одном'язові, єдиний м'яз яких є замикачем, а відкриває стигму пружна кутикула, та двом'язові — з м'язами-антагоністами.

Стінка *трахеї*, як і стінка тіла, складається з базальної мембрани, одношарового епітелію (гіподерми) та кутикули (інтими). Остання формує спіральні (рідше кільцеві) потовщенні — *тенідії*, через наявність яких трахея не злипається ані під час видиху, ані за деформації. Особлива будова кутикули дозволяє трахеям трохи видовжуватися, а в деяких випадках — й розширятися. У ній можуть бути представлені всі шари, властиві покривам: ендокутікула, екзокутікула (в тенідіях) та тонка епікутикула. Як й інші похідні ектодерми, кутикула трахей скидається під час линяння комах.

У певних своїх ділянках трахеї можуть розширюватися, утворюючи *повітряні мішки*, які не мають тенідіїв і тому можуть злипатися. Формування повітряних мішків здійснюється за рахунок поздовжніх трахейних стовбурів (у бджоли), поперечних стовбурів (у коника), або і тих, й інших (у мухи). Виникнення повітряних мішків пов'язують із активним польотом комах. Вони можуть виконувати такі функції: (1) аеростатичну — знижувати питому вагу комах в польоті, (2) гідростатичну — знижувати питому вагу тіла у водяних комах, (3) збільшувати об'єм повітря, що проходить по дихальній системі, (4) покращувати дифузію внаслідок скорочення шляху газів до тканин, (5) допомагати у вентиляції, (6) допомагати розподіляти повітря між грудьми і черевцем.

У співочих цикад повітряні мішки правлять за резонатори, які підвищують гучність звуків, а у водяних личинок комарів-дзвінців — визначають глибину, на якій знаходиться комаха.

Найдрібніші трахейні розгалуження — *трахеоли* — можуть сягати окремих клітин. Вони відрізняються від трахей не тільки своїми розмірами (мають діаметр 1 мкм та менше), але й особливостями закладання: трахеоли виникають як внутріклітинні утвори особливої зірчастої трахеолярної клітини, яка походить із гіподермальної клітини стінки трахеї. Вони не

линяють, а залишаються в тілі комахи і з'єднуються за допомогою цементної речовини з новими трахеями, які утворилися під час линяння. Трахеоли щільно притискаються до клітин-споживачів газів. Тканини із високою метаболічною активністю (літальні м'язи, жирове тіло, яєчники) вимагають багато кисню і тому мають збагачену *трахеацію*. Вчені підраховали, що для достатнього постачання кисню до літальних м'язів мух та бджоли трахеоли мають бути розміщені на відстані 6–8 мкм одна від одної. Насправді, вони розташовані ще щільніше — на відстані 2–3 мкм одна від одної. Саме в таких тканинах трахеоли можуть заходити всередину клітин і закінчуватися просто поряд із мітохондріями. Стінки трахеол можуть містити дрібні пори. У багатьох комах кінцеві ділянки трахеол можуть бути заповнені рідиною, якщо вони містяться в розслаблених м'язах, та повітрям — в м'язах, які скоротилися. Вчені вважають, що у такий спосіб здійснюється регуляція постачання кисню до метаболічно активних тканин (див. розділ 6.2.4 «Регуляція дихання»).

6.2.2 Вентиляція. У комах з відкритою трахейною системою вентиляція здійснюється внаслідок скорочення скелетних м'язів і виконання спеціальних *дихальних рухів*, які зовні виглядають як ритмічне розширення черевця (наприклад, як у коника) або телескопічне його видовження (наприклад, як у бджоли). Деякі комахи взагалі не роблять дихальних рухів (гусениці метеликів, таргани, мурашки). У більшості комах активно здійснюється тільки видих (експірація) — за рахунок скорочення м'язів, а вдих (інспірація) відбувається пасивно, внаслідок пружності покривів, стиснених внутрішніх органів і трахей. У поодиноких випадках (наприклад, у богомолів) інспіраторні і експіраторні дихальні рухи виконуються різними групами м'язів незалежно.

Потоки газів у тілі комахи можуть прямувати за такими основними схемами: (1) всередину і назовні по одному і тому ж шляху; (2) всередину і назовні різними шляхами за участі різних за функціями стигм, з яких одні є інспіраторними, а інші — експіраторними (це найпоширеніший шлях у комах); (3) інспірація (вдих) може відбуватися через стигми, а виділення вуглекислоти, азоту та парів води після повного поглинання кисню тканинами проходить шляхом дифузії крізь покриви та кишечник.

Для вивчення функціональної спеціалізації стигм використовують пристрій Готфріда Френкеля. Комаху розміщують в скляній колбі з привідною і вивідною трубками та розташованою посередині гумовою мембраною. Через отвір в мембрані протаскують тіло комахи так, щоб його передня частина містилася в одній половині колби, а задня — в іншій. Зміну об'єму повітря в різних половинках колби реєструють за переміщенням рідинних менісків в трубках. Досліди із застосуванням пристрою Френкеля показали, що у сарани передні стигми (грудні та два перших черевних) є інспіраторними, а задні — експіраторними. У медоносної бджоли загальних напрямків руху повітря подібний: від

грудей до черевця, але грудні стигми можуть бути як інспіраторними, так і експіраторними.

Під час польоту робота стигм часто змінюється: вони або залишаються весь час відкритими, або працюють синхронно із рухами крил. У найбільших трахейних стовбурах оновлення повітря здійснюється опосередковано внаслідок скорочення самої літальної мускулатури, яка сприяє накачуванню повітря в трахеї, а потім — його виштовхуванню із повітряних мішків до м'язів. Зміни об'ємів повітряних мішків можуть бути викликані пульсацією серця, діафрагм і додаткових сердець, або ж почерговою зміною тиску гемолімфи в різних ділянках тіла (у метеликів і мух). В усіх описаних вище випадках вентиляція також відбувається унаслідок скорочення м'язів, тобто активно, але без помітних ззовні дихальних рухів, і називається *автовентиляцією*.

6.2.3 Газообмін водних та ендopаразитичних комах. Водяні мешканці можуть дихати атмосферним повітрям, якщо мають відкриту трахейну систему, або розчиненими у воді газами, причому розчинений у воді кисень може бути спожитий комахами як із закритою, так і з відкритою трахейними системами.

Щоб дихати під водою розчиненим киснем, багато комах використовують бульбашку повітря, яку захоплюють з поверхні й певний час утримують на своєму тілі. Під водою комаха поглинає кисень із бульбашки, натомість він за законами дифузії поступає із води в бульбашку, а легко розчинний у воді вуглекислий газ, що його видихає комаха, із бульбашки одразу потрапляє у воду. Завдяки цьому бульбашка повітря, яку називають *дифузійною*, або *фізичною зяброю*, завжди містить достатню для дихання кількість кисню та мало вуглекислого газу. Але через зміну парціального тиску бульбашка поступово меншає, що примушує комаху час від часу спливати та поповнювати запас повітря. У більшості водяних мешканців поверхня тіла має особливі ділянки кутикули з мікроскопічними стовбчастими виростами або мініатюрними гідрофобними волосками — *дихальний пластрон*. Коли комаха потрапляє у воду, така мікроскульптура затримує тонку плівку повітря на кутикулі, надаючи їй характерного сріблястого блиску. Дихальний пластрон нерідко формується навколо стигм (наприклад, у водяних клопів) або на поверхні хоріону яєць (у мух, комарів, веснянок) і також працює за принципом дифузійних зябер.

Задля отримання атмосферного повітря водяні комахи із відкритою трахейною системою часто мають спеціальні структури — *дихальні трубки* та *сифони*. Іноді в тілі комах існують спеціальні резервуари (зазвичай, під крилами або черевцем), де певний час зберігається повітря. Наприклад, жуки-водолюби захоплюють повітря через вусики і спрямовують його на нижній бік свого тіла, де повітря й утримується на дихальному пластроні. Водяні клопи захоплюють повітря задньою

частиною черевця, причому у деяких клопів (наприклад, водяного скорпіона і водяного паличника) для цього формується спеціальна дихальна трубка. Жуки-плавунці також захоплюють повітря заднім кінцем черевця й утримують під надкрилами або у вигляді бульбашки. Зрідка комахи використовують для дихання повітря, яке міститься в тілі рослин. Наприклад, і личинки, і лялечка кровосисного комара з роду *Mansonia* мають вкриті міцними зубцями дихальні сифони, якими вони пропилюють отвір в стеблі, і споживають повітря із аеренхіми водяної рослини.

Трахейні зябра являють собою вирости покривів (наприклад, у личинок веснянок та волохокрильців) або спеціалізовані придатки тіла (у личинок одноденок, рівнокрилих бабок, великокрильців тощо), всередині яких густо галузяться трахеї. Кисень з води проникає крізь тонку кутикулу в гемолімфу і далі в трахеї, і вже по них прямує до тканин організму за принципом газової дифузії. Видозмінами трахейних зябер є *ректальні зябра* різнокрилих бабок, які являють собою густо оплетені трахеями стінки задньої кишки. Личинка різнокрилої бабки всмоктує воду в задню кишку, а потім із силою випорскує струмінь води. В такий спосіб вона не тільки здійснює газообмін на ректальних зябрах, але й пересувається.

Газообмін ендопаразитичних личинок їздців і двокрилих почасти схожий на дихання водяних комах — тварини також отримують розчинений або атмосферний кисень із навколишнього середовища, яким для них є рідини та порожнини хазяїна. На початкових стадіях розвитку паразита переважає газообмін через стінку тіла, який може здійснюватися крізь усі покриви, або бути зосередженим на спеціальних структурах. Останні зазвичай являють собою мішкоподібну або пальчасту вивернуту задню кишку (пам'ятаймо про те, що ендопаразити не випорожнюються на личинковій фазі розвитку, і їхня задня кишка залишається сліпо замкненою; див. розділ 4.2.3 «Задня кишка»). Крізь стінку задньої кишки кисень потрапляє в гемолімфу і вже нею розноситься по тканинах паразита. У паразитів хребетних зустрічаються структури іншого типу. Наприклад, шлунковий овід поряд із трахеями має гемоглобін, який у молодших личинок розчинений в гемолімфі. Пізніше у порожнині тіла паразита формуються особливий *червоний орган*, який складається із густо оплетених трахеями груп гемоглобіновмісних клітин. Бульбашки повітря, що їх проковтує хазяїн із їжею, можуть слугувати для ендопаразита джерелом кисню. Старші личинки ендопаразитів хребетних тварин пробуравлюють трахеї хазяїна або його покриви і в такий спосіб споживають кисень із атмосферного повітря.

6.2.4 Регуляція дихання. Інтенсивність дихання комах залежить від трьох основних чинників: (1) концентрації кисню в тканинах, (2) концентрації вуглекислого газу в тканинах, та (3) інтенсивності роботи м'язів. У комах з відкритою трахейною системою регуляція дихання відбувається за рахунок: (1) зміни дихальних рухів, (2) залучення додаткових механізмів вентиляції на

кшталт зміни об'єму грудних повітряних мішків під час скорочення літальної мускулатури, (3) зміни роботи стигм, (4) трахеоларного контролю газообміну.

Регуляція дихальних рухів черевця, які зумовлюють вентиляцію, відбувається нейронами первинних і вторинних дихальних центрів. *Первинні дихальні центри* в гангліях черевного нервового ланцюжка викликають дихальні рухи. Спеціальні нейрони в наслідок спонтанної активності дають спалах імпульсів, причому ритм задають задньогрудний або перший черевний нервові ганглії, де містяться нейрони, чутливі до рівня кисню та вуглекислоти в гемолімфі. Імпульси поширюються по всьому нервовому ланцюжку і викликають скорочення скелетних м'язів. *Вторинні дихальні центри* розташовані в головному мозку та грудних гангліях і регулюють (найчастіше, гальмують) роботу первинних центрів. Вони є чутливими до рівня вуглекислоти в гемолімфі.

Регуляція роботи стигм відбувається через стигмальні м'язи, які відкривають або закривають стигми. Регулятором виступають нейрони черевного нервового ланцюжка, а пусковим чинником (релізером) — зміни локального хімізму гемолімфи. Розрізняють активний та пасивний механізми регуляції роботи стигм. *Активний механізм регуляції* запускається високою концентрацією вуглекислоти та низькою концентрацією кисню в тканинах, викликає зміни частоти нервових імпульсів у стигмальних нервах (які є відгалуженням непарного нерву симпатичної нервової системи; див. розділ 9.4 «Симпатична нервова система») і призводить до зміни тривалості та ступеня відкривання та закривання стигм. *Пасивний механізм регуляції* відбувається за такою схемою: вуглекислота гальмує нервово-м'язову передачу імпульсів з непарного нерву > м'язи-замикачі не закривають дихальця > рух газів трахейною системою не припиняється. Нестача води в організмі також може впливати на роботу стигм. За таких умов концентрація іонів в гемолімфі зростає > це викликає активацію центрів, що регулюють роботу дихалець > стигми не відкриваються > знижується втрата води внаслідок випаровування через дихальця.

Трахеоларний контроль базується на особливостях будови кінцевих ділянок трахеол, які підходять до м'язових волокон. Стінка трахеоли у цих ділянках є дірчастою, тому плазма гемолімфи може потрапляти всередину трахеоли. Коли м'яз розслаблений, капілярні сили утримують плазму гемолімфи в кінцевих ділянках трахеол і повітря до м'язових волокон не надходить, а отже постачання м'яза киснем падає. Коли м'яз скорочується, осмотичний тиск гемолімфи навколо нього зростає через зростання вмісту недоокислених продуктів, трахеоларна рідина крізь пори виходить із трахеоли до порожнини тіла і відкриває шлях повітрю до м'язових волокон, тому постачання м'яза киснем зростає. Механізми регуляції дихання, які не вимагають участі центральної нервової системи, дозволяють комахам пристосовуватися до змінних умов без участі рецепторів та центральної нервової системи.

Нещодавно вчені з'ясували, що потреба комах в кисні є настільки мізерною, а трахейна система — настільки ефективною, що із повністю закритими дихальцями тварина здатна вижити кілька годин або навіть днів. Причому закривання дихалець є радше захисною реакцією комах, яка призначена позбавити організм надлишку кисню, який, як відомо, є токсичною сполукою.

Питання для самоконтролю:

1. Яка рідина циркулює у порожнині тіла і кровоносній системі комах?
2. Де міститься і як побудоване серце комах?
3. Які функції виконує спинна діафрагма?
4. Де розміщені і які функції виконують крилоподібні м'язи?
5. В якому напрямку тече кров у комах? Які структури відповідають за спрямування кровообігу?
6. Що таке додаткові серця, як вони побудовані і які функції виконують?
7. Від чого залежить частота серцебиття у комах?
8. Які сполуки обов'язково входять до складу плазми гемолімфи?
9. Які функції виконує гемолімфа комах?
10. Назвіть основні групи гемоцитів комах та їхні функції.
11. Де виникають гемоцити впродовж ембріонального і постембріонального розвитку?
12. Як здійснюються захисні реакції у гемолімфі комах?
13. Які фізичні процеси лежать в основі дихання комах?
14. Перерахуйте основні структурні елементи дихальної системи комах.
15. Яке походження в онтогенезі має дихальна система комах?
16. Чи можна назвати трахеї — унікальним надбанням комах? За яким принципом виділяють голопнейстичну і апнейстичну трахейні системи?
17. Які функції виконують стигми?
18. Який шар вистилає трахею зсередини?
19. Що собою являють і які функції виконують тенідії?
20. Які риси відрізняють трахеоли від трахей?
21. Як відбувається вентиляція та автовентиляція трахей?
22. Назвіть основні адаптації у дихальній системі комах — добрих літунів.
23. Які анатомічні пристосування водних комах до дихання у воді Ви знаєте?
24. Як працюють трахейні і ректальні зябра комах? Кому вони властиві?
25. Як здійснюють газообмін ендопаразитичні комахи?

