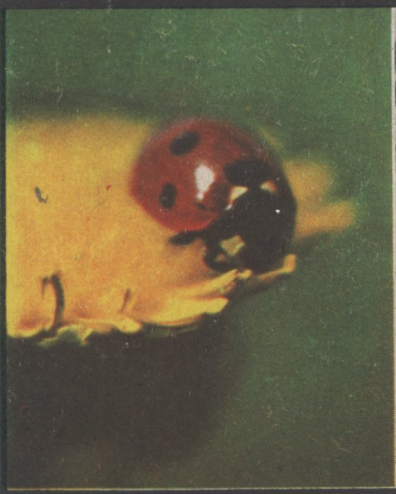
Г.В. ДМИТРІЄВ

КОМАХИ В БІОСФЕРІ



Г.В. ДМИТРІЄВ

КОМАХИ В БІОСФЕРІ

ПОСІБНИК ДЛЯ ВЧИТЕЛІВ

КИЇВ «РАДЯНСЬКА ШКОЛА» 1978

592(07)
Д53

В книге рассказывается об огромном и разнообразном мире насекомых, его значении в биосфере, об успехах и задачах энтомологии в хозяйственной деятельности человека. Рассматриваются особенности строения насекомых и реакции их на среду обитания, взаимосвязи насекомых с растениями и животными и значение насекомых в жизни человека.

Книга предназначена для учителей биологии.

Рукопис рецензували: доктор біологічних наук *В. І. Гусєв*, кандидат біологічних наук *Є. В. Семенова*, вчитель СШ № 98 м. Києва *М. Я. Куперштейн.*

Дмитріев Г. В.

Комахи в біосфері. Посібник для вчителів. К., «Рад. школа», 1978. ©

119 с. з іл. Список літ.: с. 118—119. пр. 45 к.

У книжці розповідається про великий і різноманітний світ комах, його значення в біосфері, про успіхи і завдання ентомології у господарській діяльності людини. Розглядаються особливості будови комах і реакція їх на середовище існування, взаємозв'язки комах з рослинами і тваринами і значення комах у житті людини.

Призначена для вчителів біології.

Держ. респ. б-ка
УРСР ім. КПРС

592(07)

$\text{Д}\frac{60501-218}{\text{M210(04)}-78}$ 260—78 ©Видавництво «Радянська школа», 1978

ВСТУП

Поставлені Комуністичною партією і Радянським урядом і закріплені новою Конституцією СРСР завдання раціонального використання і відтворення природних ресурсів та охорони навколишнього середовища набули великого значення у радянській біологічній науці й народному господарстві нашої країни. У розв'язанні цих завдань важливе місце займає ентомологія, оскільки в біотичному кругообігу біосфери комахи відіграють значну роль. У матеріалах XXV з'їзду КПРС підкреслена необхідність удосконалювати і зміцнювати службу захисту рослин, розвивати біологічні методи боротьби з шкідниками сільськогосподарських культур.

Ознайомлюючи учнів середньої школи з класом комах, слід підкреслювати велике значення цієї групи тварин у житті людини та в кругообігу речовин у біосфері, показувати її зв'язки в природі, вплив на неї різних факторів середовища, необхідність охорони і відтворення корисних та зникаючих видів і боротьби з шкідливими. Певний довідковий матеріал вчитель дістане з даної книжки.

Перш ніж перейти до розповіді про комах, коротко спинимося на розвитку ентомології і розглянемо деякі необхідні й широковживані в біологічній літературі терміни.

Комахи привертали увагу людини ще в глибоку давнину: адже бджільництву і шовківниц-

тву не менш як 5000—6000 років. Здавна використовувались для боротьби з рослиноїдними шкідниками хижі мурашки: про це згадується у письмових джерелах 906—1200 рр. н. е. Користь від жуків-сонечок відома людству багато століть.

Здавна комахи були ворогами свійських тварин, пошкоджували вирощувані людиною рослини, були кровососами і поширювачами небезпечних епідемічних захворювань. Але комахи і друзі людини: від них залежать розмноження і урожай рослин, корисні комахи знищують шкідливих комах; є комахи, які використовують органічні залишки, забезпечуючи повноцінність усього живого в природі.

Деякі відомості про комах і навіть їх примітивну класифікацію дає Арістотель (384—322 рр. до н. е.). В епоху Середньовіччя про них згадує лише Альберт Великий (1193—1289) — коментатор Арістотеля. З кінця епохи Відродження (XIV—XVI ст.) і особливо у XVII ст. даються факти зіткнення людини з комахами, наводяться деякі спостереження; робляться і спроби систематизувати комах (Уоттон, 1492—1555; Геснер, 1516—1565; Альдрованді, 1522—1605; Мофет, 1550—1604; Джонстон, 1603—1675). Але початок справжньому вивченню комах поклали дослідження Мальпігі (1628—1694) в Італії і Сваммердама (1637—1680) в Голландії. До середини XVIII ст. відомості про комах були уривчастими і випадковими. Лише Лінней (1707—1778) у своїй «Системі природи» відвів значне місце систематиці комах і описав понад 2000 їх видів, а Реомюр (1683—1775) залишив 6 томів «Мемуарів з історії комах». Дослідження Реомюра і «Система природи» Ліннея стали поштовхом до системного і географічного (фауністичного) вивчення комах. У наступні 150 років комахи різних регіонів Європи, Азії, Африки та Америки посилено вивчались у зв'язку з ландшафтами цих територій.

У Росії вивчення комах розпочав у другій половині XVIII ст. П. С. Паллас. Пізніше фауністичні відомості про комах поповнювали багато вчених, мандрівників і краєзнавців. У 1859 р. було засновано Російське Ентомологічне Товариство, яке відіграло велику роль у розвитку вітчизняної ентомології (тепер — Всесоюзне Ентомологічне Товариство Академії наук СРСР). У

XIX ст. в ентомології розвивається екологічний напрям, приділяється велика увага комахам-шкідникам. До 90-х років уже було зібрано великий матеріал, який визначив місце ентомології серед найважливіших біологічних наук. Російська агрономія ще в другій половині XVIII ст. добре розуміла значення комах, про що свідчать нариси і практичні рекомендації першого російського агронома А. Т. Болотова.

Завдяки бурхливому розвиткові ентомологічних досліджень XIX ст. побачили світ тритомна праця Ф. П. Кеппена «Шкідливі комахи» (1881—1883), друге видання «Курсу ентомології» М. О. Холодковського (1896). До цього ж періоду належить видання «Інстинкт і вдача комах» Ж. А. Фабра (Франція) і праця Д. Шарпа (Англія) «Комахи» (1910), яку переклав на російську мову і доповнив М. Я. Кузнецов.

У кінці XIX і на початку XX ст. значно розширюються знання про будову і розвиток комах, роблять перші кроки фізіологія та етологія, розширюється вивчення екології комах. Швидко розвиваються сільськогосподарська, лісова, медична і ветеринарна ентомологія. Виходить у світ багато праць, які не втратили значення і тепер.

