**Лекция № 3**

**РАЗВИТИЕ НАСЕКОМЫХ**

**1.Эмбриональное развитие**

Индивидуальное развитие насекомого или онтогенез можно разделить на 2 периода - развитие внутри яйца, или эмбриональное, и развитие после выхода из яйца, или постэмбриональное.

Большинство насекомых откладывает яйца. Яйцо насекомого представляет собой клетку, которая содержит ядро, протоплазму, дейтоплазму, или желток, необходимый для питания и развития зародыша. Помимо того в яйце насекомых нередко находятся симбиотические микроорганизмы, получаемые от матери через яичники (т.е. трансовариально). Яйцо снаружи покрыто хорионом - оболочкой. Хорион иногда имеет явственную микроскульптуру, которая служит надёжным признаком для различия родов и даже видов насекомых по фазе яйца. Под хорионом лежит истинная или желточная оболочка яйца. При образовании хориона остаётся отверстие микропиле, служащее для прохождения сперматозоида при оплодотворении. В яйце есть передний и задний концы, которые соответствуют положению зародыша. В яичнике передний полюс яйца направлен к голове матери, соответственно располагаются спинная и брюшная стороны яйца.

*Размеры и внешний вид* яйца разнообразны. Размер 0,02 - 0,03 мм у тли и трипсов, 8-10 мм - у саранчи. Яйца гладкие у тли, ребристые у совки, белянки, иногда снабжены крышечкой, покрыты морщинками.

*Форма яиц*. Овальные - жуки, бабочки - удлинённые, полушаровидные - совки, бутылковидные - дневные бабочки, бочковидные – клопы, имеют стебелёк - златоглазки, медяницы. Откладка яиц: по одному, группами, открыто или в субстрат, могут быть защищены, покрыты выделениями половых желез.

Эмбриональное развитие начинается с дробления ядра и передвижения образовавшихся дочерних ядер с небольшими участками протоплазмы к периферии яйца. Здесь из массы дочерних ядер образуется сплошной слой клеток - бластодерма. В дальнейшем бластодерма дифференцируется на зародышевую и внезародышевую зоны: клетки последней не участвуют в образовании зародыша, тогда как клетки зародышевой зоны начинают делиться более интенсивно и образуют с брюшной стороны яйца зародышевую полосу, которая затем выпячивается и возникает эктодерма и мезодерма.

 Развитие зародыша сопровождается бластокинезом: образуются зародышевые оболочки, отчленяются головные сегменты, грудные, брюшные. Основы внутреннего строения начинает закладываться с образованием мезодермы. Из эктодермы происходят все наружные покровы - затем ротовые и анальные отверстия, передняя и задняя кишки. Мезодерма даёт начало мышечной системе, жировому телу, спинному сосуду, оболочке половых желез.

Зародыш начинает совершать движения, захватывает воздух, жидкость из яйца, идёт разрыв хориона и зародыш, превратившийся в личинку, выходит наружу.

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

*Способы размножения****.***

Размножение у большинства насекомых сопровождается спариванием и оплодотворением, т.е. связано с участием двух полов – поэтому называется обоеполым (бисексуальным) гамогенетическим. Большинство насекомых откладывают яйца, но есть и другие способы размножения: живорождение, партеногенез, педогенез, полиэмбриония. Живорождение заключается в том, что эмбриональное развитие завершается в теле матери, поэтому вместо откладки яиц - на свет производятся личинки (тли, овод, кровососки мухи). Вылупление личинок происходит в яйцевых трубках или в процессе прохождения по яйцеводам.

**Партеногенез** - девственное размножение характеризуется отсутствием оплодотворения и наблюдается как у яйцекладущих, так и живородящих насекомых.

Формы партеногенеза:

**1. арренотокия** – из неоплодотворённых яиц развиваются только самцы;

**2. телитокия –** из неоплодотворённых яиц развиваются только самки;

**3. амфитокия** – из неоплодотворённых яиц развиваются самцы и самки.

Партеногенез может быть факультативным, постоянным и циклическим.