Рекомендована література до лекції:

- 1) Pass G. Accessory pulsatile organs: evolutionary innovations in insects / G. Pass // *Annual Review of Entomology*. — 2000. — Vol. 45. — P. 495–518. (*Огляд будови та еволюції «додаткових сердець» у комах*)
- 2) Ribeiro C. Insect haemocytes: what type of cell is that? / C. Ribeiro, M. Brehelin // *J. Insect Physiol.* — 2006. — Vol. 52. — P. 417–429. (*Огляд гемоцитів комах*)
- 3) Hillyer J.F. Insect immunology and hematopoiesis / J.F. Hillyer // *Dev. Comp. Immunol.* — 2016. — Vol. 58. — P. 102–118. (*Огляд імунної системи комах*)

- 4) Hetz S.K. Insects breathe discontinuously to avoid oxygen toxicity / S.K. Hetz, T.J. Bradley // Nature. — 2005. — Vol. 433. — P. 516–519. *(Стаття, яка змінила наше уявлення про роль дихалець в диханні комах)*
- 5) Mill P.J. Caterpillars have lungs / P.J. Mill // Nature. — 1998. — Vol. 391. — P. 129–130. *(Стаття про трахейні розгалуження, на яких гемоцити гусениць отримують кисень)*

Лекція 7

СТАТЕВА СИСТЕМА, РОЗМНОЖЕННЯ І РОЗВИТОК

Статевий диморфізм. Механізми детермінації статі. Співвідношення статей та вплив бактеріальних симбіонтів на його відхилення в бік переважання самок. Способи і етапи розмноження комах. План будови статевої системи. Особливості статевої поведінки. Яйцекладіння, яйцеживородіння, живородіння. Особливості ембріонального та постембріонального розвитку. Життєві цикли.

Важливою передумовою еволюційного успіху комах є їхня висока плодючість та швидкий розвиток. За сприятливих умов самки багатьох видів комах здатні відкласти багато порцій яєць, які невдовзі дозрівають і, комахи, що народжуються, швидко сягають статевої зрілості. Через те, що у більшості випадків комахи розмножуються статевим шляхом, виникає високе різноманіття генетичних комбінацій, які одразу «перевіряються» у існуючих умовах мешкання. Зміна умов веде до добору тварин із відповідними адаптаціями. Через швидкий розвиток комахи здатні експлуатувати тимчасові екологічні ніші, наприклад, використовувати для розвитку тільки одну кормову рослину. Умовно кажучи, для цього комаха має «правильно оцінити» час, необхідний для відкладання яєць, ембріонального і постембріонального розвитку та статевого дозрівання, і «підлаштуватися» до тривалості життя рослини.

Комахи — це роздільностатеві тварини (єдиний випадок гермафродитизму зареєстровано в червеців роду *Icerya*). Статевий диморфізм, тобто наявність зовнішніх відмінностей між самцем і самкою, у них може проявлятися дуже яскраво — в розмірах і формі тіла, забарвленні, наявності крил, формі й розмірах вусиків тощо. Самки багатьох видів є більшими за самців (наприклад, у паличників і прямокрилих), але у видів, самці яких змагаються між собою або охороняють територію, вони є більшими за самок (наприклад, у жука-оленя). У цілому самці часто відрізняються більшою рухливістю й коротшим життям, а самки, відповідно, частіше ведуть більш прихований спосіб життя і живуть довше. У деяких видів самки є безкрилими. Наприклад, у метеликів-психей самки схожі на гусениць, не живляться і мешкають в захисних будиночках, з яких ніколи не виходять, навіть під час копуляції, а самці мають «типову» для метеликів зовнішність.

Статевий диморфізм цікаво спостерігати у білатеральних гінандроморфів — особин, одна половина тіла яких побудована як у самця, а інша — як у самки. Утворюються білатеральні гінандроморфи внаслідок порушень у розподілі статевих хромосом під час розвитку ембріона. Такі особини є цінними для морфологів, які вивчають гомології в будові статевої системи.

7.1 Механізми детермінації статі. У комах переважає *хромосомний механізм детермінації статі*, за якого стать нащадків залежить від наявності в каріотипі певних хромосом. За умови XX/XY детермінації статі, яка властива більшості комах з повним перетворенням, гомогаметні особини (XX) є самки, а гетерогаметні (XY) — самцями. У метеликів і споріднених з ними волохокрильців функціонує ZW/ZZ детермінація, за якої гомогаметні особини (ZZ) є самцями, гетерогаметні (ZW) — самками. За наявності тільки однієї статеві хромосоми спостерігають X0 детермінацію статі, яка властива бабкам, тарганам, коникам, цвіркунам, більшості попелиць: якщо комаха має дві копії статеві хромосоми (XX), вона є самкою, а якщо тільки одну (X0) — самцем (0 означає відсутність однієї статеві хромосоми). У деяких молей наявність двох копій статеві хромосоми (ZZ) властива самцям, а однієї (Z0) — самкам (Z0-детермінація статі). Вчені вважають, що і X0-детермінація, і Z0-детермінація виникає тоді, коли в процесі еволюції зникає одна статеві хромосома. За умов хромосомної детермінації статі співвідношення новонароджених самців і самок у популяції буде близьким до 1 до 1.

Варіабельність способів детермінації статі є характерною ознакою комах. Особливо яскраво цю особливість можна спостерігати у жуків-скакунів з родини Cicindelidae, у яких зустрічається XX/XY, XX/X0 та XnY –механізми в межах одного роду *Cicindela*. Множинність статевих хромосом, яку можна спостерігати у багатьох неспоріднених видів, є дуже поширеним явищем у жуків-скакунів і виникла, ймовірно, відносно нещодавно.

Існують групи комах, у яких співвідношення статей істотно відрізняється від 1:1. У перетинчастокрилих і червців спостерігають явище *гаплодиплоїдії*, або *вибіркового партеногенезу*, за якого із запліднених диплоїдних яйцеклітин розвиваються самки, а із незапліднених гаплоїдних — самці. (докладніше про партеногенез див. розділ 7.3 «Способи розмноження»). Самки перетинчастокрилих мають спеціальні м'язи, які відкривають отвори сім'яприймачів, де зберігається сім'я після парування, внаслідок чого сперматозоїди надходять до яйцеклітини і запліднюють їх (див. розділ 7.4.1 «Жіноча статеві система»). Іншими словами, на відміну від більшості комах, у яких таких м'язів немає і запліднення яйцеклітини відбувається автоматично, самка перетинчастокрилої комахи здатна «планувати» стать своїх нащадків. Багато паразитичних їздців «вміють» регулювати співвідношення статей залежно від щільності популяції, або від розмірів хазяїна, на якому, або в якому розвиватимуться личинки. Вчені припускають, що гаплодиплоїдія могла бути важливою передумовою появи соціальної організації у багатьох перетинчастокрилих — суспільних ос, бджіл, джмелів та мурашок.

Самці, які розвиваються із незапліднених яйцеклітин, властиві всім трипсам (ряд Thysanoptera), перетинчастокрилим (ряд Hymenoptera), білокрилкам

(родина Aleurodidae ряду Hemiptera) та деяким іншим комахам. У деяких щитівок (родина Diaspididae ряду Hemiptera) самці розвиваються із диплоїдної зиготи, проте на ранніх стадіях ембріогенезу стають гаплоїдними. У інших комах соматичні клітини самця є диплоїдними й містять гени, отримані від обох батьків, але під час сперматогенезу частина генома елімінується й нащадкам передаються тільки материнські гени (більшість червеців групи родин Coccoidea ряду Hemiptera, деякі жуки і двокрилі).

7.2 Вплив симбіонтів на співвідношення статей у комах. Зрушене співвідношення статей може бути наслідком впливу й інших чинників. Наприклад, їздець-назонія може відкладати диплоїдні яйця, з яких мають народитися самки. Але внаслідок певних причин клітини ембріона втрачають одну із статевих хромосом і дають початок гаплоїдному самцю. У деяких випадках співвідношення статей у популяції комах може бути сильно зрушене в напрямок переважання самок, аж до наявності партеногенетичних популяцій, в яких самці відсутні. Нещодавні дослідження показали, що навіть за умов відкладання їдцем-трихограмою незаплідненого яйця, з нього народжується диплоїдна самка. З'ясувалося, що стать «корегують» симбіотичні бактерії, які мешкають в яйці — вони викликають подвоєння хромосом і плоїдність відновлюється.

В окремих популяціях комах стать нащадків визначають бактеріальні ендосимбіонти, які живуть всередині статевих клітин і впливають на розмноження комах. Найчастіше такі бактерії призводять до часткового або повного винищення самців, тому їх часто називають «male-killers» («вбивці самців») — це переважно *вольбахії*, а також *рикетсії*, *спироплазми* та деякі інші. Ендосимбіотичні бактерії передаються від матері до нащадків трансоваріально, тобто через яйцеклітину. Вони здатні: (1) викликати у самок перетинчастокрилих комах особливу форму партеногенезу, за якого народжуються диплоїдні самки (у деяких їздців), (2) спричиняти загибель ембріонів чоловічої статі (у деяких жуків, метеликів і мух), (3) викликати фемінізацію, внаслідок якої самці стають схожими на самок (у деяких метеликів), (4) викликати цитоплазматичну несумісність, за якої виживають тільки ті нащадки, які народилися від самок і самців, заражених одним штамом *вольбахії* (у дрозофіли). Усі ці механізми призводять до швидкого поширення ендосимбіонтів в популяції комах. Ймовірно, комахи отримують певну користь від *вольбахії*, про що свідчать менша плодючість і знижені адаптаційні властивості незаражених комах. Припускають, що біля двох третин усіх членистоногих заражені цитоплазматичними ендосимбіонтами, переважно *вольбахією*. Нещодавно вчені розшифрували генетичні механізми, які спричиняють цитоплазматичну несумісність, викликану *вольбахією* — це може допомогти створити принципово нові методи контролю чисельності комах-шкідників.

7.3 Способи розмноження. Розмноження комах здійснюється переважно *двостатевим* шляхом, але майже в кожному ряді можна зустріти різні

варіанти партеногенетичного розмноження — тобто розвитку нових організмів із незапліднених яєць. *Партеногенетичне розмноження* є складовою життєвого циклу попелиць, філоксер та багатьох інших комах, і призводить до утворення особин винятково жіночої статі (тільки у метеликів з ZW-детермінацією статі внаслідок партеногенезу можуть народжуватися і самці, і самки; див. розділ 7.1 «Механізми детермінації статі»). Попелицям партеногенез допомагає дуже швидко створити колонію на новій рослині. В деяких випадках, парування відбувається, але воно потрібне тільки для індукції партеногенезу, при цьому самці із двостатевих популяцій копулюють з самками із партеногенетичних популяцій, що потрібно для запуску партеногенетичного розмноження (деякі жуки точильники та довгоносики, деякі метелики-мішечниці з родини Psychidae). Іноді, партеногенез виникає спонтанно, внаслідок невідомих причин в окремих особин в популяції. *Штучний, або індукований партеногенез* є важливим механізмом селекції шовковичного шовкопряда, у якого партеногенез можна викликати дією слабких кислот, впливом низької або високої температури, витримуванням на яскравому сонячному світлі. Наприклад, якщо із самки шовкопряда отримати незапліднені яйця і нагрівати їх до 46°C упродовж 18 хвилин, можна отримати ди-, три- та тетраплоїдні клони гусениць жіночої статі, які є повністю ідентичними материнському організму. Застосовуючи іншу комбінацію чинників, можна отримати клони самців, які здатні продукувати шовкові нитки на 20% довші за ті, що виробляються самками.

Популяційний партеногенез може бути факультативним і облігатним. Наприклад, у сіноїдів (ряд Psocoptera) і жуків-довгоносиків (родина Curculionidae) можуть існувати як двостатеві популяції, так і одностатеві, які утворені самими тільки партеногенетичними самками. Партеногенетичні популяції комах часто є елементами острівних фаун. Як виняток у комах спостерігають *педогенез*, тобто партеногенетичне розмноження на личинковій стадії (в галиць підродини Lestremiinae, жука мікромальтуса: див. розділ 7.9 «Гіперметаморфоз й інші варіанти ускладнення життєвого циклу»). Нестатеве розмноження ембріона у формі *поліембріонії* у віялокрилих і деяких їздців призводить до формування кількох нащадків із одного яйця. Зокрема, в деяких їздців з одного яйця можуть народитися біля двох тисяч нащадків — це найвищий рівень поліембріонії, зареєстрований в тварин (див. розділ 7.7 «Ембріональний розвиток»).

7.4 План будови статеві системи. Статева система самців і самок комах побудована за однаковим планом: вона містить в своєму складі *статеві залози* (яєчники або сім'яники), *статеві протоки* і *акцесорні* (додаткові) *залози*. В ембріональному розвитку первиннобезкрилих комах статеві залози закладаються як метамерні мезодермальні зачатки в 1–7 сегментах черевця, у просунутіших груп метамерне розташування зачатків статевих залоз може не бути яскраво вираженим. Статевий отвір у комах відкривається на межі 7 і 8

сегментів червця (у самок деяких комах), 8 і 9 сегментів (у самок більшості комах) та на 9 сегменті червця (у самців).

7.4.1 Жіноча статева система. Жіноча статева комах складається із *яєчників, статевих шляхів і аксесорних залоз*. Яєчники утворені *яйцевими трубочками*, або *оваріолами* — мезодермальними, первинно метамерними структурами, вихідна кількість яких у комах становить 7 пар (залишається такою у давньощелепових і одноденок). У процесі еволюції може відбуватися як зменшення кількості яйцевих трубочок — *олігомеризація* (у метеликів, більшості перетинчастокрилих, паразитичних та живородних комах), так і збільшення їх кількості — *полімеризація* (у матки бджіл та цариці термітів). Кожна яйцева трубочка оточена сполучнотканинною оболонкою із трахеями і м'язовими волокнами і має 3 відділи: (1) *термінальний філамент*, яким трубочка кріпиться до стінки тіла, (2) *гермарій* — зона утворення ооцитів, та (3) *вітеллярій* — поділена на *яйцеві камери* ділянка, де ооцити дозрівають.

Залежно від способу надходження поживних речовин до ооцита, що розвивається, розрізняють різні типи яйцевих трубочок. *Паноїстичні* яйцеві трубочки не мають спеціалізованих поживних клітин, а поживні речовини надходять до ооцита через фолікулярний епітелій, що його оточує (див. далі). *Мероїстичні* яйцеві трубочки мають спеціалізовані поживні клітини і, в свою чергу, поділяються на *політрофічні* — поживні клітини яких є в кожній яйцевій камері, і *телотрофічні* — усі поживні клітини яких містяться в зоні гермарію і утворюють тут багатоядерну трофічну камеру, а до кожного ооцита тягнеться довгий цитоплазматичний відросток, що проводить поживні речовини. У кожної комах може бути тільки один тип яйцевих трубочок, причому вважають, що ця ознака добре відображає еволюцію комах. Принаймні паноїстичні яйцеві трубочки властиві представникам еволюційно давніх рядів — первиннобезкрилим, бабкам, веснянкам, паличникам, тарганам, прямокрилим та деяким іншим.

Жіночі статеві протоки можуть бути різної складності. У одноденок метамерні яєчники з кожного боку тіла впадають в правий та лівий *яйцепроводи*, які незалежно відкриваються статевими отворами на границі 7 та 8 сегментів червця. Отже самки одноденок мають пару статевих отворів, яким відповідає пара копулятивних апаратів самців. У решти крилатих комах *парні яйцепроводи* зливаються в *непарний*, який відкривається назовні *піхвою*. У більшості комах отвір піхви (статевий отвір) слугує і для копуляції, і для відкладання яєць. Але у більшості метеликів копулятивний та яйцевивідний отвори розділені і містяться на різних сегментах. Живородні види мають *матку* — розширену частину піхви особливої будови, де відбувається розвиток ембріонів (див. розділ 7.5 «Етапи статевого розмноження»). Мішкоподібна порожнина, в якій накопичується і зберігається сім'я після копуляції, називається *сім'яприймачем*, або сперматекою — він може бути присутнім в різній кількості.