Особливо швидко розвивається ентомологія в нашій країні після Великого Жовтня. Серед видатних вітчизняних ентомологів — учених, вихователів молоді, популяризаторів науки, практичних діячів післяжовтневого періоду слід назвати В. Г. Аверіна, М. М. Богданова-Катькова, Г. Я. Бей-Бієнко, М. С. Гілярова, О. С. Данилевського, Є. В. Зверезомб-Зубовського, М. Я. Кузнецова, М. М. Кулагіна, О. К. Мордвілко, Є. Н. Павловського, В. П. Поспєлова, М. М. Римського-Корсакова, А. П. Семенова-Тян-Шанського, В. М. Щеголева, Г. Г. Якобсона і багатьох інших. Вони внесли значний вклад у вітчизняну ентомологію, створили кафедри та інститути цього профілю.

Тепер ентомологія набула великого значення в багатьох наукових і практичних установах і стала обов'язковим розділом навчальних програм багатьох вищих навчальних закладів у нашій країні і в усьому світі.

Важливість і складність завдань, що виникають у процесі використання людиною природних ресурсів, вимагають глибокого розуміння історії, закономірностей

життя і значення комах у біосфері, тим більше у ноосфері.

Щоб виховувати учнів у дусі дбайливого ставлення до природи, треба глибоко розуміти роль комах у біотичному кругообігу. Учитель може показати значення тієї чи іншої групи комах (фітофаги, ентомофаги, антофіли, некрофаги, сапрофаги, копрофаги та ін.) у загальному розвитку і становленні біоценозів (у біосфері) і антропоценозів (у ноосфері).

Тут вживалися і вживатимуться терміни, які характеризують закономірності формування груп живих організмів, зокрема комах, у тому числі термін *біосфера* — оболонка Землі, яку заселяють організми, що живуть на поверхні суші, у грунті й материнській породі, у приземному шарі атмосфери й у гідросфері. Всі ці живі організми перебувають у взаємозв'язку й утворюють динамічні *угруповання,* що закономірно розвиваються і формуються на різних ділянках суші і в грунті, у товщі океану й морів. Ці ділянки — *біотопи* з властивими їм *біоценозами* (угрупованнями організмів). Угруповання організмів, що історично сформувалися внаслідок взаємодії із середовищем існування, утворюють *біогеоценози.* Під впливом господарської діяльності людини біогеоценози руйнуються, замість них виникають інші угруповання організмів — *антропобіоценози.* Останні є елементами антропогенних ландшафтів, що становлять *ноосферу.* У біосфері еволюція біогеоценозів і природних ландшафтів відбувалася стихійно — під дією біологічних факторів (біогенез). Тепер у ноосфері ми підійшли до еволюції антропобіоценозів, якою повинен керувати розум людини, тобто підійшли до періоду *ноогенезу.* Тому необхідне пізнання закономірностей еволюції комах (їх угруповань і кількісної динаміки, функціонально-біоценотичних груп) — живих істот, що досить часто визначають весь розвиток антропобіоценозів (лісокультур, парків, садів, насаджень населених територій та ін.).

1

СВІТ КОМАХ І ЙОГО ОСОБЛИВОСТІ

Комахи живуть усюди, бо всюди — на квітниках і в зелених композиціях парків, в органічних рештках, на полях і в лісах, у водоймах і в грунті, на тілі й у тілі ссавців та птахів, у гніздах і норах хребетних і безхребетних, у дерев'яних будівлях людини і в її меблях — є їжа або для їхніх личинок або для дорослих форм. Це — органічні рештки, живі (тверді і рідкі) і мертві тканини рослин і тварин, нектар і пилок квіткових рослин, міцелій і плодові тіла грибів тощо. Завдяки здатності живитися різними речовинами органічного походження комахи поширились на всій земній кулі й пристосувалися до найрізноманітніших умов існування. Комахам властиві такі морфологічні особливості, які забезпечили їм панівне становище серед членистоногих та інших безхребетних, а в багатьох випадках — і серед хребетних. Це поява крил і різноманітність механіки польоту; розвиток трахейної системи з швидким транспортуванням кисню до всіх органів, тканин і навіть клітин; наявність гемолімфи (крові), що омиває усі органи і тканини і є швидкофункціонуючою тканиною в обміні речовин; розвиток нервової системи і органів чуттів, що досягли надзвичайно високого рівня аналізу навколишнього середовища. Важливим у боротьбі за існування виявилося зменшення розмірів тіла і його ваги, кількості сегментів тіла і кінцівок з

одночасним функціональним їх удосконаленням. Інші морфофізіологічні властивості, використання комахами кожного виду в різних фазах індивідуального розвитку різноманітного середовища, виникнення гуртових і колоніальних форм, дивовижна досконалість зв'язків з усіма іншими живими організмами, використання всіх без винятку їхніх органів, тканин і навіть поглинання розсіяних хімічних елементів із водойм і грунтових розчинів зумовили прогрес тієї форми органічного життя на Землі, яку ми називаємо комахами.

Надзвичайно велика різноманітність екологічних ніш, що їх займають комахи. Протягом мільйонів років своєї еволюції комахи пристосовувалися до умов існування виникненням біологічних форм, а потім і видів. Біологічні форми і види, що виникли, не втрачали раніше набутих особливостей, які закріпилися спадково у попередніх поколіннях. Поєднання консервативності (збереження нагромаджених реакцій) з пластичністю організму — одне з дивовижних явищ, притаманних комахам. Саме тому вони й збереглись на залишках своїх попередніх місць життя, колись територіально великих у ландшафтах незайманої природи, і успішно адаптуються в умовах антропобіоценозів. Консервативність і пластичність організму комах — причина виникнення надзвичайної видової різноманітності їх і величезної кількості (біомаси) комах на планеті — мільярд мільярдів (одиниця з 18 нулями), які інколи змінюють весь біотичний кругообіг на окремих (часто — на багатьох) ділянках ландшафту тієї або іншої зони.

За останні 500 млн. років органічного життя на Землі виникало, розвивалось і зникало багато груп рослинного і тваринного світу. І лише комахи завдяки пристосуванню до багатогранного середовища, яке змінювалося, протягом майже 400 млн. років свого життя у біосфері, досягли різноманітності і дали приблизно 1,5 мільйона видів. Це приблизно в 500—700 разів більше, ніж видів птахів,— найбільшої групи хребетних на Землі. Нині комахи — це 85,7% усіх видів тварин, 87,0% — усіх безхребетних і 90,9% — усіх відомих членистоногих. Але не тільки велика видова різноманітність комах свідчить про прогресивний розвиток цього класу тварин. Специфіка контактів кожного виду з тваринним і рослинним світом, унікальні пристосувальні реакції виду і

його популяцій до природного і створюваного людиною середовища формують специфічні групи комах не тільки в різних біоценозах, а й у найменших екологічних його частинах, наприклад, на окремій рослині.

Отже, в будь-якому ландшафті (бір, діброва, плодовий сад, конюшинне поле, міський сквер, приміський ландшафтний парк, зарості верби і т. п.) формуються свої групи комах. І лише пізнання життя цих конкретних груп комах і поведінки окремих видів, що утворюють ці групи, може гарантувати успішне керування комахами, особливо в антропогенних ландшафтах і в антропобіоценозах.