**Факультативный партеногенез или спарадический** проявляется непостоянно, возникает при внешних воздействиях или при определённом физиологическом состоянии яйцекладущей самки (непарный шелкопряд, тополёвый бражник).

Циклический партеногенез проявляется в правильном чередовании гамогенетического и партеногенетического размножения в годичном цикле некоторых групп насекомых. Тля осенью откладывает яйца, весной происходит отрождение партеногенетических самок. В конце летнего сезона партеногенетические самки полоноски обычно по типу амфитокии производят самцов и самок, последние спариваются, и в результате гамогенеза самка откладывает яйца. Циклический партеногенез известен также для орехотворок, галиц. Особую форму циклического партеногенеза представляют педогенез и полиэмбриония. Педогенез, или детское размножение, представляет собой партеногенетическое размножение в фазе личинки. Самки некоторых мух из семейства галлиц откладывают крупные оплодотворённые яйца. Из этих яиц вылупляются личинки, причём в яичниках каждой из них развивается от 7 до 30 яиц, из которых в теле личинки- матери в свою очередь отрождаются личинки. Они питаются в теле материнской личинки, выходят наружу и дают начало следующему поколению педогенетических личинок. К осени или с наступлением неблагоприятных условий личинки окукливаются, дают самцов и самок, и партеногенез сменяется гамогенезом. Педогенез известен у отдельных жуков и клопов. Полиэмбриония, или многозародышевое размножение, характеризуется размножением в фазе яйца. Так, у многих паразитических перепончатокрылых внутри яйца, отложенного в тело хозяина-гусеницу яблонной моли или совки-гаммы путём сложных преобразований, образуется длинная цепочка из многих десятков яиц. Из каждого яйца отрождается личинка, превращающаяся в куколку, а затем во взрослое насекомое. Яйца, откладываемые при полиэмбрионии, мелки и бедны питательным желтком. Несмотря на это зародыши получают достаточное количество пищи из полости тела хозяина.

Постоянный партеногенез по типу арренотокии типичен для общественных насекомых. У пчёл из неоплодотворённых яиц всегда развиваются самцы, из оплодотворённых - самки. Постоянный партеногенез по типу телитокии наблюдается у насекомых, не имеющих колониального образа жизни. Так, у многих червецов, трипсов, пилильщиков, некоторых наездников самцы отсутствуют, размножение всегда происходит путём партеногенеза, а из неоплодотворённых яиц отрождаются только самки.

Партеногенез играет весьма существенную роль в жизни насекомых. Благодаря партеногенезу и его модификациям резко увеличивается потенциал размножения вида: при партеногенетическом размножении значительно повышаются шансы вида на выживание при наступлении неблагоприятных условий и при расселении.

**2. Постэмбриональное развитие**

После выхода из яйца начинается *постэмбриональное развитие* насекомого. Этот период не является простым ростом и увеличением размера тела, а характеризуется переходом организма из одной фазы в другую. Такой тип индивидуального развития получил название **метаморфоз или развитие с превращением.**

Сущность метаморфоза состоит в том, что развивающаяся особь претерпевает в течение жизни существенную перестройку своей морфологической организации и особенностей биологии. В связи с этим возникает дифференциация постэмбрионального развития на 2 фазы – личиночную и взрослую. В фазе личинки происходит рост и развитие особей, в фазе имаго размножение и расселение. В других случаях между этими фазами возникает промежуточная фаза – куколка. Различают 2 основных типа метаморфоза - неполное и полное превращение. Неполное превращение или **гемиметаморфоз**  3 фазы - яйцо, личинка, имаго. Личинки похожи на взрослых (сложные глаза, ротовые органы, зачатки крыльев, сходный образ жизни) имагообразные. При полном (голометаморфоз) 4 фазы. Личинки вообще не похожи на взрослых, нет сложных глаз, крыльев, живут в разных условиях.

У одних есть брюшные ноги, иной ротовой аппарат, у других имеются шелкоотделительные или паутинные железы.

Видоизменения неполного превращения: а) гипоморфоз - упрощённое неполное превращение и характерно для крылатых насекомых, которые утратили крылья (вторично бескрылые вши, пухоеды, бескрылые представители саранчовых, кузнечиковых, сверчков, тараканов, палочников, сеноедов, клопов); б) гиперморфоз– усложнённый неполный цикл (алейродиды, трипсы, самцы кокцид). Появление в конце фазы личинки покоящегося состояния.