До складу жіночої статеві системи часто входять *додаткові*, або *акцесорні залози*, які виділяють секрет для прикріплення яйця, формування оотеки або різних захисних оболонок навколо яйця (див. розділ 7.5 «Етапи статевого розмноження»). Рідше акцесорні залози секретують статеві феромони, речовини, що стимулюють або припиняють відкладання яєць, антибактеріальні речовини або отруту (у бджоли), продукують жироподібні речовини для змащування стулок яйцеклада або жала. У частини комах акцесорні залози відкриваються назовні на 9 стерніті черевця незалежно від статевих шляхів, в решти — в різні ділянки непарного яйцепроводу. На відміну від мезодермального яєчника, решта структур жіночої статеві системи мають ектодермальне проходження і, відповідно, вистелені зсередини кутикулою інтимою.

Ооцит, що утворився в гермарії, дозріває в яйцевій камері, де він отримує поживні речовини і поступово збільшується в розмірі. Навколо ооцита утворюється *фолікулярний епітелій*, який пропускає поживні речовини із гемолімфи (тільки в паноїстичному яєчнику; мероїстичні яйцеві трубочки мають власні поживні клітини — див. вище), а на пізніх етапах оогенезу — формує захисну оболонку яйця — *хоріон*. Процес запасання поживних речовин (протеїнів, жирів та глікогену) в ооциті контролюється генами материнського організму і називається *вітелогенезом*. У абсолютної більшості комах цей процес залежить від харчування самки і тільки у комах, імаго яких живе недовго — від харчування на личинкових стадіях. Наприклад, у кровосисних комах, як то комарів, мошок, гедзів тощо, між споживанням крові, розвитком яєчників і відкладанням порції яєць існує тісний фізіологічний зв'язок, який називається *голотрофічна гармонія*. Тобто для відкладання однієї порції яєць самка повинна спожити одну порцію крові — цей період в її житті називається *голотрофічний цикл*.

Хоріон у більшості комах, які відкладають яйця відкрито, є твердою, схожою на шкарлупу, оболонкою, яка складається з декількох шарів і захищає яйце від висихання та механічного пошкодження. Поверхня хоріону часто вкрита комірчастою скульптурою, яка відповідає контурам клітин фолікулярного епітелію, або має більш складну скульптуру, часто невідомого призначення. Та частина яйця, яка обернена всередину яйцевої трубочки (тобто, є морфологічно передньою), має спеціальну зону для проникнення сперматозоїдів та дихання ембріону, що розвивається — *мікропіле*. Структура мікропіле може бути складною і в деяких рядах використовується як діагностична ознака. В яйцях деяких комах є й додаткові спеціальні зони, через які відбувається газообмін (*аеропіле*) та поглинання води (*гідропіле*). Дозріле яйце під час прямування статевими шляхами самки назовні отримує порцію сім'яної рідини і запліднюється. У більшості комах цей процес є автоматичним, і тільки перетинчастокрилі та деякі жуки мають спеціальну мускулатуру, яка відкриває протоки сім'яприймачів. Запліднення яєць у більшості комах відбувається недовзі після копуляції.

7.4.2 Чоловіча статева система. Чоловіча статева система представлена *сім'яниками, сім'яними протоками та акцесорними залозами*. Кожний *сім'яник* утворений трубчастими *сім'яними фолікулами*, первинна кількість яких становить 7 пар. В середині трубочок відбуваються процеси сперматогенезу. Верхівкова ділянка фолікула (*гермарій*) містить зародкові клітини *сперматогонії* та *апикальну поживну клітину*. Сперматогонії шляхом мітозу перетворюються на диплоїдні *сперматоцити* першого порядку, а ті, в свою чергу, шляхом мейозу утворюють гаплоїдні *сперматиди*. Сперматиди, які утворилися із одного сперматогонію, тримаються разом у вигляді *сім'яної цисти*, аж поки не дозріють в *сперматозоїди*. Дозрілі сперматозоїди прямують назовні *сім'яними протоками*, накопичуються в їх розширеннях (*сім'яних пухирцях*) і виводяться назовні через *сім'явипорскувальний канал*.

Сперматозоїди комах здебільшого мають червоподібну форму і мають в довжину від десятків мікрометрів до кільком сантиметрів. Зокрема, довжина сперматозоїда клопа *Notonecta glauca* становить 1,5 см, а у мухи *Drosophila bifurcata* — 5,8 см, що в 20 разів більше за довжину самого самця. Голівка сперматозоїда зовні майже не виражена і прикрита шапочкою — *акросомою*. Вузькі сперматозоїди є адаптацією до запліднення яйця через вузькі мікропіле, а мікропіле є вузьким для того, щоб яйце не випаровувало надто багато води. Тільки ті комахи, кладки яких додатково захищені від висихання, мають відносно широкі мікропіле і «типової» форми джгутикові сперматозоїди із округлою голівкою (прикладом, таргани).

У межах багатьох рядів, зазвичай серед просунутих в еволюційному плані таксонів, незалежно виникають безджгутикові й переважно нездатні до руху сперматозоїди. Останнім часом в ентомології спостерігають підвищений інтерес до дослідження морфології сперматозоїдів, через потенційно високу філогенетичну цінність та перспективність використання ознак будови чоловічих статевих клітин для з'ясування філогенії окремих рядів.

Чоловічі акцесорні залози, кількість та будова яких можуть бути різними, використовуються самцем для побудови *сперматофора* — спеціальної капсули, в якій зберігаються сперматозоїди. Найчастіше сперматофор вводиться в статеві шляхи самки під час парування, рідше — відкладається на спеціальні павутинки (у первиннобезкрилих комах). Найскладніші сперматофори є у коників — вони містять не тільки сперматозоїди, але й білки для споживання самкою після копуляції. У деяких комах речовини, які виділяються акцесорними залозами та сім'яними протоками, активують сперматозоїди — тільки після дії цих речовин сперматозоїди стають рухомими.

Як наземні тварини, комахи мають подолати дві проблеми — запліднення та розвиток ембріона в умовах дефіциту вологи. Рішенням першої є внутрішнє запліднення, за якого сім'я переноситься до тіла

самки, а другої — формування хоріона — щільної водонепроникної оболонки навколо яйця. Водночас, наявність хоріона вимагає появи спеціальних структур і механізмів для постачання води та газів до зародка, що розвивається. Через те, що хоріон виникає навколо незаплідненого яйця ще в статевих шляхах самки, в ньому закладаються спеціальні отвори для проникнення сперматозоїдів (мікропіле).

7.5 Етапи статевого розмноження. Розрізняють такі етапи статевого розмноження комах: (1) перенесення сімені від самця до самки (*осіменіння*), (2) *запліднення* сперматозоїдом яйцеклітини, та (3) *відкладання яєць* (або відродження личинок самкою).

Подібно до інших наземних членистоногих, в межах підтипу Шестиногі спостерігається еволюційний перехід від *зовнішнього* до *внутрішнього осіменіння*. Самці деяких груп прихованощелепових шестиногих, наприклад, ногохвістків *Orchesella* та *Tomocerus*, хаотично розміщують сперматофори на ґрунті, а самка, коли знаходить, з'їдає несвіжі сперматофори, а свіжі — використовує для запліднення. За таких умов статеві партнери не зустрічаються і пара не утворюється, тобто власне парування не відбувається. Проте у комах утворюються пари, і відбувається парування, якому передують складна шлюбна поведінка. У первиннобезкрилих комах, які мешкають у відносно вологих умовах, самець залишає краплину сім'яної рідини або сперматофор на субстраті або на спеціальній павутинці, яку виділяє своїми статевими придатками, а самка згодом підхоплює своїми статевими придатками чоловічі статеві продукти. У такому разі копуляції немає, але запліднення відбувається всередині материнського організму. Почасти пари виконують досить складні стереотипні рухи, так звані *шлюбні танці*, які допомагають розрізнити конспецифічних особин, виявити самок, готових до копуляції, стимулювати самок до копуляції, забезпечують перенесення сімені тощо.

Зустріч статей відбувається в місцях виплоду самок (тоді самці зазвичай окрилюються раніше), в місцях харчування самок, поблизу місць, де можуть бути відкладені яйця або на інших територіях. Особини протилежної статі спілкуються за допомогою акустичних, хімічних (за допомогою статевих феромонів), візуальних та тактильних сигналів, часто комбінуючи їх між собою. У багатьох випадках готова до розмноження самка має прийняти *рецептивну позу*, яка дозволить самцю розпочати копуляцію. Щоб запобігти заплідненню яєць сім'ям інших самців, самці застосовують різні тактики: (1) очищають статеві шляхи самки від сім'яної рідини попередніх самців (наприклад, у бабок), (2) запечатують статеві шляхи самки після копуляції спеціальним цементом (переважно у двокрилих, перетинчастокрилих і метеликів), (3) наглядають за самкою, аж поки вона не розпочне відкладати яйця (наприклад, у бабок та деяких мух). Тривалість парування різниться між

видами і коливає від кількох секунд у кровосисного комара *Aedes* до 24 годин у молей, але в середньому складає біля 10–15 хвилин.

Місце *відкладання яєць* найчастіше визначається місцем мешкання майбутніх личинок. Більшість комах відкладає яйця в ґрунт, опале листя, на каміння, у воду, всередину або на поверхню рослин. Таргани, богомоли та деякі терміти і клопи відкладають *оотеки* — групи яєць, вкриті спільною захисною оболонкою. Сперматозоїди деяких комах зберігають життєздатність у сім'яприймачі самки впродовж певного часу (іноді — роками), тому відкладання яєць не завжди слідує за копуляцією, а може бути затримане. Попелицям та деяким тарганам притаманне *яйцезживородіння*, за якого яйце затримується в статевих шляхах самки, а ембріон розвивається за рахунок поживних речовин яйця. На відміну від яйцезживородіння, справжнє *живородіння* передбачає розвиток ембріона за рахунок поживних речовин, які він отримує із організму самки (виділення акцесорних залоз, секретів стінки матки тощо). Живородіння зустрічається у деяких мух.

7.6. Регуляція розмноження. Гормональна регуляція розмноження комах є результатом спільного впливу *нейросекреторних клітин* мозку та *прилеглих тіл* (див. розділ 9.7 «Ендокринна система комах»). Принципова схема взаємодії є такою: живлення (а іноді й парування) стимулює вироблення гормонів нейросекреторними клітинами або стимулюють певні зони мозку, а нейрогормони і нервові імпульси, в свою чергу, стимулюють прилеглі тіла виробляти гонадотропний гормон (точніше, *ювенільний гормон* з гонадотропною дією). У самців гонадотропний гормон впливає на статеву активність, розвиток акцесорних залоз та формування сперматофорів, а у самок — на розвиток яйцеклітин. Нейрогормони, окрім впливу на прилеглі тіла, чинять самостійний вплив на оогенез та синтетичну активність жирового тіла, а також контролюють статеву поведінку самців і самок.

7.7 Ембріональний розвиток. Яйце комах здебільшого містить багато жовтку і окрім хоріона може мати додаткові *екстраембріональні оболонки* (*серозну* та *амніотичну*), які розвиваються за рахунок матеріалу самого яйця. Тільки у ендопаразитичних їздців яйцеві оболонки редуковані до тоненької напівпроникної мембрани.

Ембріональний розвиток комах має характер *поверхневого дробіння* і супроводжується суттєвими міграціями клітин. Бластула, що утворилася внаслідок дробіння, має всередині жовток, а її клітини більш інтенсивно розмножуються на вентральній поверхні яйця, формуючи товстішу бластодерму з більшою кількістю клітин. Саме у цій зоні, що отримала назву *зародкова смуга*, власне і закладається тіло комахи — утворюються зародкові листки, відбувається сегментація, закладаються кінцівки. Оболонки яйця беруть участь в *бластокінезі* — русі ембріона, який визначає його правильне розташування в яйці. Бластокінез включає два послідовні процеси: (1) *анатрепсис*, або вгортання ембріона на задньому полюсі яйця, та (2)

кататренсис, або вивертання ембріона у такий спосіб, що зачатки кінцівок виявляються спрямованими до поверхні яйця, передній кінець тіла наближений до переднього кінця яйця, а спинний бік зародка залишається зв'язаним з жовтком.

У деяких паразитичних перетинчастокрилих будова яйця і ранній ембріогенез докорінно змінилися: (1) зникли запаси жовтка, (2) розміри яйця зменшилися, (3) поверхнєве дробіння замінилося на повне й рівномірне, (4) виникли особливі провізорні (тимчасові) ембріональні структури, (5) зв'язки між бластомерами стали слабшими. Вважається, що саме так з'явилися передумови для поліембріонії — нестатевого розмноження на стадії ембріона. *Обов'язкова, або стаціонарна поліембріонія* властива представникам принаймні чотирьох неспоріднених родин їздців — Dryinidae, Braconidae, Platygasteridae і Encyrtidae ряду Перетинчастокрилі. Самий термін «поліембріонія» був запроваджений по відношенню до розвитку паразитичного їздця *Ageniaspis fuscicollis* з родини Encyrtidae (відкрив явище поліембріонії італійський ентомолог Філіппо Сільвестрі). Їздець-агеніаспіс відкладає дуже дрібні яйця розміром 25 мкм всередину яєць павутинної молі *Huponometa*. Поживні речовини для розвитку паразита поступають із тіла хазяїна через особливу провізорну структуру — *трофамніон*, який являє собою частину цитоплазми яйця паразита, яка містить численні мітохондрії, апарати Гольджі, і, немов оболонка, огортає собою їздцеві ембріони, що розвиваються. Сполучнотканинна капсула, яку хазяїн формує навколо яйця паразита, не тільки не шкодить, а навіть сприяє живленню зародка. Наприкінці ембріонального розвитку кількість зародків паразита іноді сягає 180, а молоді личинки мають довжину біля 1 мм. Спочатку молоді личинки їздця харчуються через трофамніон поживними речовинами гемолімфи хазяїна, а потім виходять у порожнину тіла гусениці молі і починають поїдати її тканини. У їздців з роду *Copidosoma*, які паразитують в гусеницях метелика совки-гамми *Autographa brassicae*, з одного яйця розвивається більше тисячі личинок — свідчення того, що поліембріонія іноді є дуже ефективним способом розмноження.

Своєрідний варіант поліембріонії знайдено в іншого представника родини Encyrtidae, *Copidosoma floridanum*, що паразитує в капустяній совці *Trichoplusia ni*. Внаслідок нерівномірного поділу ембріона копідосоми утворюються дві касти личинок, що розрізняються морфологічно та поведінково: (1) малорухливі миролюбні «звичайні» личинки, які згодом перетворюються на дорослих їздців, та (2) агресивні моторні «солдати», які, попри те, що розвиваються прискореними темпами, ніколи не дають початок дорослим їздцям. Одразу після виходу з яйця «солдати» розповзаються по тілу гусениці совки і починають полювати на інших личинок паразитів, що вони мешкають в тілі хазяїна. У такий спосіб «солдати» підтримують чисельність паразитів на певному рівні. У випадку, коли в тіло однієї

гусениці було відкладено декілька яєць, «солдати» нападають переважно на «чужаків». Біологічний зміст утворення окремої касти «солдатів», як вважають, полягає у зниженні конкуренції між паразитичними личинками за трофічні ресурси. У випадку множинного паразитування «солдати» покращують умови для розвитку личинок-«родичів» шляхом винищення нащадків інших самок.

7.8 Постембріональний розвиток. Постембріональний розвиток комах включає два процеси — *ріст* та *перетворення*, або *метаморфоз*. Через щільну кутикулу ріст комах є можливим тільки впродовж нетривалого часу після линяння. Окрім росту, періодичні линяння дозволяють поновити втрачені придатки тіла або пошкоджені ділянки кутикули, змінити забарвлення та форму тіла, і, в такий спосіб, краще адаптуватися до умов середовища.

Головними стадіями розвитку комах є *яйце*, *личинка*, яка має недорозвинені статеві залози і нездатна до розмноження (окрім випадків педогенезу, див. розділ 7.3 «Способи розмноження»), та доросла особина *імаго*, яка має розвинені статеві залози і здатна до розмноження. Тривалість личинкового життя комах, як правило, є набагато більшою, ніж імагінального. Наприклад, водні личинки одноденок можуть жити впродовж кількох років, а імаго — тільки від кількох годин до кількох тижнів. Личинки 17-річної цикади *Magicicada septemdecim* мешкають під землею 17 років, де споживають сік із коренів дерев, а імаго живе впродовж кількох тижнів.