Шестиногі членистоногі споживають мільйони тонн органічних речовин, які розкладаються і повертаються в природу у вигляді елементів, атомів. На кожного жителя Землі припадає приблизно 250 млн. різних комах, які поїдають рослини, що вирощує людина, і запаси продуктів харчування, є поживою для хребетних та безхребетних тварин, запилюють величезну кількість видів квіткових рослин, які дають мед, віск, шовк, чудові фарби і цілющі препарати, є санітарами в природі, підтримують і підвищують родючість грунтів, регулюють чисельність собі подібних видів і, нарешті, своїми формою, забарвленням, поведінкою і контактами з рослинами й тваринами спонукають людину пізнавати природу.

Для заселення всієї поверхні планети одним видом комах потрібно було б усього 300 днів (за умови безперешкодного розмноження). Потомство однієї мухи через 5 місяців теплої пори року досягло б майже 8 млрд. особин, навіть якщо з 20 відкладених яєць розвинулася тільки одна комаха в кожному з поколінь. У Росії вже понад 80 років тому було встановлено, що масове розмноження рослиноїдних комах (фітофагів) спричинилося знищенням лук, лісів. Звідси ці комахи переселилися на поля і в сади. Дістався тут велику кількість їжі, позбувшись своїх ворогів (птахів, комах-паразитів і хижаків), вони стали масовими шкідниками. До цього часу людина ще повністю не пізнала світ комах різних біоценозів, особливо у ландшафтах територій промислового і сільськогосподарського використання природних ресурсів.

Щоб зрозуміти світ комах, треба знати особливості будови й обміну речовин у їхньому організмі, поведінку,

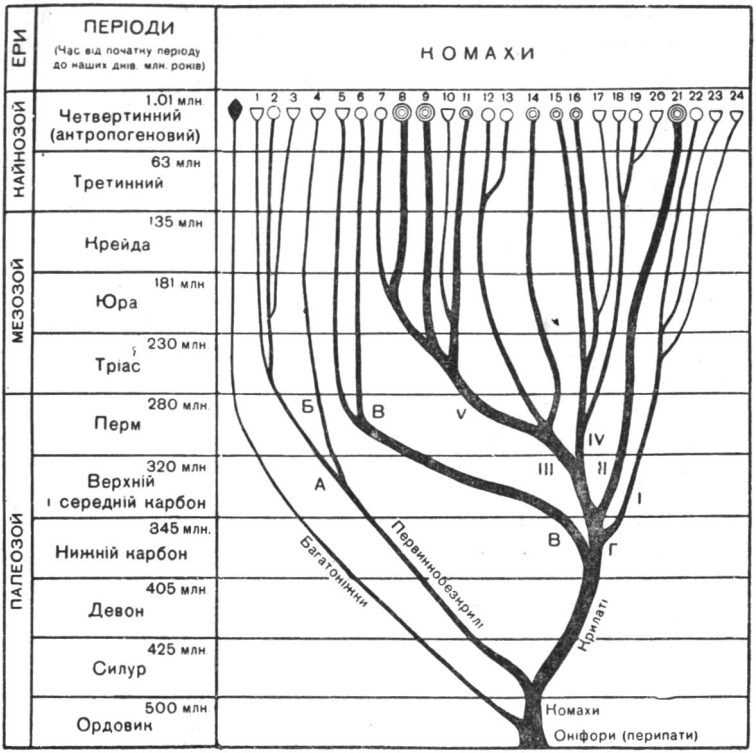
взаємозв'язок їх з рослинами і тваринами в природі й господарстві людини; необхідно уявляти значення сучасних і перспективних методів та засобів боротьби з комахами і вплив їх на все живе у ландшафті.

ІСТОРІЯ КЛАСУ КОМАХ

Хоч є багато відомостей про давнє минуле комах, цього недостатньо для розуміння світу сучасних комах у його дивовижних взаємозв'язках з рослинами і тваринами, з незвичайними морфофізіологічними особливостями. Всі групи тварин Землі виникали, досягали досконалості й приходили в занепад. Ознаки подібного занепаду характерні для більшості сучасних рядів хребетних і безхребетних. Ознак регресу в комах немає. Навпаки, нас вражає ще не розгадана здатність їх швидко адаптуватися до середовища, яке змінюється, використовувати все живе і мертве органічного походження й бути найважливішою функціонально-біоценотичною групою організмів у всіх ландшафтах усіх природних зон планети.

У процесі еволюції комахи вижили і процвітають тому, що кожен ряд, родина, рід і вид їх мають значно більше, ніж тварини інших груп, генетичних комбінацій, закодованих у генофонді. В умовах середовища, що змінюється, завжди є особини, здатні до адаптації. Комахи, які вижили, передають спадково свої переваги, а темпи розвитку комах зумовлюють швидку адаптацію. Спадкова стійкість комах проти інсектицидів переконливо свідчить про пластичність їх організму, про велику кількість спадково закріплених адаптацій.

Історія розвитку фауни суші тісно пов'язана з історією розвитку флори; історія ж флори — із змінами у земній корі й на її поверхні, із змінами океанів, морів, суші, атмосфери, теплового балансу різних частин поверхні планети; із вулканічною діяльністю; із коливанням клімату від теплого вологого до холодного посушливого; із зміною боліт пустинями, лук лісами і навпаки; із горотворенням, зледенінням, розколюваннями суші, з опусканням і підняттям материків. Усі ці й інші зміни посередньо (через рослину) і безпосередньо впливали на розвиток флори і фауни Землі протягом,



Історія і ймовірні зв'язки рядів комах (спрощена схема).

Інфракласи: А — ентогнатні, Б — тизанурові, В — давньокрилі, Г — новокрилі; надряди: I — нейроптероїдні, II — колеоптероїдні, III — ортоптероїдні, IV — геміптероїдні, V — мекоптероїдні; ряди: *1* — безвусикові; *2* — ногохвістки; *3* — двохвістки; *4* — щетинохвістки; *5* — одноденки; *6* — бабки; *7* — волохокрильці; *8* — лускокрилі; *9* — перетинчастокрилі; *10* — блохи; *11* — двокрилі; *12* — тарганові; *13* — терміти; *14* — прямокрилі; *15* — рівнокрилі хоботні; *16* — напівтвердокрилі; *17* — трипси; *18* — сіноїди; *19* — пухоїди; *20* — воші; *21* — твердокрилі; *22* — сітчастокрилі; *23* — верблюдки; *24* — вислокрилі. Кружечки з подвійними і потрійними обідками — ряди з десятками і сотнями тисяч видів, кружечки з одним обідком — від двох до дев'яти тисяч, півкружечки — від десятків до кількох сотень видів.

очевидно, більш як мільярда років, на фауну членистоногих — протягом більш як 500 млн. років (з кембрію). Усе це пережили і комахи протягом майже 400 мільйонів років (з девону і силуру).