**Анаморфоз** - личинки схожи со взрослыми но имеют меньшее число брюшных сегментов, по мере развития личинки происходит нарастание дополнительных сегментов на вершине брюшка, но полное число достигает только в фазе имаго.

**Протоморфоз** – линька во взрослом состоянии, некоторое сходство личинки со взрослой фазой, но отсутствие разделения личинки на грудь и брюшко (подуры, двухвостки, щетинкохвостики).

**Гиперметаморфоз** – усложнение полного превращения (присутствие 2-х форм личинок, а иногда куколок (нарывники)).

**Фаза личинки** - сразу после выхода из яйца. Вначале светлая, после отрождения личинка бесцветная, имеет мягкие покровы. У открыто живущих насекомых личинка быстро темнеет и твердеет. Создаются стимулы питания, после переваривания остатков эмбрионального желтка и вывода экскрементов. Личинка вступает в пару усиленного питания, роста и развития. Рост и развитие сопровождаются у них периодическими линьками, сбрасыванием кожной кутикулы – благодаря линькам происходит увеличение тела и крупные его изменения. Число линек неодинаково 3 (мухи), 4-5 (клопы), 25-30 (падёнки).

После каждой линьки личинка вступает в следующую стадию, или возраст, следовательно, линьки разделяют между собой возраста личинок. В соответствии с числом линек находится и число личиночных возрастов. Определение возраста линек (необходимо для планирования сроков борьбы) проводят по следующим признакам: усики у саранчи, в увеличении размеров тела (размер ширины головной капсулы) у гусениц бабочек и личинок жуков. Личинки бывают 2 типов – имагообразные (первичные) и вторичные.

Наяды – личинки, имеющие жабры, живут в воде (стрекозы, падёнки, веснянки).

Камподеовидные - подвижные, темноокрашенные с плотными покровами и с 3 парами грудных ног, хорошо обособленной прогнатической головой (жужелицы, плавунцы, златоглазки).

Червеобразные – малоподвижные, светлоокрашенные, лишены брюшных ног.

Гусеницы имеют хорошо обособленную головную кожуру 3 пары грудных ног, 2-8 пар - брюшных.

**Фаза куколки.** Эта фаза развития метаморфоза свойственна только насекомым с полным циклом. Особенность куколки - неспособность питаться и очень часто пребывание в неподвижном состоянии. Она живёт за счёт запасов накопленных личинкой, и часто рассматривается как фаза покоя.

Внешне куколка не похожа на имаго, но имеет ряд признаков взрослой фазы: наружные зачатки крыльев, ноги, усики, фасеточные глаза и др. В фазе куколки происходит гистолиз и гистогенез.

**Гистолиз** – распад внутренних органов личинки, который сопровождается проникновением и внедрением в ткани кровяных телец – гемоцитов. Гемоциты функционируют как пожиратели клетки, т.е. фагоциты, повышенная активность которых приводит к разрушению и поглощению вещества тканей. Гистолиз захватывает мышечную систему, поэтому предкуколка становится неподвижной, оказывает влияние на пищеварительную систему, но не затрагивает нервную и половую систему, а также спинной сосуд.

**Гистогенез** – процесс создания тканей и органов имагианальной жизни. Источником для образования этих новых тканей и органов служат продукты гистолиза. Гистогенез охватывает мышечную и пищеварительную систему, перестраивая их для новых, имагинальных функций. Мышечная система перестраивается для новых форм движения для полёта, пищеварительная система – для новых видов пищи.

При гистогенезе – основную роль играют имагинальные зачатки – группы гиподермальных клеток, из которых возникают те или иные ткани и органы.

Гормон линьки - экзидон, необходимый для нормального развития личинок.

Существуют следующие **типы куколок:**

**Открытые куколки** – свободные, лишь прижатые к телу имагинальные придатки (усики, ноги, крылья), характерны для жуков.