Якщо личинка та імаго опановують одну екологічну нішу, вони є схожими між собою, й ріст личинки супроводжується поступовим набуттям дорослих, себто імагінальних ознак. Якщо личинка та імаго мають різні екологічні особливості (місця мешкання, способи пересування, трофічні уподобання, способи комунікації тощо), вони набагато більше відрізняються між собою: зокрема, личинка може мати особливі личинкові *провізорні органи*, які втрачаються підчас перетворення на дорослу форму (наприклад, трахейні зябра водних личинок одноденок та рівнокрилих бабок, мандибули та черевні ніжки в гусениць більшості метеликів). У деяких комах впродовж життєвого циклу ріст та розвиток можуть тимчасово затримуватися, обмін речовин загальмовується і комаха впадає в *діапаузу* — стан спокою, який допомагає пережити несприятливі умови. Залежно від фази розвитку розрізняють яйцеву, личинкову, лялечкову та імагінальну діапаузи, а залежно від періоду року — літню та зимову.

Метаморфоз комах може відбуватися в різний спосіб, але найчастіше виділяють три основні його типи: (1) *архіметаболія*, за якої розвиток імаго супроводжується линянням, (2) *геміметаболія*, або *розвиток з неповним перетворенням*, за якого імаго не линяють, а личинки в процесі розвитку поступово стають схожими на імаго, (3) *голометаболія*, або *розвиток з повним перетворенням*, за якого імаго не линяють, а личинки сильно від

нього відрізняються, а тому утворенню імаго передують особлива стадія розвитку — *лялечка*, в якій відбувається докорінна перебудова тіла комах. Архіметаболія властива найстародавнішим комахам — первиннобезкрилим та одноденкам (у останніх є дві крилаті стадії — субімаго та імаго). Геміметаболическими є представники більшості рядів, які розташовані в основі філогенетичного дерева комах — це бабки, таргани, терміти, прямокрилі, клопи, попелиці тощо; в сучасній літературі таких комах часто називають *екзоптериготами* (Exopterygota) через те, що їхні крила розвиваються в личинок у вигляді зовнішніх зачатків. Голометаболическі комах — це жуки, перетинчастокрилі, метелики, двокрилі та деякі інші ряди, зачатки крил в яких закладаються в глибині тіла личинки або лялечки, тому в сучасній літературі до цих комах застосовують назву *ендоптериготи* (Endopterygota). Всі ендоптериготи складають монофілетичну групу, тобто розвиток з утворенням лялечки виник тільки один раз в процесі еволюції комах.

Упродовж постембріонального розвитку більшості шестиногих: усіх комах, ногохвісток та двохвісток — нові сегменти не утворюються, що є ознакою *епіморфозу*. І тільки представники прихованощелепових шестиногих ряду Безвусикові (Protura), розвиток яких відбувається за типом *анаморфозу*, супроводжується збільшенням кількості сегментів. Личинок комах класифікують за наявністю голови (наприклад, безголові личинки мух), наявністю й кількістю кінцівок (наприклад, безногі личинки жуків-довгоносиків), формою тіла (наприклад, С-подібні личинки травневого хруща) та загальною рухливістю (наприклад, лялечко-подібні личинки трипсів). Лялечок комах класифікують за рухливістю щелеп та ніг (наприклад, лялечки-мумії багатьох метеликів), а також за наявністю додаткових оболонок (наприклад, пупарії мух). Личинок комах з неповним перетворенням іноді називають *німфами*, а тих німф, які мешкають у воді — *наядами*. Варто відмітити, що розуміння термінів німфи і наяди не є однозначним, і ми уникатимемо їх застосування.

7.9 Гіперметаморфоз та інші варіанти ускладнення життєвого циклу. Життєвий цикл комах є складним і завжди відбувається з метаморфозом. Проте, в різних групах комах незалежно відбулося ускладнення життєвого циклу за рахунок появи різких морфологічних та біологічних відмінностей між личинками різного віку. Це явище отримало назву *гіперметаморфозу*.

Паразитичні комах із багатьох неспоріднених таксономічних груп — жуків, мух, їздців, сітчастокрилих тощо — мають рухливих личинок першого віку із щільними покривами, яких називають *планідіями*. Жуки родини Наривники (Meloidae) відкладають яйця, з яких виходять моторні планідії з добре розвиненими ногами і гострими щелепами: планідії паразитів чатують на своїх хазяїв — бджіл — на квітках і, залазячи на нього, подорожують до бджолиного гнізда, а планідії паразитів саранових самотійно мандрують у пошуках відкладених яєць хазяїна. Знайшовши ціль, планідії наливників (яких в літературі іноді називають *триунгулінами*) линяють і

перетворюються на малорухливих коротконогих або зовсім безногих личинок, які активно живляться. Життєвий цикл наливників може містити й малорухливі личинки, які не живляться: вони переносять несприятливі умови (утворюючи стадію «несправжньої лялечки») або шукають місце для заляльковування. Схожу диференціацію личинок мають сітчастокрилі комахи з родини Мантиспові (Mantispidae), які паразитують в коконах павуків та гніздах ос, а також бренівкові мухи (Bombyliidae), які паразитують на різних комах і павуках. Віялокрилі (ряд Strepsiptera) є ендopаразитами комах, чії нерухомі самки ніколи не виходять з організму хазяїна і не живляться (у представників більшості видів ряду), формують яйця в порожнині свого тіла, з яких народжуються планідії. Планідії мантисп плавають в порожнині тіла матері, виходять назовні через спеціальний родильний отвір — статеву щілину (самка при цьому гине) і чіпляються до комах-хазяїв, які заносять їх в своє гніздо. Там планідії уражують личинок хазяїв і перетворюються на наступну малорухливу личинкову стадію.

Гіперметаморфоз не завжди пов'язаний з паразитичним способом життя і розвитком з повним перетворенням. Наприклад, трипси (ряд Thysanoptera) розвиваються з утворенням імагоподібних личинок першого та другого віку та кількох лялечкоподібних, нерухомих личинкових стадій, які конвергентно подібні до справжніх лялечок комах з повним перетворенням. Схожі лялечкоподібні личинки відомі у білокрилок (родина Aleocharidae) та самців червеців (родина Coccoidea) з ряду Hemiptera. Циклічний партеногенез попелиць (родина Aphididae ряду Hemiptera) є іншим прикладом ускладнення життєвого циклу, в якому закономірно чергується двостатеві і партеногенетичні покоління, що є ознакою *гетерогонії*.

Найскладніший життєвий цикл серед усіх комах описаний для жука-мікромальтуса *Micromalthus debilis* з родини Micromalthidae — в ньому поєднується гіперметаморфоз, яйцекладіння та живородіння, циклічний партеногенез та педогенез, канібалізм самцем своєї матері та мінімізація ролі самця в репродукції. Мікромальтус мешкає в деревині. Личинка першого віку є рухливою, але не живиться. Личинка другого віку є безногою, активно живиться і може розвиватися за трьома сценаріями: (1) заляльковується й перетворюється на диплоїдну самку, яка парується з самцем; (2) народжує личинок першого віку (шляхом партеногенезу і педогенезу), (3) за несприятливих умов відкладає одне незапліднене яйце, з якого виходить безнога личинка першого віку, яка з'їдає свою матір і через стадії передлялечки та лялечки перетворюється на гаплоїдного самця. Попри парування, запліднені самцем яйця часто не розвиваються, а отже двостатеве розмноження у мікромальтуса витісняється партеногенезом. Таким чином, у мікромальтуса може існувати п'ять життєвих форм, які здатні до розмноження: (1) педогенетичні личинки, які народжують тільки самок, (2) педогенетичні личинки, які народжують тільки самців, (3)

педогенетичні личинки, які народжують самців і самок, (4) самки і (5) самці. Причина появи такого складного життєвого циклу невідома. Проте, вчені відмічають існування дотепер незрозумілого взаємозв'язку між такими біологічними особливостями у комах, як споживання відмерлої деревини, залежність від ендосимбіотичних бактерій, поліфагія, гаплодиплоїдія, циклічний партеногенез, наявність багатьох життєвих форм, личинкоподібність й безкрилість самок. Ймовірно, партеногенез мікромальтуса спричинений ендосимбіотичною бактерією вольбахією, яку нещодавно було знайдено в личинок жука (про роль вольбахії див. розділ 7.2 «Вплив симбіонтів на співвідношення статей у комах»).

Питання для самоконтролю:

1. Назвіть основні механізми детермінації статі у комах. Наведіть приклади.
2. У який спосіб самки деяких комах можуть контролювати стать своїх нащадків?
3. Кому властивий циклічний партеногенез і яку роль він відіграє у комах?
4. Який вплив спричинюють симбіонти на співвідношення статей у комах?
5. За яких умов співвідношення статей у комах може бути зрушене в бік переважання самок? Наведіть приклади.
6. Назвіть адаптації, пов'язані з розмноженням комах в умовах дефіциту вологи.
7. Що собою являє і які функції виконує сперматофор?
8. Які типи розмноження комах Вам відомі? Наведіть приклади.
9. Яке ембріологічне походження має статева система комах? Чи можна назвати її метамерною? Відповідь аргументуйте.
10. За рахунок діяльності якої структури утворюється хоріон? Яку функцію він виконує?
11. Які типи яйцевих трубочок Вам відомі? Чим вони відрізняються між собою? Який тип вважають первинним?
12. Які функції виконують статеві протоки комах?
13. Які морфологічні особливості властиві сперматозоїдам комах? Якими є причини формування таких сперматозоїдів?
14. Охарактеризуйте будову яйцевих оболонок. Які функції вони виконують?
15. Назвіть відмінності між яйцекладінням, яйцеживородінням і живородінням. Наведіть приклади.
16. Що собою являє зародкова смужка?
17. Що собою являють епіморфоз і анаморфоз? Наведіть приклади.
18. Що собою являє архіметаболія? Кому із сучасних комах вона властива?
19. Якими є стадії розвитку при голометаболії?
20. Які адаптаційні переваги мають комахи з повним перетворенням?
21. Назвіть відмінності між геміметаболією і голометаболією.
22. Що означає гіперметаморфоз? Кому він властивий?
23. Що собою являє личинка планідій й кому вона властива?
24. Охарактеризуйте життєвий цикл комах. Наведіть приклади.
25. Чи властива комахам гетерогонія? Відповідь аргументуйте.
26. Чи властивий комахам метагенез? Відповідь аргументуйте.

Рекомендована література до лекції:

- 1) Normark B.B. Evolution of alternative genetic systems in insects / B.B. Normark // Annual Review of Entomology. — 2003. — Vol. 48. — P. 397–423. (*Оглядова стаття про способи розмноження і генетику статей у комах*)
- 2) O'woma O.O. Reproductive and Survival Strategies Utilized by Insect. A Review / O.O. O'woma [et al.] // American Journal of Zoological Research. — 2016. — Vol. 4, № 1. — P. 1–6. (*Дуже стисла оглядова стаття, в якій узагальнено інформацію про стратегії розмноження комах*)
- 3) Shuker D.M. The Evolution of Insect Mating Systems / D.M. Shuker, L.W. Simmons. — Oxford University Press, 2014. — 352 p. (*Найсучасніша й найвичерпніша на сьогодні монографія про репродуктивні системи комах*)
- 4) Klass K.D. The exoskeleton of the male genitalic region in Archaeognatha, with hypotheses on the early evolution and the morphological interpretation of genitalia in insects / K.D. Klass, N.A. Matushkina // Arthropod Systematics & Phylogeny. — 2018. — Vol. 76, №2. — P. 235–294. (*У статті запропоновано нові гіпотези щодо появи та початкових етапів еволюції статевих придатків у комах*)
- 5) Simonet G. Neuroendocrinological and molecular aspects of insect reproduction / G. Simonet [et al.] // Journal of Neuroendocrinology. — 2004. — Vol. 16. — 649–659. (*В огляді узагальнено останні досягнення і нові концепції в області репродуктивної нейроендокринології комах. Робота буде цікавою для фізіологів, біохіміків та молекулярних біологів*)
- 6) Perotti M.A. The ghost sex-life of the paedogenetic beetle *Micromalthus debilis* / M.A. Perotti, D.K. Young, H.R. Braig // Scientific Reports. — 2016. — Vol. 6. — P. 27364. (*У статті аналізуються причини та механізми появи складного життєвого циклу жука-мікромальтуса*)
- 7) Grbic M. Polyembryony in parasitic wasps: evolution of a novel mode of development / M. Grbic // International Journal of Developmental Biology. — 2003. — Vol. 47, № 7–8. — P. 633–642. (*Огляд розвитку і еволюції поліембріонії у паразитичних ос*)

Лекція 8

ОРГАНИ ЧУТТЯ І МОРФО-ФІЗІОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ПОВЕДІНКИ

Рецептори комах: план будови, принцип роботи, класифікація. Механорецептори і механорецепція. Генерація та сприйняття звуку. Хеморецептори і хеморецепція. Органи зору: фасеткові очі, латеральні і дорсальні вічка. Первинний аналіз зорової інформації. Особливості зору комах. Зорова орієнтація в просторі. Терморецепція та гігрорецепція. Магніторецепція.

Живі істоти постійно отримують інформацію із зовнішнього і внутрішнього середовища аби знаходити й підтримувати оптимальні умови для розвитку та розмноження. Сприйняття інформації у комах, як власне й робота їхньої нервової системи в цілому, має свої особливості, головна першопричина яких — наявність твердої кутикули та дрібні розміри тіла. Перший чинник призводить до неможливості шкірного відчуття, у зв'язку із чим в комах (як і в решті членистоногих) виникають спеціальні допоміжні кутикулярні структури, що передають енергію стимулів на чутливі нейрони, і функціонування яких можливе тільки за умови, якщо кутикула в них є відносно тонкостінною або пронизана отворами. Отже комаха має постійно балансувати між міцністю кутикули та її чутливістю, тому кількість рецепторів на тілі комахи є обмеженою, а їх розміщення — локальним, тільки у місцях, де існують найкращі умови для сприйняття стимулу. У цій особливості проявляється й інша тенденція в розвитку нервової системи комах: дрібні розміри тіла різко обмежують загальну кількість клітин нервової системи, яка проте виконує всі необхідні функції, і навіть забезпечує складну соціальну поведінку деяких комах та їх навчання. У комах спостерігається «економія» нервових клітин. Наприклад, в рецепторах чутливі нейрони і сприймають, і передають інформацію, причому стимуляція одного нейрона може викликати серію відповідей. Багато реакцій замикається на рівні черевного нервового ланцюжка або навіть периферійної нервової системи, «звільняючи місце» у ЦНС для складніших реакцій. Дрібні розміри мають й інший наслідок: аксони комах відносно короткі, і отже швидкість реакції може бути вкрай високою.

8.1 Загальні принципи організації та класифікація рецепторів. Перед тим, як обговорювати особливості організації рецепторів комах, згадаймо про основні принципи функціонування органів чуття. Рецептор трансформує енергію подразника (стимулу) в нервові імпульси і проявляє високу чутливість до *адекватних подразників* і низьку — до решти *неадекватних подразників*. Залежно від природи подразника, який сприймає рецептор, розрізняють *механорецептори* (сприймають механічні стимули: дотик, натиснення, розтягнення, вібрацію, звук тощо), *терморецептори* (реагують на зміну температури), *гігро- та гідрорецептори* (реагують на зміну вологості та відчувають вологу, відповідно), *хеморецептори* (сприймають

хімічні стимули) та *фоторецептори* (реагують на світлові подразники). Відчуття комах — це зір та нюх (є головними), тактильне відчуття, слух, смак, температурне та осмотичне відчуття, гравітаційне і рухове відчуття. *Екстерорецептори* сприймають подразники зовнішнього середовища; вони бувають дистантними і контактними. *Інтерорецептори* надають інформацію про стан внутрішнього середовища організму. *Пропріоцептори* сигналізують про діяльність опорно-рухової системи та положення тіла в просторі.