У сучасній ентомофауні планети налічується 34 ряди комах. З 13 рядів комах, що жили в минулому, тільки

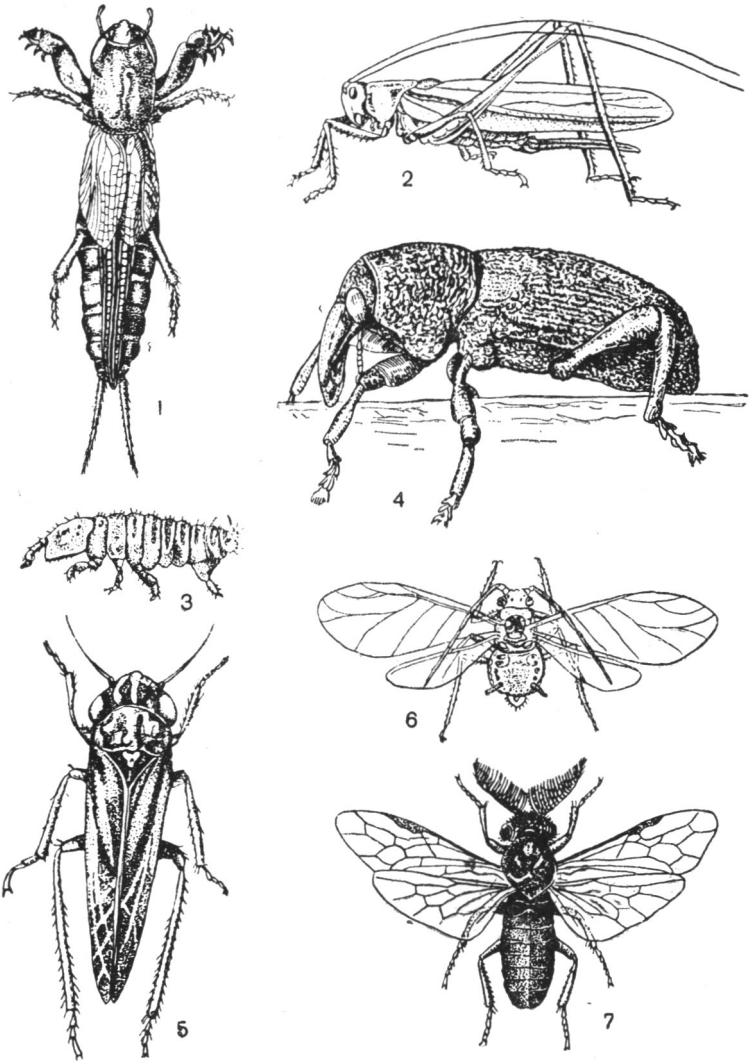
6 дали початок деяким сучасним комахам, а 7 рядів, мабуть, вимерли. У палеозої з'явилися нижчі первинно-безкрилі комахи, одноденки, бабки, таргани, веснянки, ембії, щипавки, сіноїди, рівнокрилі хоботні, твердокрилі, сітчастокрилі, вислокрилі і скорпіонниці. Крім цих рядів, у палеозої були в розквіті й вимерли в мезозої давні напівтвердокрилі, давні перетинчастокрилі й давні бабки; із новокрилих не знайдено в мезозої давніх тарганових, давніх веснянок, давніх богомолових, давніх щипавок і давніх родоначальників двокрилих. У мезозої з'явилися сучасні богомолові, прямокрилі, трипси, клопи, двокрилі, блохи, перетинчастокрилі, волохокрилі й лускокрилі. Лише в кайнозої з'являються терміти, пухоїди і воші з підкласу крилатих комах.

Зв'язки рядів і історія класу комах, подані на спрощеній схемі (с. 11), вказують на спорідненість сучасних рядів і їх вік. На схемі не дається кембрій палеозою і протерозойська та архейська ери. Можливо, в археї живі істоти і їх рештки були знищені вулканічною діяльністю Землі та величезною ерозією суші. Величезне горотворення на планеті між археєм і протерозоєм спричинило дальше знищення викопних решток. У протерозої, крім всіх цих планетарних змін, було багаторазове зледеніння, а в кінці ери повторилось велике горотворення. Це зумовило знищення живих організмів і викопних решток. Із кембрію палеозою (600 млн. років тому) вже відомі трилобіти. Лише через 100 млн. років (у ордовику) з'явились родоначальники комах — багатоніжки, які дали через 75 млн. років (у силурі) перших комах, що стали обов'язковим компонентом біотичного кругообігу на Землі, швидко завоювали панівне становище на суші і спричинили розквіт рослин і тварин. Це привело до розквіту самого класу комах.

БУДОВА КОМАХ

Незважаючи на різноманітність видів комах, на морфологічну і біологічну специфіку кожного виду, комахи мають єдину будову тіла і внутрішніх органів.

Тіло комах вкрите хітиновим панцирем — різного ступеня щільності, твердості і рухомості шкірним по-



Комахи різні в деталях і однакові в цілому:
1 — капустянка; *2* — коник; *3* — нижча комаха; *4* — довгоносик; *5* — цикада; *6* — попелиця; *7* — пильщик.

кривом, на поверхні і в порожнині якого містяться органи і тканини, що забезпечують комахам життя, розмноження і координацію зв'язків із середовищем, захищають внутрішні органи від механічного і хімічного впливу.

Панцир комах складається з гіподерми, хітину і кутикуліну. Гіподерма (внутрішній шар) виділяє на поверхню хітин і кутикулін. Тіло рухається завдяки розділенню панцира еластичними перетинками на членики (сегменти). Складається тіло комах з трьох відділів: голови, грудей і черевця.

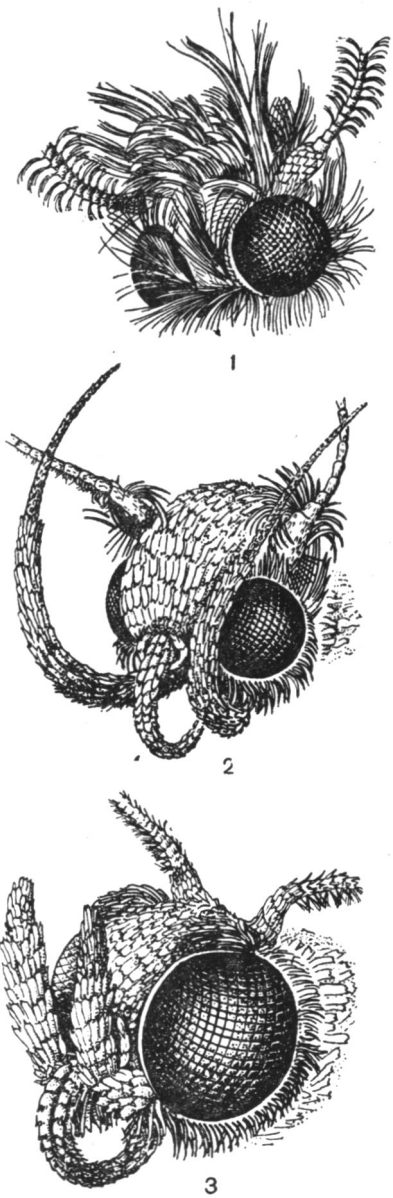
У передній частині голови міститься ротовий апарат — дивовижне за своїм поліморфізмом пристосування до поїдання різноманітних тканин рослин і тварин, продуктів їх життєдіяльності і органічних покидьків. Ротові органи комах не мають аналогів у жодному класі тварин. Вихідним типом є гризучий ротовий апарат, що складається з верхньої пластинки (губи), яка прикриває зверху верхні щелепи. Під цими щелепами розташовані нижні щелепи, прикриті знизу нижньою губою; нижні щелепи і губа мають членисті щупальця з рецепторами хімічного чуття (органи смаку). Другий тип ротового апарата пристосований до смоктання рідкої їжі без проколювання тканин, третій — також пристосований до вживання рідкої їжі, але з проколюванням тканин. Найдосконаліший ротовий апарат у мух. Ця комаха може споживати рідку, напіврідку, тверду їжу. Вона смокче, шкребе і фільтрує поживу.