Куколки с подвижными жвалами – используют подвижные верхние челюсти для выхода из кокона, и сами могут совершать движения (сетчатокрылые, ручейники, зубатые моли). Куколки с неподвижными жвалами не имеют возможности применять последние при выходе из кокона (жуки, перепончатокрылые, веерокрылые, многие двукрылые).

**Скрытые куколки** покрыты затвердевшей не сброшенной личиночной шкуркой, которая играет роль оболочки или ложнококона – пупарий (мухи).

**Покрытые** – имеют тесно прижатые и спаянные с телом имагинальные придатки вследствие того, что при последней линьке личинка выделяет секрет, который при затвердевании покрывает куколку твёрдой оболочкой (бабочки, божьи коровки).

Перед окукливанием некоторые личинки окружают себя коконом (шёлк, паутина). Иногда место окукливания - стебли растений, земляная колыбелька, открытое окукливание.

**Фаза имаго.**

Вышедшие из куколки насекомые имеют признаки взрослого, но первое время крылья остаются свёрнутыми. Затем расправляют крылья, покровы уплотняются и приобретают окраску вполне сформировавшегося взрослого насекомого. Во взрослой фазе насекомые не совершают линек и не способны к росту. Исключение составляют падёнки, подуры. Биологическая функция взрослой фазы состоит в расселении и размножении. Это уже функция видовой жизни и направлена на поддержание существования вида. Благодаря крыльям способность взрослых насекомых к расселению сильно возрастает, а размножение позволяет оставить потомков в новом месте.

Расселение взрослых насекомых совершается как путём активного, так и пассивного перелёта. Активные перелёты свойственны обычно крупным насекомым и наблюдается у ряда видов стрекоз, саранчовых, бабочек, жуков и имеют массовый характер. Пассивные перелёты свойственны для тлей, мух.

Переход в имаго сопровождается внешними изменениями окраски тела, увеличением у самки размеров брюшка, вследствие развития яичников, наполненных яйцами - у оплодотворённых самок термитов и муравьёв - сбрасыванием крыльев, неполовозрелая саранча - розовая, половозрелая – ярко-жёлтая.

Половой диморфизм различия между мужскими и женскими особями по ряду внешних, вторично половых признаков – по форме и размерам усиков, величине тела, различных деталях строения (жук носорог, жук олень). Самцы более подвижны, ведут более открытый образ жизни.

Полиморфизм - существование насекомых, внешне различающихся форм одного и того же вида – (муравьи, пчёлы, термиты, самцы, самки, рабочие, солдаты). Половой полиморфизм контролируется внутри семьи и не зависит от воздействия внешних факторов.

Экологический полиморфизм возникает под воздействием внешней среды (длиннокрылые, короткокрылые, бескрылые клопы).

Способность к размножению появляется у одних насекомых вскоре после окрыления, а у других через более или менее продолжительное время. Происходит это вследствие неодинаковой половозрелости окрылившихся особей. Некоторые насекомые после превращения в имаго имеют созревшие половые продукты и способны к спариванию и яйцекладке, не нуждаясь в дополнительном питании (гессенская муха, долгоножки, шелкопряды, коконопряды). Имаго часто неспособно питаться, однако в большинстве случаев окрылившиеся особи неполовозрелы, нуждаются в продолжительном питании и только после этого созревают для размножения. Питание в имагинальной фазе, необходимое для созревания половых продуктов, называется дополнительным. Оно может быть 5-10 дней и более. Дополнительное питание характерно для насекомых зимующих в фазе имаго, т.к. они при зимовке теряют питательный резерв жирового тела. Поэтому возникает опасность ранней весной в сильной повреждённости растений (колорадский жук, льняная блошка, клубеньковый долгоносик, майские хрущи, клопы - остроголовые). Комары весной дополнительно питаются кровью. Дополнительное питание может быть и необязательным у насекомых, которые зимовали в фазе имаго. Когда личинки жили в неблагоприятных условиях, недостаточно питались и не находили необходимых резервов, тогда взрослые нуждаются в дополнительном питании. Если жили в благоприятных условиях, то необходимость в дополнительном питании отпадает (луговой мотылёк, озимая совка).