Рецептори комах належать до *первинних*, тобто сама нервова клітина сприймає подразнення (видозміненою війкою сенсорного нейрона), трансформує його в нервові імпульси і проводить до центральних ланок нервової системи. Рецептори комах виявляють дивовижно високу чутливість до адекватних подразників. Прикладом, нюхові рецептори антен метеликів іноді відповідають на окремі молекули статевого феромона, а фоторецептори фасеткового ока — реагують на окремі кванти світла.

Окрім сенсорного нейрона, до складу будь-якого рецептора комах входять допоміжні структури, які трансформують стимул. Багато рецепторів, які пов'язані із поверхнею тіла, являють собою *сенсили* — елементарні сенсорні одиниці органів чуття комах. Сенсила має в своєму складі: (1) кутикулярні допоміжні структури, (2) видозмінені гіподермальні клітини, що обслуговують рецептор, і (3) один або декілька сенсорних нейронів.

Кутикулярний компонент сенсили може мати різну форму, даючи назву самій сенсилі: *трихоїдна* (у вигляді волоска), *базиконічна* (конусоподібна, розширена біля основи), *целоконічна* (занурена в кутикулу сенсила, яка виглядає як конус із дірчастими стінками та отвором на верхівці), *плакоїдна* (у формі пронизаної порами пластинки), *кампаніформна* (в поперечному розрізі нагадує дзвіночок) тощо. Подібні за будовою сенсили не завжди виконують однакові функції. Наприклад, трихоїдні сенсили можуть бути механорецепторами, контактними або дистантними хеморецепторами, а також реагувати на різні стимули, тобто бути полімодальними. Іноді про функцію може свідчити кількість нейронів, що вони входять до складу сенсили — наприклад, для роботи хеморецептора обов'язкова присутність принаймні двох нейронів. Якщо ж в сенсилі є тільки один нейрон, вона є механорецепторною. Остаточну відповідь про функції сенсил можуть дати тільки електрофізіологічні дослідження. Натомість, кампаніформні сенсили завжди є механорецепторами, які реагують на деформацію кутикули, а отже є пропріоцепторами.

8.2 Механорецептори і механорецепція. *Трихоїдна механорецепторна сенсила* має порожнистий кутикулярний волосок без отворів, основа якого рухомо прикріплена до покривів. До основи волоска підходить дендрит біполярного чутливого нейрона із видозміненою війкою всередині, а аксон нейрона проводить імпульси до нервового ганглія. Окрім нейрона, до складу трихоїдної сенсили входять щонайменше дві модифіковані гіподермальні

клітини — тормогенна клітина, яка утворює мембрану навколо волоска, та трихогенна клітина, яка утворює волосок. Основа волоска має спрямований в порожнину волоска зубоподібний виріст, який за відхилення волоска тисне на дендрит, деформує видозмінену війку нейрона, від чого виникають імпульси (спайки), які поширюються по аксону до ганглія. Що більше відхиляється волосок — то частішими є імпульси, а отже частота імпульсів у сенсорних нейронах комах несе інформацію про силу дії подразника. Цей *принцип частотного кодування* нервових імпульсів діє в усіх рецепторах комах. Поодинокі трихоїдні сенсори, розпорошені по усьому тілу комахи, можуть слугувати *тактильними рецепторами*, які запускають багато рефлекторних реакцій — чистку тіла (грумінг), знерухомлення деяких комах внаслідок торкання до них (каталепсію), орієнтацію за тактильними стимулами (тигмотаксис). *Вітрочутливі рецептори* сигналізують про рухи повітряних потоків навколо тіла комахи, причому ті з них, які містяться на голові, беруть участь в керуванні польотом (див. розділ 9.3 «Координація роботи гангліїв ЦНС та функції головного мозку»). Механосенсорні сенсори на церках тарганів і цвіркунів інформують про швидке наближення до комахи якогось об'єкта, а також здатні сприймати сильні звуки (див. розділ 9.5 «Особливості нейрохімії комах і класифікація нейронів»).

До *пропріоцепторів* відносять механорецептори, які реагують на скорочення м'язів, положення тіла у просторі, зсуви сегментів тіла та рухи придатків. Найпоширенішими з них є *волоскові пластинки, кампаніформні сенсори та хордотональні органи*. *Волоскова пластинка* — це група трихоїдних сенсори, які зазвичай розташовані на місцях контакту члеників та частин тіла (між головою і передньогрудями, біля основи ніг, поміж члеників максиллярних щупиків або антен тощо). Зрушений сегмент чи членик натискає на волоски, причому чим більшим є зсув, тим більше волосків деформуються, і тим сильнішим є сумарний сигнал від сенсорних нейронів.

Модельним прикладом роботи волоскових пластинок є те, як богомол спрямовує хапальні рухи ніг відносно своєї жертви. Чатуючи на здобич богомол стежить за нею поглядом і повертає голову, яка при цьому тисне на волоскові пластинки передньогрудей й деформує певну кількість волосків. Напрямок удару хапальних ніг, які розташовані на передньогрудях, задається сигналами від очей і волоскових пластинок.

Кампаніформні сенсори, про які ми згадували трохи вище, сигналізують про деформацію кутикули, зокрема — її розтягнення та стиснення. Вони зустрічаються майже по всьому тілі, але найбільше їх є на крилах, ногах, яйцекладі й мандибулах. Часто кампаніформні сенсори розташовані групами і зорієнтовані у певному напрямку, що дозволяє комасі отримувати інформацію як про силу, так і про напрямок дії механічних стимулів.

Хордотональні органи складаються із особливих механосенсорних сенсори — *сколопідіїв*. Основу сколопідія складає біполярний нейрон із довгою

видозміненою війкою, що вона вкрита на верхівці шапочною, а з боків — ребристим *сколопсом*. Збудження нейрона відбувається під час тиснення шапочки на війку. Хордотональні органи виконують пропріоцептивні функції, а іноді — ще й сприйняття вібрацій і звуку. Найвідомішими видозмінами хордотональних органів є віброрецепторний підколінний орган та Джонстонів орган. *Підколінний орган* являє собою напівкільце або кільце сколопідіїв всередині гомілки під коліном і сприймає вібрацію субстрату, що передається через ноги. *Джонстонові органи* містяться в другому членику вусика і сприймають усі рухи джгутика антени по відношенню до її основи, причому збудження рецепторів виникає внаслідок опору середовища під час польоту, бігу, плавання. Отже Джонстонові органи контролюють локомоцію комах, а також можуть сприймати силу тяжіння і звукові подразники (наприклад, у двокрилих).

Рецептори розтягнення розміщені в порожнині тіла і морфологічно різче відрізняються від інших рецепторів комах тим, що не мають кутикулярних частин і тому не є сенсилами. Рецептор розтягнення складається з натягнутого видозміненого м'язового волокна або сполучнотканинного тяжа, до якого підходить мультиполярний нейрон. Дендрити останнього позбавлені видозмінених війок, а аксон прямує до одного з гангліїв черевного нервового ланцюжка. Під час розтягнення стінки тіла або кишечника, скорочення м'язів або руху придатків змінюється ступінь натягнення рецептора розтягнення, і до ЦНС надходить інформація про силу та швидкість рухових реакцій.

8.3 Генерація та сприйняття звуку. Більшість комах здатні генерувати звуки для комунікації або акустичної орієнтації. У найпростішому випадку звук виникає внаслідок удару *частиною тіла комах* по *твердому субстрату* — так спілкуються між собою імаго волохокрильців та великокрильців, терміти, мурашки, личинки суспільних ос, жуки-ксилофаги та деякі інші комах. *Дзижчання* та *лускання крилами* є частим елементом статевої поведінки (наприклад, у їздців та мухи-дрозофіли). Гучніші звуки виникають при роботі складніших спеціалізованих утворів — *тимбальних мембран* та *стридуляційних апаратів*. Наприклад, *тимбальні мембрани* цикад розміщені на першому сегменті черевця. До мембран підходять міцні м'язи, а під ними лежать резонатори, утворені видозміненими повітряними мішками. Скорочення м'язів викликає різке вигинання мембрани, що супроводжується клацанням. Дуже швидка почергова деформація пари мембран утворює неперервний і дуже гучний «спів» цикади, підсилений резонаторами. Проте найпоширенішим способом генерації звуків у комах є тертя різних частин тіла, або *стридуляція*. Стридуляційний апарат утворений «скребачкою», що ковзає по нерухомій «пилці», причому розміщення обох елементів може бути різним. У деяких мурашок «скребачка» має вигляд зубця на третьому сегменті черевця, а «пилкою» є зубчасте поле на четвертому сегменті. У жуків-вусачів зубець на передньогрудях третя по ребристому полю на середньогрудях. Найкраще стридуляційні апарати

розвинені у прямокрилих: вони розміщені на різних ділянках тіла, але найчастіше у саранових є на нозі і надкрилах, а у коникових, цвіркунів і вовчків — на надкрилах.

Сприймають звуки *фонорецептори*, які незалежно виникали принаймні 12 разів упродовж еволюції комах. Найпростішими фонорецепторами є трихоїдні механорецепторні сенсили, які реагують на вібрацію повітря. У тарганів такі сенсили на церках сприймають низькочастотні звуки, у медоносної бджоли фонорецепторами є волоски між фасетковими очима, у гусениць нічних метеликів — волоски на грудях, у мухи-дрозофіли — волоски на довгій щетинці (аристі) антени. Джонстонові органи також здатні сприймати звуки (наприклад, у кровосисних комарів, комарів-хірономід, робочих особин медоносної бджоли тощо). Усі перелічені вище фонорецептори сприймають тільки градієнт (тобто зміну) тиску на волосину, але не його величину, і працюють на відносно коротких відстанях від джерела звуку.

Найскладнішими фонорецепторами комах є *тимпанальні*, або *барабанні органи*, знайдені у метеликів, цикад і прямокрилих. Вони здатні сприймати звуки різної частоти, джерело яких знаходиться на значній відстані від тварини. За будовою тимпанальні органи схожі на хордотональні (з яких іноді й виникають), зокрема тим, що їх функціональною одиницею також є сколопідії. У саранових по боках першого сегмента черевця містяться тимпанальні мембрани, коливання яких деформує сколопідії. У коників, цвіркунів і вовчків тимпанальні органи розміщені у гомілках передніх ніг і виникли із підколінного органа, причому коливання тимпанальної мембрани спочатку передається на здуту трахею, і тільки з неї — на сколопідії. Окремі рецептори одного тимпанального органу є спеціалізованими до сприйняття різних за частотою звуків, тому первинний аналіз звукових подразників може здійснюватися ще в органах слуху комах. Тимпанальні органи реагують як на величину тиску, так і на його градієнт, тобто здатні інформувати про інтенсивність звуку (гучність), його частотний спектр, тривалість звукових посилок і закономірність їх повторення. У цикад тимпанальні органи розміщені поблизу тимбальних органів (які генерують звуки) і не здатні розрізняти частоти. Слухові органи нічних метеликів містяться в задньогрудях або в кількох останніх сегментах черевця. Їхньою особливістю є здатність сприймати ультразвуки, що їх генерує летюча миша під час полювання на метелика.

8.4 Хеморецепція. За функціональними особливостями хеморецепторні нейрони можна поділити на *генералістів* та *спеціалістів*. Перші відповідають на дію широкого спектру речовин, проте мають низьку чутливість, а другі — реагують тільки на одну або кілька споріднених сполук і виявляють високу чутливість. Нейрони-спеціалісти налаштовані на сприйняття запашних речовин, які мають важливе біологічне значення (наприклад, статеві феромони, харчові атрактанти і репеленти, вуглекислий газ), і запускають

певні поведінкові реакції. Отже первинний аналіз нюхових подразників у комах може відбуватися вже на рівні хеморецепторів.

Обов'язковою морфологічною ознакою хеморецептора є присутність одного отвору або численних пор в кутикулі сенсиль, до яких тягнуться дендрити декількох чутливих нейронів. *Контактні* хеморецептори є *органами смаку*, які, як правило, входять до складу трихоїдних механо-хемосенсорних сенсиль із відносно товстою кутикулярною стінкою. Вони оцінюють їстівність субстрату або його придатність для відкладання яєць і можуть міститися на ротових органах, лапках, антенах та яйцекладі комах. *Дистантні* хеморецептори (*органи нюху*) є більш різноманітними у морфологічному плані, а їхня кутикулярна стінка часто тонка й пронизана численними порами. Вважають, що органи нюху виникли у комах як пристосування до наземного способу життя, тому нюх у еволюційно давніших комах є не настільки розвиненим, як у еволюційно більш молодих груп. Нюховими можуть бути *трихоїдні* сенсиль, *базиконічні* сенсиль з численними порами, *целоконічні* сенсиль, *плакоїдні* сенсиль (містяться на антенах жуків, волохокрильців, перетинчастокрилих тощо). *Булавоподібні* сенсиль знайдено на останніх члениках максиллярних щупиків у деяких двокрилих (кровосисних комарів, москітів та гедзів) — сприйняття запахів ними здійснюється в тонкостінному вирості, здутому на верхівці та пронизаному порами. Ці сенсиль, так само, як і деякі контактні хеморецептори-генералісти, здатні реагувати на вуглекислий газ.

8.5 Органи зору і первинний аналіз зорової інформації. Комахи мають три головні типи органів зору — *фасеткові очі*, *латеральні вічка*, або *стеми* та *дорсальні вічка*, або *оцелі*. *Фасеткові очі* властиві майже усім дорослим комахам (зокрема, вони відсутні у бліх та віялокрилих) та личинкам комах із неповним перетворенням. Фасеткове око складається з великої кількості окремих фоторецепторів — *оматидій*, яких в кожному оці є від кількох сотень до майже 30 тисяч. Оматидій має елементи, що *заломлюють* та *фокусують* світло, *ізолюють* та *сприймають* його. Світлозаломлювальний та фокусний апарат представлений *кристаликом* (це прозора кутикула оматидія у вигляді шестикутної двоопуклої лінзи) та *кристалічним конусом* (його утворюють прозорі Земперові клітини). Ізолюючий апарат — це головні пігментні (корнеагенні) клітини та додаткові пігментні (ірисові) клітини, які містять світлозахисні пігменти омахроми та птерини (див. розділ 2.6 «Забарвлення»). Саме світлозахисні пігменти часто визначають забарвлення очей комах. Світлочутливою одиницею оматидія є *ретинальна* (зорова) клітина, яка являє собою уніполярний нейрон із коротеньким аксоном (у комах головний мозок майже впритул підходить до складних очей, тому аксон є коротеньким). Ретинальних клітин в одному оматидії є кілька (зазвичай 7–8), і розташовані вони по колу немов часточки апельсину, причому одна чи дві ретинальні клітини зсунуті до базальної мембрани. Ретинальні клітини разом утворюють циліндричний пучок — *ретину*, в

центрі якої розміщений *рабдом*, складений із окремих *рабдомерів*. Кожний рабдомер є спеціальною ділянкою ретинальної клітини, яка утворює численні трубчасті вирости — мікроворсинки. Рабдомери орієнтовані перпендикулярно до поздовжньої осі рабдома і містять вбудований в мембрану зоровий пігмент *родопсин*, який у більшості комах походить із запозичених з їжі каротиноїдів. Під дією світла родопсин перетворюється на метародопсин, що викликає збудження ретинальної клітини. Отже світло проходить крізь кришталик і кристалічний конус омаїдїя, потрапляє на рабдом і викликає появу нервового імпульсу.

У комах розрізняють *аппозиційні*, *оптико-суперпозиційні* та *нейро-суперпозиційні* очі. В *аппозиційних* очах, які властиві більшості денних комах, рабдом розташований впритул до кристалічного конусу і тому отримує тільки те світло, що спрямоване точно вздовж осі омаїдїя, а решта світла поглинається пігментними клітинами. Світло, що потрапляє на окремі омаїдїї *суперпозиційних* очей, сприймається в різний спосіб. У властивих нічним і сутінковим комахам *оптико-суперпозиційних* очей пігменти здатні мігрувати по клітинах залежно від рівня освітлення, а рабдом віддалений від конусу. Унаслідок світло між кристалічним конусом і рабдомом може прямувати по спеціальних прозорих волокнах, а також поширюватися на сусідні омаїдїї. Таким чином, в оптико-суперпозиційних очах на рабдоми потрапляє світло, яке надходить від кількох сусідніх кристалічних конусів. Такі очі є чутливішими, але дають дещо розфокусоване зображення.