У попелиць, особливо у хермесів, верхні і нижні щелепи видозмінились у довгі колючі щетинки. Усередині цих щетинок є два жолоби (канали): верхній — для смоктання їжі (або капілярного її піднімання), нижній — для нагнітання слини у клітинний сік рослин, яка змінює його густину. Ротовий апарат у хермесів довший від тіла в кілька разів.

У жука-оленя верхні щелепи перетворилися у могутні «роги», а інші частини ротового апарата пристосовані до злизування соку з дерев. Серед жуків, що мають переважно гризучий ротовий апарат, є група наривників, ротовий апарат яких утворює хоботок для живлення нектаром і пилком. У метеликів нижні щелепи дуже видовжились у хоботок, який складається під головою подібно до годинникової пружини. Проте є родина дріб-

них метеликів (зубаті молі), які мають типовий гризучий ротовий апарат. У багатьох перетинчастокрилих нижня губа з нижніми щелепами перетворилася у хоботок з язичком (на якому містяться органи смаку); зберігся і гризучий ротовий апарат, пристосований і для живлення рідкою їжею (нектаром — у пильщиків, нектаром і гемолімфою (кров'ю) хазяїна — у їздців).

Придатками голови є антени (вусики), на яких розташовані такі рецептори: хеморецептори, терморецептори, механорецептори сейсмічного і статичного чуття (рівноваги). Кількість різноманітних рецепторів на антенах коливається від кількох сотень до багатьох тисяч. Інколи антени виконують зовсім особливі функції: захоплюють повітря (у жуків-водолюбів), підтримують рівновагу (у клопа-хребтоплава), утримують самку під час копуляції тощо. На другому членику вусиків у всіх комах є джонстонів орган, призначений



Голови метеликів:
1—2 — молей; *3* — вогнівки (антени показано не повністю).

(крім сейсмічних рецепторів) для аналізу струсів і звукових коливань (подібно до звукового радара). За допомогою цього органа комахи спілкуються між собою та аналізують стан фізичного середовища (табл. 1).

На голові містяться фоторецептори — органи зору. Вони зібрані пучками із сотень і тисяч окремих фасеток. Такі очі називаються складними. Завдяки їм комахи мають широке поле мозаїчного зору, розрізняють форму, забарвлення, відстань і швидкість руху предмета, бачать поляризоване світло. Багато комах короткозорі, не реагують на червоний колір, але реагують на ультрафіолетове проміння. Бджола, наприклад, розрізняє тіні, забарвлені в кольори, які людина не бачить, розпізнає безліч відтінків білого кольору залежно від ступеня відбивання білою квіткою ультрафіолетового проміння.

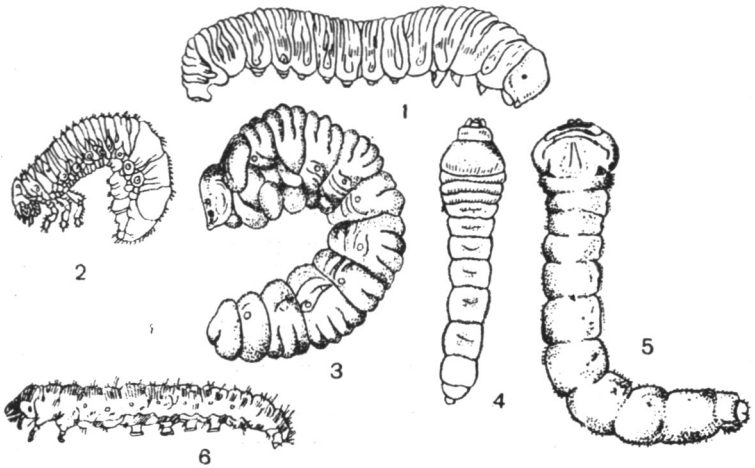
Комахи можуть орієнтуватися за сонячним компасом. Близьким до такої орієнтації є світлокомпасний рух, що пояснює прилітання комах на світло. Щоб зберігався постійний кут між променями, які радіально розходяться, і лінією польоту, комаха змушена змінювати свій шлях у бік джерела світла (вона рухається за логарифмічною спіраллю). Поміж великими складними (фасеточними) очима на верхній частині голови комах є троє простих очей. Вони, мабуть, посилюють фотореакцію складних очей.

Різноманітні рецептори є і на інших органах тіла (ногах, крилах, черевці). Вони розкидані на поверхні хітинового панцира.

У комах розрізняють такі чуття: механічне, хімічне, гігротермічне, слухове, зорове й електромагнітне.

Три пари ніг і крила на грудних сегментах зумовлюють велику швидкість і маневреність руху. У личинковій стадії комахи бувають безногими, шестиногими і багатоногими (до 8—11 пар справжніх і несправжніх ніг). Залежно від способу життя дорослі тварини можуть мати тільки рудименти крил або навіть бути безкрилими (наприклад, мурашки).

Комахи рухаються до джерела подразнення або від нього під керуванням нервової системи, пов'язаної із зовнішнім середовищем через рецептори. Органи пересування, придатки грудей, різноманітні. Окремі пари ніг можуть бути пристосовані для копання, стрибання,



Личинки комах рядів з повним перетворенням:
1 — пильщика; *2* — хруща; *3* — довгоносика; *4* — вусача; *5* — златки; *6* — метелика.

хапання, збирання (пилку квіток), чіпляння, перекочування ущільнених у кулю запасів їжі для личинок (у жуків-гнойовиків), мати пристосування для чищення тіла і змащування його виділеннями воскових залоз, побудови трубчастих гнізд із шовку залоз передніх лапок (в ембій) та ін. Органи літання не менш різноманітні. Передні і задні крила у переважної більшості видів комах різні за формою, призначенням під час літання, розміром і будовою. Комахи чотирикрилі, рідше двокрилі. Деякі групи їх вторинно безкрилі (наприклад, мурашки) або мають недорозвинені крила (наприклад, жуки майки, самки зимового п'ядуна), або друга пара крил не розвивається (у деяких жуків слоників), або перетворюється (у мух) в орган керування польотом, який дає спочатку необхідну частоту імпульсів для зльоту і потім є стабілізатором під час літання (подібно до жироскопа). Розмах крил — від кількох міліметрів у дрібних видів до 30 см у деяких південноамериканських метеликів. Різне також співвідношення

поверхні крил до поверхні тіла (24 : 1 у біланів, 3 : 1 у бражників, 4 : 1 у бджіл тощо).

Черевце також має придатки: втяжні й витяжні органи запліднення та відкладання яєць; розчленовані і нерозчленовані церки (вони виконують аеродинамічну і гідродинамічну роль, є органами чуттів, хапальним апаратом). У комах, розвиток яких пов'язаний з водою, на черевці личинок є трахейні зябра.