Плодовитость насекомых бывает очень высокой, но не постоянной. Плодовитость определяется 2 факторами: 1) наследственные свойства вида (строение и величина яичников, т.е. его потенциал размножения); 2) воздействие внешней среды. Озимая совка может отложить до 1200-1800 яиц, луговой мотылёк - 800, хлебный пилильщики - 50. Матка пчёл - 3000 в день, термиты - 30000, но потенциал не всегда реализуется полностью и снижается в зависимости от погодных условий.

Весь цикл развития насекомого, начиная с фазы яйца и кончая взрослой фазой, достигшей половой зрелости, обозначается понятием поколение или генерация. Продолжительность генерации изменяется в значительных пределах и зависит от 2 основных факторов – наследственности и условий внешней среды. Некоторые виды имеют 2-5 генераций в зависимости от географической широты местности и от воздействия погоды ( тля – 10-15 генераций) в год. В соответствии с этим различают насекомых с 1-2,3- многогенерационные, иногда 1 генерация за несколько лет. Поливольтинные - много генераций в год. Моновольтинные – 1 генерация в год. С многолетней генерацией – 1 генерация длится 2-5 года. Сезонное развитие зависит от зимующей фазы. Клопы черепашки и саранча дают 1 поколение, но клопы зимуют в фазе имаго, а саранча – в фазе яйца, поэтому развитие различно.

Каждый вид может быть охарактеризован своим, свойственным ему годичным циклом жизни. Установление жизненного цикла является важнейшим в познании биологии вида, без него мы не можем планировать меры борьбы с вредителем.

Иногда годичный цикл осложняется явлениями смены поколений, временной задержкой и остановкой развития - диапаузой. Смена поколений характерна для тлей. У них одно обоеполое (гамогенетическое) поколение даёт начало многим партеногенетическим поколениям. Партеногенез у тлей приобретает форму сезонного, периодического явления и осложняется также живорождением, полиморфизмом и сменой кормовых растений.

Годичный цикл и сезонное развитие насекомых определяются 2 причинами: наследственными свойствами и воздействием внешней среды. Приспособление годичного цикла развития к местным климатическим условиям достигается с помощью диапаузы – временной задержки развития. **Диапауза** - важнейший регулирующий механизм в годичном цикле насекомых. Диапауза - состояние временного физиологического покоя и возникает в жизненном цикле как специальное приспособление к переживанию неблагоприятных условий в областях и сезонно- периодическим климатом. В умеренном климате условия благоприятные летом и неблагоприятные зимой. Диапауза обеспечивает экономное использование резервов в организме и позволяет пережить длительные неблагоприятные периоды. При диапаузе происходит задержка роста и развитие особи в течение более или менее длительного срока. Эта задержка возникла под воздействием эндокринной системы на основе нейро–гуморального регулирующего механизма. Диапауза находится под контролем тех факторов среды, которые имеют правильную сезонную периодичность (такие факторы – температура, длина дня, влажность воздуха, биохимическое состояние кормовых растений).

Зимняя диапауза - обязательна у моновольтинных насекомых. Каждый вид имеет 1 диапаузу, которая связана с определённой фазой развития: эмбриональная у саранчи, зимней пяденицы, листовёртки, личиночная – у златогузки, яблонной плодожорки, лугового мотылька, озимой совки, куколочная у белянки, капустной совки, капустной и свекловичной мух. Диапауза может быть двухлетняя и многолетняя**,** обязательная или облигатная – характерна для моновольтинных видов и обеспечивает прохождение 1 генерации в год. Необязательная (факультативная) при развитии двух и более поколений. Может быть в фазе яйца, личинки, куколки.

**Реактивация -** выход из диапаузы (воздействие пониженных и повышенных температур, повышенной влажности или сухости).

Фенология - наука о сроках развития насекомых. Фенологические наблюдения позволяют установить конкретные, ежегодно повторяющиеся явления в жизни насекомых в зависимости от условий среды. Для наглядного изображения годичного жизненного цикла того или иного вида насекомого применяются графические схемы с условными обозначениями отдельных фаз развития. Такие схемы получили название фенологических календарей.