Оптоволоконний принцип роботи є дуже характерним для складних очей комах. Саме він дозволяє пояснити, як працюють зігнуті ретини деяких мошок та жуків, або спіральні закручені ретини мурашок.

Нейро-суперпозиційні очі властиві деяким двокрилим, які швидко літають (наприклад, дрозоділі). Як і в апозиційних очах, омаїдїї в них повністю ізольовані пігментами від сусідніх омаїдїїв, проте окремі рабдомери ретинальних клітин не стикаються в центрі омаїдїя, а залишаються ізольованими двома центральними рабдомерами (такий рабдом називають відкритим). Аксон від кожної периферичної ретинальної клітини прямує до сусіднього омаїдїя, де він об'єднується в один нерв з аксоном, що передає інформацію про ту ж саму точку простору. Внаслідок такої доволі складної схеми перерозподілу інформації, що надходить від різних омаїдїїв, забезпечується реалізація *концепції ретинотопії*, що діє і в людини, відповідно до якої просторова організація картини, що сприймається, передається проекціями зорових нейронів у головному мозку у вигляді тотожної зорової мапи.

Первинний *аналіз зорової інформації* про наявність і рівень освітлення може відбуватися на рівні ретинальних клітин комах. Аксони зорових нейронів прямують до зорових часток переднього відділу головного мозку — протоцеребрума, де здійснюється обробка інформації (див. розділ 9.2

«Будова гангліїв»). Одним із головних параметрів, які використовують комахи для аналізу зображення, є мерехтіння. У протоцеребрумі комах знайдено асоціативні нейрони, які вибірково реагують на окремі ознаки зорового стимулу — розмір, форму, характер руху або забарвлення предмету. Зокрема, у багатьох комах є нейрони, які реагують на рух тільки в одному напрямку. У метеликів є нейрони, які збуджуються при русі об'єктів певного кольору. Можна виділити три асоціативні центри протоцеребрума, на рівні яких формується своє зображення об'єкту (див. розділ 9.2 «Будова гангліїв»). Рівень сучасних знань в галузі нейробіології комах є таким, що для деяких модельних об'єктів вчені здатні розшифрувати і змодельовати зображення на усіх ланках зорового аналізатору.

Те, як комахи сприймають рух, часто вивчають за їхньою *оптомоторною реакцією* (ОМР), якою є компенсаторний поворот усього тіла або тільки голови у відповідь на обертання оптичного оточення. Традиційно ОМР у комах вивчають за допомогою смугастого циліндра, який обертається навколо арени з твариною; за таких умов комаха повертається на нерухомій арені у напрямку руху циліндра. Симулювати рух можна й послідовним освітленням оматидіїв променями, які спалахують із певним фазовим зрушенням. Наприклад, у кімнатної мухи можна запустити ОМР, якщо такими променями освітити два рабдомера в одному оматидії — це стає можливим через наявність в мухи нейросуперпозиційних очей. Ізольований темний об'єкт приваблює багатьох комах (наприклад, мурашок), які, ймовірно, сприймають його як укриття. Наближення темного диску запускає *посадковий рефлекс* у комах, що летять (вони витягують передні ноги вперед), а різке затінення — *тіньовий рефлекс*, який проявляється в спробі втекти або зачаїтися.

Личинки комах із повним перетворенням можуть мати *латеральні вічка*, або *стеми* — групи поодиноких оматидіїв, кількість яких є невеликою (1–30) і, як правило, більшає після линяння. Будова латерального вічка відрізняється у різних комах, але завжди кожний оматидій в ньому має від кількох одиниць до кількох тисяч сенсорних нейронів. Функції латеральних вічок принципово не відрізняються від функцій фасеткових очей: личинки сприймають ними мерехтіння темних і світлих плям, проте гусениці метеликів також здатні відрізнити предмети за розміром, формою і забарвленням.

Дорсальні вічка, або *оцелі* властиві переважно тим кохам, які добре літають, і використовуються як допоміжні органи зору на додаток до фасеткових очей. Можуть бути наявні три розміщених трикутником дорсальних вічка, або два вічка — праве та ліве. У кожному вічку може бути до кількох сотень зорових нейронів. Аксони зорових нейронів прямують на спеціальні невеликі оцелярні ганглії, в яких контактують з невеликою кількістю асоціативних нейронів (отже зорові нейрони дорсальних вічок належать до вторинних рецепторів). Оптична система вічка дає досить чітке

зображення предметів, але дивним є те, що на рівні сітківки це зображення виявляється повністю розфокусованим. Функції дорсальних вічок остаточно не з'ясовані, але вчені припускають їхню участь в оцінці освітленості та її змін, орієнтаційних реакціях і фототаксисі, розпізнаванні лінії горизонту тощо.

8.6 Особливості зору та зорової орієнтації в просторі. Конструкція фасеткових очей є такою, що образ об'єкту формуються із багатьох точкових зображень, які надходять до мозку від окремих омаїдіїв. Якщо об'єкт надто великий і розташований близько, його контури сприймаються важче і не розпізнаються комахою. Великі віддалені предмети комахи сприймають як розмиті плями з нечіткими контурами. *Гострота зору* комах, тобто здатність розрізнити дві точки на певній відстані, залежить від щільності розміщення омаїдіїв та їхніх кутових розмірів. Щоб дві точки не зливалися в одну пляму, вони мають потрапити в поле зору принаймні двох омаїдіїв, розділених принаймні одним омаїдієм, який «не бачить» жодну із цих точок. Тому у комах з великими не щільно розташованими омаїдіями гострота зору є нижчою ніж у комах з дрібними й щільно розміщеними омаїдіями. Фасеткові очі через свою конструкцію не здатні до *акомодації*, тобто фокусування на різних фокальних відстанях. Комах можна назвати вкрай короткозорими тваринами: далекі предмети вони сприймають як нечіткі розмиті плями, а із наближенням до об'єкта — розрізняють все більше й більше його деталей.

Мухи, бджоли і метелики здатні розрізняти *форму предметів* і обирати більш привабливі без попереднього навчання: вони воліють сідати на фігури із складним контуром, відрізняючи їх від простих фігур — трикутника, квадрата чи кола. Принаймні деякі комахи оцінюють і загальний обрис предмета, і ступінь розчленування його контурів. Нещодавні дослідження показали, що бджоли вміють розпізнавати обличчя людей і тримають їх у пам'яті принаймні упродовж двох днів.

Багато комах використовують Сонце для орієнтації в просторі. Сонячне світло утворене світловими хвилями, кожна з яких коливається у своїй певній площині, яка спрямована перпендикулярно до напрямку поширення світла (нехай фізики вибачать за такий надто механістичний опис коливання вектору напруженості електричного або магнітного полів). Набір хвиль теплового випромінення є випадковим, тому сонячний промінь в космосі не має певного кута поляризації (його не мають також звичайні лампи накаливання та люмінесцентні лампи). Під час просування крізь атмосферу, світлові хвилі сонячного світла фільтруються: частина з тих, що мають певний кут коливання, відбивається. Отже сонячний промінь, що потрапляє на поверхню Землі, має певний кут поляризації — світло стає частково або повністю поляризованим. Поляризація світла змінюється також після відбиття від неметалевої поверхні, наприклад, від води. *Сприйняття поляризованого світла* є добре відомою особливістю багатьох членистоногих,

здебільшого тих, які живуть у гніздах і тому мають добре орієнтуватися в просторі (наприклад, жуки-гноїовики та мурашки). Ця властивість комашиного зору дозволяє орієнтуватися за Сонцем навіть тоді, коли воно повністю сховане хмарами, або розпізнавати водні об'єкти. Орієнтація за площиною поляризації світла має назву *поляротаксиса*. Вважають, що в його основі лежить особливість поглинання світлових хвиль зоровими пігментами: молекули пігменту впорядковано розташовані на мембранах мікровілей рабдомерів і тому вдвічі сильніше поглинають світло, поляризоване уздовж, ніж уперек мікровілей. Припускають можливість існування й інших механізмів розпізнавання поляризації світла. Максимальну чутливість до площини поляризації світлових променів виявляють базальні клітини оматидія, які вважаються головними детекторами поляризації (див. розділ 8.5 «Органи зору і первинний аналіз зорової інформації»). У деяких комах (бабок, перетинчастокрилих, жуків, двокрилих та метеликів) тільки верхня частина ока здатна розрізняти поляризацію світла. Підтримання стабільної орієнтації відносно світлового потоку в спокої та під час руху (реакція *фототропізму*) в більшості випадків проявляється як рух в напрямку світла, або від нього, в темряву. Під час навігації комаха намагається дотримуватися певного кута падіння світла на сітківку. *Астроорієнтація*, тобто орієнтація за Сонцем, Місяцем та зірками — властива багатьом комахам і потребує існування біологічного годиннику. Тварина постійно відслідковує добовий рух астроорієнтирів (навіть в темряві) керуючись індивідуальним досвідом (тобто ця реакція не є вродженою) і, в такий спосіб, корегує свій рух по відношенню до астроорієнтирів упродовж доби.

Медоносна бджола орієнтується в просторі, використовуючи Сонце як компас. Бджола-розвідниця, що повернулася до вулика, «розповідає» своїм сестрам про положення взятку у мобілізаційному танці. Якщо взяток розташований на відстані до 100 метрів від вулика, бджола бігає (танцює) по колу. Якщо — далі, рух по колу чергується з вихляючим пробігом по прямій, причому кількість вилянь у пробігу вказує на відстань до взятку, а відхилення напрямку пробігу від вертикалі — на кут між напрямком до Сонця та напрямком від вулика до взятку. Інформація про взяток також передається через дзижчання, яке генерує бджола під час танцю, вібрацію комірок, запах рослин, який залишається на черевці, та невеликі порції нектару, яким розвідниця ділиться зі своїми родичками. Уважно стежачи за мобілізаційним танцем у вулику, можна дізнатися, до якого взятку літають бджоли саме зараз.

Розпізнавання кольорів комахами не є однаковим в межах усього видимого спектру, а відповідає максимумам поглинання хвиль, що їх мають певні зорові пігменти. В одному оматидії рабдомери із певним зоровим пігментом, розміщуються за певною схемою. Комахи з одним зоровим пігментом,

монохромати, не здатні розрізняти кольори (наприклад, терміти), з двома і трьома, *біхромати* та *трихромати*, відповідно — здатні на це (наприклад, мурашки, жуки-бронзівки, бджолині, деякі метелики). Бабки сприймають кольори тільки нижньою ділянкою ока, омаїдії в якій є помітно дрібнішими. Деякі метелики (білани та косатці) є *тетрахроматами* із дуже широким спектром розпізнавання кольорів — від ультрафіолетового до темного червоного. Мухи також добре реагують на червоне світло. Багато комах виявляють особливу чутливість до ультрафіолету — наприклад, мурашки виявляють негативний фототаксис і обирають місця, не опромінені ультрафіолетовим світлом. У самців і самок метеликів лусочки крил можуть по-різному відбивати ультрафіолет — в такий спосіб виявляється невидимий для нас (та інших хребетних тварин) статевий диморфізм. Вміння розпізнавати ультрафіолет використовується й в навігації.

Комахи мають «найшвидший» кольоровий зір серед усіх тварин. Вчені з'ясували, що джмелі обробляють зорову інформацію у п'ять разів швидше за людину, що дозволяє їм на великій швидкості перелітати від квітки до квітки в умовах розсіяного освітлення й уникати перешкод. Таку властивість джмелиного зору використали інженери фірми Nissan для створення роботів, які стежать за оточенням автомобіля і, за умови появи несподіваної перешкоди на його шляху, автоматично змінюють курс.

Перекриття полів зору правого та лівого фасеткових очей створює можливість *біноккулярного зору*. Комахи здатні не тільки оцінювати відстань до об'єкта, що є характерним для багатьох хижаків-засідників — богомолів, хижих водяних клопів, личинок бабок, але й визначати швидкість наближення до об'єкту та його розміри.

8.7 Терморецепція та гігрорецепція. Існування за оптимальної температури та вологості є важливою складовою виживання таких маленьких тварин, як комахи, особливо тих суспільних видів, які мешкають в гніздах (термітів, мурашок, бджіл, ос та джмелів). Рецептори температури (*терморецептори*) та вологості (*гігрорецептори*) було знайдено в усіх комах, яких досліджували з цього питання. Найчастіше вони розташовані на антенах, але можуть зустрічатися й на інших частинах тіла (наприклад, на максиллярних щупиках у американського таргана). Часто одна сенсила функціонує як термо- і гігрорецептор одночасно. Кутикулярна складова терморецепторів і гігрорецепторів може виглядати по-різному, але завжди є нерухомою сенсилою з тонкою бездірчастою кутикулою.

8.8. Магніторецепція. Деякі комахи здатні сприймати магнітне поле Землі. Найяскравіший прилад такої здібності демонструють так звані «магнітні», або «компасні» терміти *Amitermes meridionalis*, які мешкають в Північній Австралії. Ці мініатюрні соціальні комахи, довжиною всього кілька міліметрів, будують величезні, схожі на вітрила, сплюснені з боків термітники

висотою до 4 метрів і глибиною до 1 метра. Стабільність температури є необхідною умовою нормального функціонування колонії термітів. Термітник завжди спрямований точно за меридіаном, а тому його бічні поверхні добре прогріваються сонячними променями на світанку та заході Сонця, і майже не отримують сонячних променів вдень, коли існує висока ймовірність перегрівання. Природа магніторецепції комах залишається невідомою.

Питання для самоконтролю:

1. Які відчуття властиві комахам? Які з них є головними?
2. Як називаються рецептори, які сприймають подразники зовнішнього середовища?
3. Як називаються рецептори, які сигналізують про діяльність опорно-рухової системи та положення тіла комах у просторі? Як вони можуть бути побудовані і де міститися?
4. Дайте визначення сенсилі. Які головні компоненти вона має?
5. Яку функцію може виконувати трихоїдна сенсил? Чим вона відрізняється від інших типів сенсил?
6. Яку функцію може виконувати кампаніформна сенсила?
7. Що собою являє хордотональний орган? Які хардотональні органи комах Ви знаєте?
8. Чим відрізняються рецептори розтягнення від сенсил?
9. Які способи генерації звуку властиві комахам? Наведіть приклади.
10. Що собою являють фонорецептори? Наведіть приклади.
11. У чому полягає біологічне значення хеморецепторів-спеціалістів?
12. Які фоторецептори властиві комахам? Перерахуйте і наведіть приклади.
13. Які обов'язкові функціональні елементи входять до складу фоторецептора комах?
14. З яких елементів складається омаїд? Які функції вони виконують?
15. Порівняйте будову та особливості функціонування аппозиційних, оптикосуперпозиційних та нейросуперпозиційних очей.
16. Від чого залежить гострота зору комах?
17. Чи здатні очі комах до акомодатії?
18. Які параметри світлових променів здатні сприймати комах?
19. Як комах використовують свій зір для орієнтації в просторі?
20. Якими є морфологічні особливості терморецепторів та гігрорецепторів?