На грудних і черевцевих сегментах тіла дорослих комах і личинок є численні отвори вивідних протоків залоз, що виробляють пахучі, фарбуючі, воскові, обпікаючі рідкі речовини та речовини, які випаровуються і швидко тверднуть. У ротових органах містяться залози, що виділяють слину і прядильні речовини (шовк, павутину тощо).

Тіло комах не тільки вкрите зовнішнім хітиновим панцирем (скелетом). Від нього в порожнину тіла випинаються відростки і складки. У голові до них прикріплюються м'язи ротового апарата. Вони утворюють порожнини для головного мозку й глотки. У грудях до них кріпляться м'язи крил і ніг, вони підтримують передню частину кишечника і грудні вузли черевного нервового ланцюжка.

Найважливіші органи комах розташовані так: у голові — головний мозок, пов'язаний з рецепторами на вусиках, з органами зору і з ротовим апаратом, мускулатура голови, ротових органів і вусиків; у грудях — могутні м'язи органів пересування, великий нервовий вузол, що іннервує крила й ноги і зв'язаний з головним мозком, передня частина травного апарата (стравохід). У верхній (спинній) частині черевця міститься трубкоподібне серце, яке складається із кількох камер, що всмоктують і виштовхують кров; у середній — центральна частина травного апарата з різними залозами і мальпігієвими судинами, у верхівковій — складної будови гонади (органи розмноження); у нижній частині черевця — нервовий ланцюжок, що складається із нервових вузлів і пов'язаний з грудним вузлом, мозком, з усіма внутрішніми органами і з рецепторами шкірного покриву та його придатками. Порожнина черевця розділена (не повністю) двома перетинками на три частини. Одна з перетинок лежить під серцем, друга — над черевним нервовим ланцюжком. Головна, грудна і че-

ревна порожнини заповнені, а органи, що в них містяться, омиваються вільно розлитою рідкою порожнинною тканиною — гемолімфою (кров'ю). У черевці, навколо травного апарата і гонад, лежать шари пухкої тканини — жирового тіла. Менша кількість цієї тканини є в навколосерцевій і навколонервовій порожнинах. Жирове тіло нагромаджує запасні поживні речовини — резервні запаси жирів, білків і вуглеводів; вбирає продукти обміну, що надходять через мальпігієві судини (своєрідні нирки) у задній відділ кишечника; у ньому є симбіонтні бактерії і гриби, що беруть участь в обміні речовин.

Усі порожнини тіла і його придатків, жирове тіло і кров, кожний із органів пронизані й обплетені густою сіткою тонких трубочок — трахей і трахеол. Трахеоли проникають навіть усередину клітин м'язів органів пересування і серця, камер серця, гонад, жирового тіла. Трахеї відкриваються назовні з боків тіла отворами — дихальцями, які можуть рефлекторно закриватися; трахеї і трахеоли забезпечують швидке «постачання» всіх тканин і органів киснем. Таким чином, одночасне й повне омивання кров'ю всіх внутрішніх органів і тканин, швидке забезпечення їх киснем зумовлюють досконалий обмін речовин, стійкість і пластичність організму комах до факторів середовища.

Кількість окремих м'язів різна в різних комах і в різних стадіях їх розвитку — від кількох сотень до кількох тисяч. Відносна сила м'язів величезна: комахи, рухаючись, роблять зусилля, в десятки і сотні разів більші за вагу їхнього тіла. Здатність до частоти скорочень найбільша у м'язів крил. У деяких комах частота скорочень становить 1000 в секунду (діапазон — від 9 до 1000).

Мускулатура комах утворює 4 групи м'язів — головну, грудну, крилову і черевцеву.

Центральна нервова система комах складається з парних нервових вузлів — гангліїв, з'єднаних тяжами. Уся система гангліїв сконцентрована у головному мозку, у підглотковому вузлі, що іннервує ротовий апарат, в трьох або одному вузлі — в грудях і у восьми — черевних. Останні часто злиті у два-три вузли. Концентрація гангліїв у вузли розглядається, як прояв ароморфозу

(прогрес пристосованості до умов існування, що змінюються).

Симпатична нервова система регулює роботу внутрішніх органів, мускулатури і статевого апарата.

Периферична нервова система складається з нервів, що відходять від гангліїв центральної нервової системи, і симпатичної нервової системи. До периферичної нервової системи відносяться також розкидані по тілу чутливі нейрони. Центральна і симпатична нервові системи пов'язані периферичною нервовою системою з різними органами і між собою.

Таким чином, комахи мають досконалу систему сприймаючих рецепторів і високорозвинений нервовий апарат, що й зумовлює швидкі реакції (орієнтування) на сигнали зовнішнього середовища і на сигнали собі подібних. Сукупність таких реакцій називається поведінкою. Але вона обумовлена не тільки зовнішніми подразниками, а й залежить від внутрішнього (фізіологічного) стану організму та спадкової конституції виду.

ПОВЕДІНКА КОМАХ

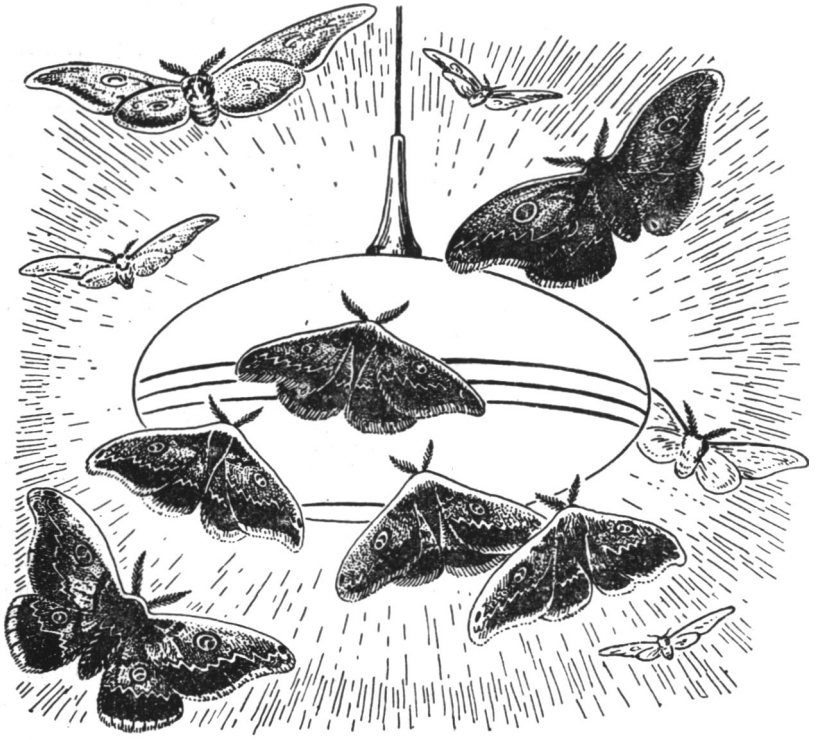
Поведінка тварин — взаємодія безумовних і умовних рефлексів. Одні з них спадкові, набуті в процесі історичного розвитку виду; другі — виробляються протягом життя популяції та особини й закріплюються спадково — під час повторних дій у ряді поколінь. Тому у видів з кількома поколіннями виникнення нових реакцій на умови середовища, що змінюються, вірогідніше, ніж у видів з річним і багаторічним циклами розвитку. Умовний рефлекс у ряді поколінь стає безумовним. Враховуючи геологічний вік комах, неважко зрозуміти причину великої їх різноманітності й не завжди зрозумілої індивідуальної та видової поведінки [1].

Внутрішні подразники, особливо гормональна діяльність, мають не менше значення в поведінці, ніж зовніш-

---

[1] Індивідуальна поведінка — вияв позитивних і негативних таксисів особини; видова поведінка — спосіб життя тимчасових (сезонних, трофічних та ін.) угруповань особин, поведінка колоніальних і гуртових видів.

ні. Вони створюють ланцюг безумовних рефлексів, у якому кожний попередній є збудником наступного. Поведінка на цій основі — інстинктивна діяльність, інстинкт. Вважається, що інстинктивна поведінка починається з дії «ключового» подразника — релізера (англ. release — випускати, звільняти). Наприклад, самка приваблює самця за сотні й тисячі метрів завдяки секретам пахучих залоз; можливо, що самці сприймають не запах, а інфрачервоне випромінювання під час коливання молекули секрета. Цей секрет і є релізером подальшої поведінки: стимулюються численні нейро-гуморальні механізми (ключове подразнення), що спричиняють спарювання, овуляцію, відкладання яєць і турботу про потомство. У мурашок кожна колонія (мурашник) має «хімічні межі» діяльності, через які «не сміє переступити» мурашка з іншої колонії. У цьому випадку релізером є специфіка хімічних міток, що їх наносять мурашки на грунт, підстилку, траву, стовбури дерев у зоні своєї колонії. Тут ключовий подразник спричиняє наступні дії «чужаків» — «обережність і повагу», що виявляються в певній поведінці. Джмелі роблять мітки на деревах, які спрямовують політ і викликають інстинкт живлення потомства. Гуртова бджола меліпона, повернувшись у гніздо, не виконує «танок про місцезнаходження та кількість нектару і пилку», як це робить медоносна бджола, а на зворотному шляху залишає секрет щелепних залоз — пахучу «нитку Аріадни», за якою і орієнтуються збиральниці. Медоносна бджола, ужалюючи ворога, виділяє секрет, що викликає в інших бджіл інстинкт негайно нападати на ворога. Смерть небагатьох бджіл (втрата жала) має для всієї сім'ї певне біологічне значення: ужалений ворог позначений і, не дивлячись на те, що він утік, стає об'єктом для нападання бджіл і з інших сімей. У деяких видів мурашок ці «секрети тривоги» спричиняють інстинктивні дії, спрямовані на врятування від ворога личинок і лялечок. Індивідуальні інстинкти: гусениця перед перетворенням на лялечку звиває собі кокон (тут релізер — поява гормонів гістолізу і гістогенезу); завдяки інстинкту комаха живиться певними частинами рослин (тут релізер — хімічне збудження). Видові інстинкти — це, наприклад, вияв турботи про потомство: побудова сховищ, заготівля їжі для ли-



У великої нічної сатурнії дуже виражений позитивний фототаксис.

чинок, паралізування здобичі, що забезпечує їжу личинці до кінця її розвитку тощо.

Дії організму на окремі джерела подразнення у комах прийнято називати *таксисами.* У комах вивчалось і вивчається понад 20 таксисів. Головні з них такі: термотаксис, фототаксис, геліотаксис, гігротаксис, гідротаксис, трофотаксис, хемотаксис, геотаксис, анемотаксис, реотаксис, тігмотаксис, менотаксис, гравітаксис, магнітотаксис, гальванотаксис і тропотаксис. Таксис може бути позитивним і негативним, приваблюючим або відштовхуючим; він може змінюватися (+ або —) залежно від зов-

нішніх умов і їх поєднань, виявлятися тільки в певних умовах. Збудження, яке надійшло, комаха може транспонувати (перекладати, перетворювати, «переказувати») своїм «родичам» специфічним повідомленням. Наприклад, бджола-розвідниця під час польоту до місця взятку орієнтується на кут між напрямом до взятку і сонцем. У вулику на вертикальному стільнику цей кут у танку розвідниці зберігається. Орієнтування за сонцем (геліотаксис), пересування під певним кутом до сонця (менотаксис) властиві багатьом комахам; перетворення менотаксису в гравітаксис, характерне тільки для вищих перетинчастокрилих.

Хемотаксис і трофотаксис. «Дозволяюча здатність» органів хімічного чуття (сюди належить і нюх) у комах майже фантастична. Орієнтування за запахом і його незмінність у струмі повітря або воді, спрямування до джерела запаху внаслідок однакового подразнення кожного вусика-антени та встановлення кута відхилення і відновлення напряму дивовижно точні.

Шукати хазяїна (жертву) паразит або хижак починає з пошуків біогопу хазяїна. Тут беруть участь термо-, гігро-, фототаксиси. Паразит «узагальнює» умови середовища і наявність жертви, «знає», заражений можливий хазяїн чи ні. У багатьох комах є парні рецептори: одні «розпізнають» неїстівні рослини, а інші — їстівні.

Термотаксис. Тут найцікавіше використання терморецепторів як дистанційних органів чуттів. Кровососи, виявивши тепло майбутніх жертв, антенами шукають точний напрям до нього. Коли цей напрям знайдено, кровосос рухається до об'єкта, додержуючи вказівок антен.

Фонотаксис. Нічні метелики сприймають сигнали кажанів, і тому можуть уникати можливості бути впійманими ними (негативний фонотаксис). Самців комарів «приваблює» характерне дзижчання самок. Самок коників і цвіркунів приваблює «спів» самців (позитивний фонотаксис разом з хемотаксисом).

Магнітотаксис, або орієнтування в напрямі силових ліній магнітного поля Землі, встановлено в різних комах. Серед них — двокрилі, хрущ, домовий усач, таргани, терміти, цвіркуни, сарана, бджоли.

До інстинктивних дій комах належить і «ефект групи» (стадність, життя колоніями) — психофізіологічна реакція окремих особин на присутність і поведінку інших

особин своєї популяції та виду. Це скупчення і міграції саранових, деяких лускокрилих, бабок, гусениць похідних шовкопрядів, личинок деяких перетинчастокрилих. Відомо, що «ефект групи» спричиняється серією реакцій, за якими відбуваються в організмі комах гормональні зміни, що впливають на зміну поведінки. Крім того, ця психофізіологічна реакція змінює швидкість розвитку, статеве дозрівання, активність і морфологічні особливості особин популяції виду. У гуртових перетинчастокрилих «ефект групи» складніший. У бджіл, наприклад, обов'язковий обмін їжею між особинами, без нього сім'я гине.

Не можна не відзначити і такого в поведінці комах, як використання знарядь: мурашки-листорізи використовують своїх личинок для будування гнізд як човники в станку для тканння; оси-сфекси і оси-амофіли утрамбовують грунт біля нірок грудочками грунту, тримаючи їх щелепами.