Рекомендована література до лекції:

- 1) Францевич Л.И. Зрительный анализ пространства у насекомых / Л.И. Францевич. — Киев: Наук. думка, 1980. — 287 с. (*Класична, прекрасно ілюстрована монографія про зір комах видатного українського вченого-морфолога*)
- 2) The evolution and development of neural superposition / E. Agi [et al.] // Journal of Neurogenetics. — 2014. — Vol. 28. — P. 216–232. (*Стаття про нейронну організацію зорового аналізатору комах, в якій особливу увагу приділено походженню та функціонуванню нейросуперпозиційних очей*)
- 3) Dyer A.G. Honeybee (*Apis mellifera*) vision can discriminate between and recognise images of human faces / A.G. Dyer, Ch. Neumeyer, L. Chittka // Journal of Experimental

Biology. — 2005. — Vol. 208. — P. 4709–4714. *(Стаття про вміння медоносної бджоли розпізнавати й запам'ятовувати обличчя людей)*

- 4) Hansson B.S. Evolution of insect olfaction / B.S. Hansson, M.C. Stensmyr // Neuron. — 2011. — Vol. 72, № 5. — P. 698–711. *(Цитологічні аспекти сприйняття запахів у комах з позиції еволюції)*
- 5) Персональна сторінка Ларса Чітки [Електронний ресурс]. Режим доступу: https://www.researchgate.net/profile/Lars_Chittka *(Персональна сторінка сучасного видатного дослідника поведінки бджолиних Ларса Чітки, на якій можна ознайомитися з його публікаціями. Дуже рекомендую)*

Лекція 9

ІНТЕГРАТИВНІ СИСТЕМИ: НЕРВОВА І ЕНДОКРИННА

Центральна нервова система комах: план будови, будова ганглію, координація роботи гангліїв, будова та функції головного мозку. Будова та функції симпатичної нервової системи. Особливості нейрохімії комах. Класифікація нейронів. Огляд основних груп інсектицидів, які порушують роботу нервової системи комах. Ендокринна система комах: нейросекреторні клітини і нейрогормони, нейрогемальні органи, ендокринні органи, головні групи гормонів. Принцип дії інсектицидів, які порушують метаморфоз комах.

9.1 План будови центральної нервової системи. Центральна нервова система (ЦНС) комах побудована за типом нервового ланцюжка, утвореного парними метамерними гангліями, які сполучені між собою парними або вторинно непарними конективами. Перші три ганглії злиті над кишечником й утворюють *надглотковий ганглій*, або *головний мозок*. Передній відділ мозку, *протоцеребрум*, має найскладнішу будову і найбільші розміри — він обслуговує органи зору і формує по боках дуже великі вирости, *зорові частки*, які впритул наближені до фасеткових очей. Другий відділ, *дейтоцеребрум*, іннервує антени. Біля основи антеннальних нервів присутні невеликі вирости, *нюхові частки*, в яких фільтрується інформація, що надходить від хемосенсорних сенсил. Від розділеного на дві симетричні частини третього відділу, *тритоцеребрума*, тягнуться нерви до верхньої губи. Тритоцеребрум також є вищим центром іннервації внутрішніх органів у комах. Навкологлоткові конективи, огинаючи кишечник з боків, прямують від тритоцеребрума до *підглоткового ганглія*, який утворюється за рахунок повного зростання трьох метамерних гангліїв голови й іннервує ротові органи та слинні залози.

Від підглоткового ганглія починається *черевний нервовий ланцюжок*, який у еволюційно давніх комах (бабок, тарганів тощо) складається з трьох грудних і восьми черевних гангліїв, кожен з яких є парним за походженням. Грудні ганглії більші за черевні, що пов'язують з іннервацією ними ніг та крил. Останній ганглій черевця також відрізняється більшими розмірами через іннервацією ним кінцевих придатків черевця — копулятивного апарату самця чи статевих органів самки, церків тощо. В межах класу можна простежити принаймні два загальні напрямки еволюційного розвитку нервової системи: (1) зростання окремих гангліїв та (2) вкорочення нервового ланцюжка. Найяскравіше ці процеси виражені в комах з компактним тілом — багатьох двокрилих, перетинчастокрилих та жуків.

У комах із неповним перетворенням ЦНС зберігає загальний план будови протягом усього постембріонального розвитку, натомість розвиток із повним перетворенням часто супроводжується докорінною перебудовою нервової

системи. Найчастіше під час метаморфозу відбуваються процеси, подібні до філогенетичних — зменшення кількості гангліїв, їхньої концентрації та як наслідок — вкорочення нервового ланцюжка. Головні етапи перебудови ЦНС під час метаморфозу відбуваються у лялечці.

9.2 Будова гангліїв. І ганглії, і конективи комах мають особливу *систему оболонок*, які ізолюють нервові клітини від гемолімфи, підтримують певний склад внутригангліонарної рідини, забезпечують вибіркове проникнення поживних речовин до нервових клітин, захищають їх від механічних пошкоджень. Зовнішня *екстранейральна оболонка* утворена клітинами жирового тіла. Внутрішня *гангліонарна оболонка* має 2 шари: зовнішній неклітинний шар має назву *нейрилема*, а внутрішній клітинний — *перинейрум*. Окрім нейронів, до складу ганглія входять гліальні клітини, які утворюють *нейроглію* і регулюють надходження певних іонів та молекул безпосередньо до нейронів. Гліальні клітини тісно прилягають до нервових клітин, а навколо товстих нервових відростків багаторазово закручуються й утворюють оболонки на кшталт шванівських клітин у хребетних тварин. Тіла гліальних клітин та нейронів розміщені під оболонками у *корковому шарі* ганглія. Усю центральну частину ганглія займає *нейропіль*, в якому тісно переплітаються відростки нейронів і зосереджені синаптичні контакти.

Головний мозок є найскладнішим відділом нервової системи комах. Він містить асоціативні центри, які, здебільшого, координують сенсомоторну діяльність комах. Структура дейтоцеребрума та тритоцеребрума відповідає схемі будови типового ганглія черевного нервового ланцюжка. Натомість у протоцеребрумі розміщені численні функціонально та анатомічно спеціалізовані асоціативні центри, які містять відростки асоціативних нейронів у *нейропіль*. Найважливішими асоціативними центрами протоцеребрума комах є *центральный комплекс*, *бічні роги*, *грибоподібні*, або *стебельчасті тіла* та *зорові частки*.

Центральний комплекс — це ділянка нейропіля в центральній частині протоцеребрума, яка, як правило, містить дві впорядковані групи нервових відростків: *центральне тіло* та *протоцеребральний міст*. Нещодавні дослідження показали, що центральний комплекс відповідає за орієнтацію комах в просторі за допомогою візуальних стимулів: він відіграє важливу роль в аналізі поляризованого світла, астронавігації, інтеграції просторової інформації для контролю руху, формуванні просторової візуальної пам'яті, контролі напрямку руху.

Бічні роги займають бічні ділянки протоцеребрума поруч із зоровими частками. Вони містять відростки нейронів, що прямують від нюхових часток дейтоцеребрума, і разом з грибоподібними тілами відповідають за обробку інформації від специфічних (наприклад, феромонних) та неспецифічних хемочутливих сенсил. У бічних рогах здійснюється інтеграція

нюхової інформації, що надходить до мозку, та формування поведінкової реакції на певні запахи.

Грибоподібні, або стебельчасті тіла за функціями можна вважати аналогом кори головного мозку ссавців, адже саме тут замикається багато умовних рефлексів, містяться центри запам'ятовування і навчання, візуальної навігації, хімічної асоціації, рухового контролю тощо. Грибоподібні тіла найкраще (і вперше) були вивчені у суспільних перетинчастокрилих. Вважають, що складність будови грибоподібних тіл пов'язана насамперед із складністю поведінки комах.

Складні грибоподібні тіла перетинчастокрилих комах виникли понад 90 млн. років тому назад у паразитичних груп і були успадковані їхніми суспільними нащадками, а отже саме паразитизм, а не суспільний спосіб життя, був причиною найбільшого ускладнення грибоподібних тіл у перетинчастокрилих комах.

Зорові частки утворюють великі бічні виступи протоцеребрума і пов'язані з фасетковими очима. В них відбуваються перші етапи інтерпретації зорової інформації. У кожній частці міститься по дві або три нейропілярні пластинки (за сучасною термінологією наближена до очей пластинка називається *медуля*, а віддалена — *лобуля*), кожна з яких, в свою чергу, складається із плетива нервових відростків та шару нервових клітин. Нервові відростки між пластинками перехрещуються, утворюючи одну або дві *хіазми*. Зорова частка зв'язана відростками з центральними ділянками протоцеребрума, грибоподібними тілами та зоровою часткою протилежного боку тіла.

9.3 Координація роботи гангліїв ЦНС та функції головного мозку. Ганглії черевця комах обслуговують або тільки власний сегмент, або свій та кілька сусідніх сегментів. Вони отримують інформацію від рецепторів і керують м'язами й придатками, які містяться в зоні іннервації, являючи собою *первинні рефлексорні центри*. Діяльність черевних гангліїв підпорядкована *вторинним рефлексорним центрам* — підглотковому ганглію і головному мозку. Ізольовані від вищих відділів ЦНС, черевні ганглії здатні підтримувати найпростіші безумовно-рефлексорні реакції. Наприклад, відтяте черевце медоносної бджоли продовжує рухати стулками жала й виділяти отруту, обезголовлена самка шовковичного шовкопряда продовжує відкладати яйця, а безголовий самець комара залишається здатним до копуляції. Запустити безумовно-рефлексорну сегментарну реакцію може один із чинників — (1) сигнал з мозку, (2) збудження рецептору, або (3) гормон.

Специфіка реакцій, що відбуваються в грудних гангліях, зумовлена іннервацією ними локомоторних придатків — ніг та крил. У пейсмейкерних

нейронах² грудного ганглія виникають ритмічні збудження, які передаються на рухові нейрони ножних м'язів і викликають ходильні рухи ноги. Ізольований грудний ганглій здатний самостійно керувати рухами окремої ноги, проте ходіння вимагає узгодженої дії усіх шести ніг, тому цей доволі складний локомоторний акт здійснюється тільки за умови збереження зв'язку між грудними гангліями. Політ комах можна запустити двома послідовними рефlekсами — відриванням ніг від субстрату (рефлекс Френкеля) та обдуванням голови та основи крил. Ритм коливання крил задають пейсмейкерні нейрони в грудних гангліях, а контролюють — рецептори антен, органи зору та, у двокрилих, дзигчальця.

Головний мозок та підглотковий ганглій можуть виступати і як первинні, і як вторинні рефлeкторні центри. Як *первинні рефлeкторні центри*, вони обслуговують придатки голови, які входять до зони їхньої іннервації — ротові органи та антени. Як *вторинні рефлeкторні центри*, ганглії голови здатні гальмувати або збуджувати сегментарні рефлекси, або комбінувати їх в складні рухові акти. Гальмівна система міститься в протоцеребрумі та, можливо, в грибоподібних тілах, і пригнічує всі рефлекси грудних та черевних гангліїв. Система, що збуджує, має два центри — у підглотковому ганглії та центральному комплексі протоцеребрума.

Серед інших важливих функцій мозку є такі:

- контроль періодів активності та спокою за участю «біологічного годинника», який, ймовірно, міститься в протоцеребрумі;
- регулює рефлeкторні реакції та узгоджує їх між собою;
- формує інстинкт із послідовних рефлексів;
- регулює трофічну поведінку комах, зокрема, запускає інстинктивні реакції, спрямовані на пошук їжі;
- запускає складніші інстинкти: наприклад, стимуляція грибоподібних тіл самця червоної кобилки викликає повну картину шлюбної поведінки навіть за відсутності самки;
- зумовлює здатність до навчання, тобто формування умовних рефлексів на основі набутих та успадкованих поведінкових програм. Варто зазначити, що за здатністю до умовно-рефлeкторної діяльності деякі комах (зокрема, бджоли) перевершують щурів і наближуються до собак та мавп.

9.4 Симпатична нервова система. Симпатична нервова система іннервує внутрішні органи і представлена *стоматогастричною системою*, а також *тулубовим та каудальним відділами непарного нерва*.

Стоматогастрична система міститься в районі головного мозку і передньої кишки. Вона утворена кількома непарними гангліями (фронтальним, потиличним, вентрикулярним), які зв'язані між собою і з головним мозком

² Пейсмейкером називають нейрон, який генерує імпульси без стимуляції.

нервами і конективами. Головною функцією стоматогастричної системи є іннервація передньої кишки і серця. Зі стоматогастричною системою тісно пов'язані ендокринні залози — кардіальні і прилеглі тіла (див. розділ 9.7 «Ендокринна система комах»).

Тулубовий відділ представлений передньою частиною непарного нерва, який тягнеться уздовж черевного нервового ланцюжка між його конективами. Тулубовий відділ іннервує дихальця у такий спосіб, що імпульси, які передаються нервом, викликають скорочення дихальцевих м'язів. Задня частина непарного нерва розпадається на дві гілки, що іннервують задню кишку і статеві органи, і складає *каудальний відділ* симпатичної нервової системи. Окрім перелічених функцій, непарний нерв регулює роботу скелетної мускулатури. Його вищим асоціативним центром є тритоцеребрум.

9.5 Особливості нейрохімії комах і класифікація нейронів. Високий рівень організації ЦНС комах знаходить своє відображення у різноманітті нейроактивних сигнальних речовин, серед яких окрім ацетилхоліну є біогенні аміни (допамін, гістамін, серотонін, октопамін), амінокислоти (гама-аміно-масляна кислота, глютамат) та пептиди (адіпокінетичний гормон, проторакотропний гормон, FMRFамід, FLRFамід). За функціями ці речовини поділяють на (1) *нейротрансмітери*, або *медіатори*: хімічні передавачі сигналів між нейронами, або нейронами та ефекторами, (2) *нейромодулятори*: речовини, які впливають на роботу синапсів у певній тканині, групах клітин або у певних синапсах, та (3) *нейрогормони*: схожі на медіатори речовини, які виділяються в гемолімфу безпосередньо або через особливі нейрогемальні органи (докладніше про них йдеться у розділі 9.7 «Ендокринна система комах»). Функції конкретних речовин можуть відрізнятися залежно від їхньої локалізації — одна і та ж речовина може працювати як нейрогормон, нейромодулятор або нейротрансмітер залежно від свого оточення.

Нервові клітини комах бувають чотирьох типів:

- *чутливі нейрони* є біполярними або мультиполярними: вони поширюють збудження від рецепторів в напрямку до ЦНС,
- *рухові*, або *мото-нейрони* є уніполярними: вони поширюють збудження в напрямку від ЦНС до ефекторів,
- *вставні*, або *інтер-нейрони*, як правило, є уніполярними: вони цілком з усіма своїми розгалуженнями містяться всередині гангліїв та конектив і передають сигнали між нейронами,
- *нейросекреторні* клітини можуть проявляти типові для нейронів функції генерації та передачі сигналів, але також здатні синтезувати, транспортувати по аксону і виділяти назовні нейрогормони — речовини, які виконують функції гормонів (див. розділ 9.7 «Ендокринна система комах»).

Особливий тип інтернейронів комах складають *гігантські аксони* — нейрони великого діаметру і довжини, які без синаптичних перемикачів проводять збудження вздовж усього черевного нервового ланцюжка аж до головного мозку. Гігантські аксони відрізняються високою швидкістю проведення сигналу і відіграють важливу роль в інтеграції нервової діяльності й формуванні деяких рефлексів.

У американського таргана *Periplaneta americana* гігантські аксони зв'язують останній черевний ганглії з підглотковим ганглієм і мозком. При дії повітря або звуку на механорецептори черків виникають імпульси, які прямують по гігантських аксонах до грудей (тут перемикаються на рухові нейрони м'язів ніг) та до мозку (до рухових нейронів антен). Унаслідок цього обдування черок викликає у таргана дві блискавичні рефлексорні реакції — втечу та орієнтувальні рухи антен (див. розділ 8.2 «Механорецептори і механорецепція»).

Кількість нейронів у мозку комах зазвичай складає від сотень тисяч до кількох мільйонів, що приблизно відповідає кількості нейронів у дрібних представників безхвостих амфібій і є набагато меншою, ніж у людини, яка має біля 100 млрд. нейронів.

Нейробіологи тварин використовують простий індекс, який ілюструє ефективність роботи нервової системи: поведінковий репертуар ділять на кількість нейронів у головному мозку. Виявляється, цей індекс для дрозофіли є більшим, ніж для людини, а отже попри свої дрібні розміри головний мозок комах працює дуже ефективно.

9.6 Принцип дії та застосування інсектицидів, які впливають на роботу нервової системи комах. Передача імпульсу в центральних синапсах комах здебільшого здійснюється за участі нейротрансмітера *ацетилхоліна* та двох ферментів: *холінацетилази*, яка бере участь в синтезі ацетилхоліна, та *холінестерази*, що руйнує ацетилхолін після того, як він подіяв на постсинаптичне нервово волокно.

Багато *інсектицидів антихолінестеразної групи* пригнічують холінестеразу і спричиняють нейротоксичний вплив. Це призводить спочатку до «перезбудження» нервових клітин (ця фаза супроводжується судомами і паралічем), потім синаптична передача повністю вимикається і комаха гине. Природними інсектицидами антихолінестеразної дії є *піретрини*, які за хімічною природою становлять собою складні ефіри і містяться у схожих на ромашку квітках багаторічних складноцвітих трав роду *Pyrethrum*, які зараз відносять до роду *Tanacetum* (Пижмо). Найбільше піретринів міститься в ромашці далматській *Tanacetum cinerariifolium*, що росте в Африці. Синтетичні аналоги піретринів (наприклад, ціперметрин, перметрин) називаються *піетроїдами*. Піретрини належать до інсектицидів контактної

дії³, які швидко окислюються на повітрі, особливо під дією ультрафіолету. Піретроїди, в цілому, є стабільнішими сполуками. Піретрини та піретроїди вважаються менш токсичними для теплокровних тварин, ніж багато інших інсектицидів, тому що вони швидко руйнуються в зовнішньому середовищі, не розчиняються у воді й мають низьку леткість. Ці сполуки використовують для боротьби із побутовими шкідниками, як то комарами й тарганами, вони входять до складу багатьох інсектицидних спіралей і аерозолів. Перметрин входить до складу препаратів для боротьби з вошами. Деякі піретроїди (наприклад, циперметрин) використовують для обробки сільськогосподарських культур, наприклад, картоплі та інших культур відкритого ґрунту, іноді у комплексі із фосфорорганічними інсектицидами. Через перелічені вище особливості, ці сполуки краще використовувати надвечір у хмарну погоду. Суттєвим недоліком піретроїдів є їхній вплив на корисних комах (зокрема, бджіл) та, як правило, низька ефективність у боротьбі із мешканцями ґрунту. Про належність інсектициду до групи піретроїдів свідчить його закінчення на “-трин” або на “-валерат”.

Хлорорганічні сполуки, ХОС (дихлордифенілтрихлорметилметан, або ДДТ, гексахлоран, альдрин) — це здебільшого контактні інсектициди з тривалою післядією і широким спектром дії. При потраплянні в організм комах, вони впливають на нервову систему і перешкоджають проходженню нервових імпульсів. Отруєння комах супроводжується тремором і паралічем. Попри свою високу ефективність у боротьбі з комахами-шкідниками, ХОС є дуже стійкими, часто не піддаються біохімічному розкладанню, спричиняють кумулятивний ефект, відрізняються високою токсичністю і тому заборонені у багатьох країнах з розвиненою економікою. Поряд із прямим отруєнням людини, використання цих речовин може викликати забруднення водойм та загибель риби, здійснити канцерогенний та тератогенний вплив на людину.

Фосфорорганічні сполуки, ФОС, є менш токсичними інсектицидами й використовуються для боротьби з постільними клопами (карбофос), шкідниками продовольчих запасів (малатіон), в лісівництві, сільському господарстві та на промисловості (діазінон, хлорпірифос). У світі існує тенденція до заміни фосфорорганічних інсектицидів безпечнішими піретроїдами.

Неонікотинοїди — це новий клас інсектицидів, які впливають на роботу ЦНС комах. З кінця 20 століття вони є найуживанішими в світі інсектицидами, які застосовуються в сільському господарстві. Найвідомішим представником цього типу інсектицидів є *імідаклоприд*. Він блокує нікотинергічні нейронні шляхи (нікотинові ацетилхолінові рецептори), викликаючи параліч, а згодом — і загибель комах. Неонікотинοїди належать до системних інсектицидів: вони проникають в усі тканини і рідини рослини. Їх широке застосування вважають одним із головних чинників масової

³ Інсектициди контактної дії потрапляють в організм комах через покриви.

загибелі бджолиних колоній по всьому світі. Наразі використання неонікотиноїдів заборонено в багатьох країнах світу.

9.7 Ендокринна система комах. Елементами *ендокринної системи* комах є: (1) *нейросекреторні клітини*, (2) *ретроцеребральний комплекс*, (3) *проторакальні залози* та (4) *перисимпатичні*, або *перивісцеральні органи*.

Нейросекреторні клітини — це нейрони, які виділяють речовини (*нейрогормони*), які діють на віддалені тканини. Нейрогормони безпосередньо виділяються в гемолімфу або попередньо накопичуються в особливих *нейрогемальних органах*. Спектр дії нейрогормонів надзвичайно широкий: наприклад, *бурсикон* викликає склеротизацію кутикули після линяння (див. розділ 2.4 «Линяння»), *діуретичний гормон* регулює баланс води в організмі, *гіперглікемічний гормон* регулює рівень трегалози в гемолімфі тощо. Нейросекреторні клітини можуть зустрічатися в усіх гангліях ЦНС, але найбільші групи їх містяться в протоцеребрумі (наприклад, попереду центрального комплексу і в бічних його ділянках) та в тритоцеребрумі — вони пов'язані нервами з кардіальними тілами (див. далі). Поодинокі нейросекреторні клітини зустрічаються в зорових частках протоцеребруму, підглотковому ганглії, гангліях черевного ланцюжка та у вісцеральній нервовій системі.

Ретроцеребральний комплекс міститься позаду головного мозку та утворений парними *кардіальними і прилеглими тілами*, які у деяких комах можуть зливатися. *Кардіальні тіла* більшості комах здатні накопичувати та виділяти в гемолімфу нейрогормони, отримані від нейросекреторних клітин головного мозку, тобто функціонувати як нейрогемальні органи (у багатьох комах — це головні нейрогемальні органи), а також виробляти власні гормони. Вони регулюють енергетичний обмін в організмі шляхом виділення *адіпокінетичного гормону*. Також кардіальні тіла у відповідь на чинники зовнішнього середовища виділяють *проторакотропний гормон*, який активує проторакальні залози (див. далі) й запускає процес линяння (у метеликів проторакотропний гормон виділяють прилеглі тіла; див. далі). *Прилеглі тіла* розташовані поруч з кардіальними тілами, з якими зв'язані нервами. Вони синтезують *ювенільний гормон*, який на личинкових стадіях затримує метаморфоз, а в імаго — стимулює розвиток гонад.

Проторакальні залози містяться в задній частині голови або в передньогрудях і продукують *екдизон*, або *гормон линяння*, який контролює процеси метаморфозу і линяння. Проторакальні залози найкраще розвинені у личинок і лялечок, але на початку імагінальної фази дегенерують. Синтез екдизона запускається проторакотропним гормоном (див. вище).

Перисимпатичні, або перивісцеральні органи містяться поряд з гангліями або на конективах черевного нервового ланцюжка і пов'язані з непарним нервом.

Це нейрогемальні органи, які виділяють в гемолімфу нейрогормони нейросекреторних клітин черевного нервового ланцюжка.

9.8 Принцип дії інсектицидів, які порушують метаморфоз комах.

Ювенільний (гонадотропний) *гормон*, для якого відомо шість природних форм — це терпеноїдна сполука, яку виробляють прилеглі тіла (див. вище). В серії експериментів було показано, що видалення прилеглих тіл у личинок і, як наслідок, припинення секреції ювенільного гормону, призводить до прискорення метаморфозу і появи карликових імаго, а імплантація прилеглих тіл від молодших личинок до старших, навпаки, гальмує перетворення на імаго і стимулює появу додаткових личинкових стадій. У низці послідовних линянь секреція ювенільного гормону поступово зменшується і різко загальмовується на останній личинковій стадії. Таким чином, ювенільний гормон є антагоністом екдизона (див. вище) — він стимулює ріст та розвиток личинкових структур і затримує метаморфоз. Зниження концентрації ювенільного гормону в тілі личинки одночасно з секрецією екдизона ініціює линяння і метаморфоз.

Синтетичні *аналоги ювенільного гормону*, або *ювеноїди* (метапре, гідропрен тощо) порушують нормальний розвиток комах. Під дією інсектицидів цієї групи рівень ювенільного гормону в личинці комах не знижується, і внаслідок цього вона не може перетворитися на імаго. Особливостями дії ювеноїдних інсектицидів є такі: (1) вони діють тільки на личинок, (2) виявляють високу специфічність та (3) низьку токсичність для людини, (4) не викликають формування резистентності у комах. Застосовуються ювеноїди проти кровосисних комарів (для винищення личинок у водоймах), шкідників сільськогосподарських культур та шкідників харчових продуктів тощо.

У деяких вищих рослин виявлені антагоністи ювенільного гормону — *прекоцени*, які гальмують розвиток прилеглих тіл (див. вище) та викликають передчасний метаморфоз личинок комах, безпліддя і аномальне протікання діпаузи. Прекоцени та їх синтетичні аналоги вважаються новою перспективною групою інсектицидів.

Питання для самоконтролю:

1. Опишіть план будови ЦНС комах.
2. Які головні тенденції можна простежити в еволюції ЦНС комах?
3. З яких відділів складається головний мозок комах? Які структури іннервують ці відділи?
4. Де містяться і які функції виконують грибоподібні тіла?
5. З яких відділів складається симпатична нервова система комах?
6. Назвіть типи нейронів і їхні морфологічні особливості у комах.
7. Що собою являють і які функції виконують гігантські аксони?
8. Яким є принцип дії інсектицидів антихолінестеразної групи?
9. Яким є принцип дії інсектицидів — аналогів ювенільного гормону?
10. З яких елементів складається ендокринна система комах?

11. Який гормон продукують прилеглі тіла? Якою є дія цього гормону?
12. Який гормон синтезують проторакальні залози? Якою є його дія?
13. Що собою становлять нейрогемальні органи? Які структури у комах виконують нейрогемальну функцію?
14. Де містяться і яку функцію виконують нейросекреторні клітини у комах?
15. Де синтезуються і які функції виконують бурсикон, екдізон і ювенільний гормон у комах?

Рекомендована література до лекції:

- 1) Giurfa M. Cognition with few neurons: higher-order learning in insects / M. Giurfa // Trends in Neurosciences. — 2013. — Vol. 36, № 5. — P. 285–294. *(У статті аналізується, як комахи проявляють здатність до складних форм навчання, маючи головний мозок з невеликою кількістю нейронів)*
- 2) Adamo S.A. Do insects feel pain? A question at the intersection of animal behaviour, philosophy and robotics / S.A. Adamo // Animal Behaviour. — 2016. — Vol. 118. — P. 75–79. *(У статті розглянуто сучасні уявлення про сприйняття болі комахами)*
- 3) Tomsic D. Insect Neurobiology: An Eye to Forward Motion / D. Tomsic, J. Theobald // Current Biology. — 2017. — Vol. 27, № 21. — P. R1156–R1158. *(Сприйняття простору і руху мухою-дрозофілою)*
- 4) Heinze S. Maplike representation of celestial E-vector orientations in the brain of an insect / S. Heinze, U. Homberg // Science. — 2007. — Vol. 315. — P. 995–997. *(Про аналіз поляризованого світла в центральному комплексі протоцеребрума сарани)*
- 5) An anatomically constrained model for path integration in the bee brain / T. Stone [et al.] // Current Biology. — 2017. — Vol. 27. — P. 3069–3085. *(Про те, як проекції нейронів медоносної бджоли формують картину її пересування в просторі)*
- 6) Heinze S. Unraveling the neural basis of insect navigation / S. Heinze // Current Opinion in Insect Science. — 2017. — Vol. 24. — P. 58–67. *(Про нейробіологічні аспекти навігації комах)*
- 7) Pfeiffer K. Organization and functional roles of the central complex in the insect brain / K. Pfeiffer, U. Homberg // Annual Review of Entomology. — 2014. — Vol. 59, № 1. — P. 165–184. *(Оглядова стаття про будову та функції центрального комплексу протоцеребрума комах)*
- 8) Класифікація інсектицидів [Електронний ресурс]. Режим доступу: <https://ipmworld.umn.edu/ware-intro-insecticides> *(Вибрані глави з книги про інсектициди, в яких наведено класифікацію інсектицидів та стислу характеристику їх хімічного складу, сфери застосування та механізму дії)*
- 9) The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids / Edited by J.C. Choe, B.J. Crespi. — Cambridge University Press, 1997. — 541p. *(Збірка оглядових статей про різні аспекти соціальної поведінки комах та павукоподібних)*

ТЕМИ ДЛЯ САМОСТІЙНОГО ОПРАЦЮВАННЯ

1. Огляд сучасних рядів комах: діагноз, морфо-біологічна та екологічна характеристика, життєвий цикл, поширення, еволюція, практичне значення.
2. Головні етапи еволюції комах.
3. Різноманіття способів живлення та типів ротових органів комах.
4. Типи локомоторних органів та способи локомоції комах.
5. Політ комах.
6. Огляд морфо-анатомічних та поведінкових адаптацій представників різних рядів комах до різних способів живлення.

ТЕМИ ДЛЯ РЕФЕРАТІВ

1. «Біологічні годинники» комах.
2. Соціальні комахи.
3. Взаємодія рослин і рослиноїдних комах.
4. Комахи-запилювачі.
5. Комахи-паразитоїди.
6. Комахи-шкідники культурних рослин.
7. Комахи-шкідники продуктових запасів.
8. Комахи-переносники захворювань людини і свійських тварин.
9. Комахи-збудники захворювань людини.
10. Промислові комахи.
11. Комахи як агенти біологічного методу боротьби зі шкідниками.
12. Комахи як модельні організми для досліджень.
13. Комахи в біоніці.
14. Їстівні комахи та комашине фермерство.
15. Екологічна роль комах в наземних та прісноводних екосистемах планети та України.
16. Сучасні проблеми охорони комах в світі та в Україні.

РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА

- 1) Ecology of Insects: Concepts and Applications, 2nd Edition / M.R. Speight, M.D. Hunter, A.D. Watt. — Wiley-Blackwell, 2008. — 640 p. *(Книга являє собою вдало збалансований огляд теоретичних та практичних аспектів сучасної науки про екологію комах)*
- 2) Klowden M.J. Physiological Systems in Insects (3rd Edition) / M.J. Klowden. — Academic Press, 2013. [Електронне видання]. *(Хрестоматія сучасних уявлень про фізіологію комах, яка відрізняється доступністю викладення матеріалу і численними схематичними ілюстраціями)*
- 3) The Insects: An Outline of Entomology / P.J. Gullan, P.S. Cranston. — Blackwell Publishing LTD, 2005. — 491 p. *(Добре структурований та багато ілюстрований класичний підручник-хрестоматія з ентомології, рекомендований для студентів, аспірантів та фахівців, які працюють в галузі охорони природи)*
- 4) Бей-Биенко Г.Я. Общая энтомология. Учебник для студентов университетов и сельскохозяйственных вузов / Г.Я. Бей-Биенко. — М.: Высшая школа, 1980.
- 5) Дехтярьов М.С. Сільсько-господарська ентомологія (стислий підручник) / М.С. Дехтярьов. — Харків: Радянський селянин, 1930.
- 6) Захваткин Ю.А. Курс общей энтомологии. Учебник для студентов биологических специальностей университетов / Ю.А. Захваткин. — М.: Агропромиздат, 1986.
- 7) Росс Г.. Энтомология / Г. Росс, Ч. Росс, Д. Росс. — М.: Мир, 1985.
- 8) Тыщенко В.П. Физиология насекомых. Учебник для студентов биологических специальностей университетов / В.П. Тыщенко. — М.: Высшая школа, 1986.
- 9) Червона книга України. Тваринний світ / За ред. І. А. Акімова. — Київ: Глобалконсалтинг, 2009.
- 10) Шванвич Б.Н. Курс общей энтомологии / Б.Н. Шванвич. — М. — Л.: Советская наука, 1949.

Навчально-методичне видання

ЕНТОМОЛОГІЯ

Курс лекцій
(Електронне видання)

Укладач: Наталія Олександрівна **Матушкіна**,
кандидат біологічних наук, доцент

Редактор: Валерій Олексійович **Корнєєв**,
член-кореспондент НАН України,
доктор біологічних наук, професор