Слід зазначити, що комахи живуть у світі зовсім іншої інформації, ніж ссавці і людина, що їх сприймання факторів середовища і відповідні реакції на них не такі, як у хребетних тварин. Наведемо кілька прикладів. Деякі коники реагують на коливання, амплітуда яких становить половину діаметра атома водню. Тому землетрус на Далекому Сході відчувають коники на території України. Водяні жуки відчувають хвилі води заввишки до 0,00000004 мм (1/25000 мк). У багатьох двокрилих кількість сенсил (рецепторів) у крихітних дзижчальцях досягає 500 і більше. Вони сприймають атмосферний тиск і коливання повітря, мають хімічне чуття, регулюють і спрямовують політ та «впізнають» споріднені види й особини своєї популяції. Якби показати кінофільм для бджіл, то його довелося б демонструвати з швидкістю 300 кадрів у секунду (для людини — менше 30). Коники можуть відтворювати і сприймати 40—50 тисяч подвійних звукових коливань у секунду (вухо людини — від 20 до 20 000, оптимум = 1000—2000). Лапки (на них — сенсили хімічного чуття) голодного метелика барвниці у 200 разів чутливіші до цукру, ніж язик людини (якщо навіть дві грудочки цукру розчинити в 10 відрах води, метелик швидко виявить це). Крихітні залози самок багатьох метеликів виділяють запах, який зовсім не сприймається людиною, а самців цього ж виду він приваблює

з відстані від 5 до 11 км. Ці та інші подібні до них сприйняття, а також сприйняття й посилення електромагнітних хвиль відбуваються в хітиновій оболонці, пов'язаній тисячами рецепторів різного призначення з центральною нервовою системою, яка регулює роботу всіх органів і забезпечує рівновагу організму з середовищем.

РОЗВИТОК КОМАХ

Зародок у заплідненій яйцеклітині переважної більшості видів комах розвивається від кількох днів до місяця. Кількість яєць, що відкладає самка, становить, звичайно, сотні. Деякі види попелиць відкладають одне яйце, після чого самка гине. Самки термітів за 10 років життя відкладають до 100 мільйонів яєць. Матка сім'ї медоносних бджіл щодня відкладає до 3000 яєць. Розміри, форма і будова оболонки яйця надзвичайно різні і специфічні для кожного виду. Також специфічні яйцекладки і місця їх розміщення самкою. Яйця відкладаються за допомогою яйцеклада, який характеризується ще більшою різноманітністю, ніж ротовий апарат. У коників — це шаблевидний орган з двох стулок; у саранових — чотиристулковий короткий, який розсуває грудочки грунту. У цикад яйцеклад рухомий, втяжний. Він пропилює у тканинах рослин «гніздечка», куди й відкла-

Яйцеклад у рогохвоста — дивовижне пристосування для відкладання яєць.

Дубова брунько-коренева горіхотворка відкладає яйця в бруньку.

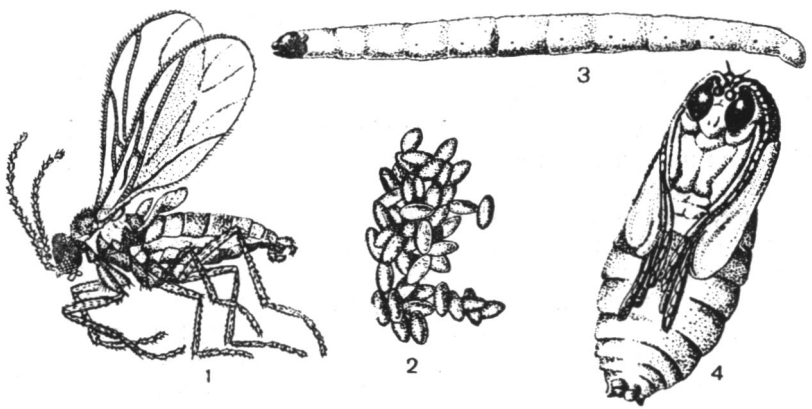
даються яйця. У пильщиків яйцеклад поєднує ознаки напилка і пилки й діє подібно до ножа. У рогохвоста — це пристосування для пропилювання деревини, виймання з пропилу тирси і відкладання потім туди яєць; після закінчення відкладання яєць увесь апарат складається у «піхви» — зовнішні стулки. Яйцеклад їздців — тонкий «хірургічний» інструмент, який вільно проникає у тваринні й рослинні тканини. По його каналу рухається майже витягнуте в нитку яйце, яке набуває нормальної форми після введення його в тіло жертви. У двокрилих, жуків і метеликів останні черевні сегменти втягнуті в середину і під час відкладання яєць випинаються у вигляді трубки, через яку і проходить дозріле яйце.

У багатьох комах є різні форми турботи про потомство, яку виявляють самки. Наприклад, яйця відкладають на поживний для личинки субстрат або всередину його; яйцекладки і личинки, що вийшли з них, охороняють; готують приміщення й їжу (листкові трубки жуків-трубкокрутів); риють нори й заглибини та створюють в них запаси їжі для личинки; влаштовують гнізда, постачають личинок спеціально підготовленою їжею рослинного й тваринного походження; для живлення личинок паралізують тварин, яких вміщують у заздалегідь підготовлені приміщення (нірки, порожнини); безперервно годують личинки та виявляють іншу турботу про них в індивідуальних (у капустянки) і гуртових житлах (у мурашок, бджіл, ос, термітів.). Слід зазначити, що, коли їжа личинки заготовляється заздалегідь, перед відкладанням яєць, самка перевіряє придатність їжі, стежить за чистотою приміщення. У гуртових комах робочі особини вентилюють приміщення, виносять личинки ближче до чистого повітря, очищають гнізда.

Ні в інших класах типу членистоногих, ні в інших типах і класах тваринного світу немає фаз індивідуального розвитку, які б так глибоко розрізнялися, як у комах (фаз з різними вимогами до умов існування, які мають різне призначення в житті кожної особини і виду в ці-

лому). У комах такими фазами розвитку є личинка, лялечка і доросла статевозріла особина (імаго). У деяких рядів комах лялечки немає, і личинка у процесі вікового линяння поступово перетворюється у дорослу особину. Таким чином, в одних комах є три фази — *яйце, личинка, імаго,* в інших — чотири: добавляється фаза зовнішнього спокою і бурхливої внутрішньої перебудови органів личинки в органи імаго — *лялечка.* Із 34 рядів класу комах 23 ряди — комахи з трьома фазами індивідуального розвитку (онтогенезу) і 11 рядів — з чотирма фазами онтогенезу. Однак за кількістю видів близько 83% — комахи з повним перетворенням (чотири фази) і понад 17% — комахи з неповним перетворенням — без фази лялечки; серед останніх 1,6% (бабки, одноденки, веснянки) у личинковій стадії пов'язані з водоймами і 0,4% — нижчі (первинно-безкрилі) комахи, в яких метаморфозу немає, або він зводиться до розвитку додаткових 2—3 члеників черевця у фазі імаго.

Рухомими, здатними до пошуку необхідних умов для життя виду є фази личинки й імаго. У фазі личинки відбуваються основне живлення і нагромадження поживних речовин. Личинка кілька раз линяє і росте, періоди між линянням називаються віком личинки. Перший



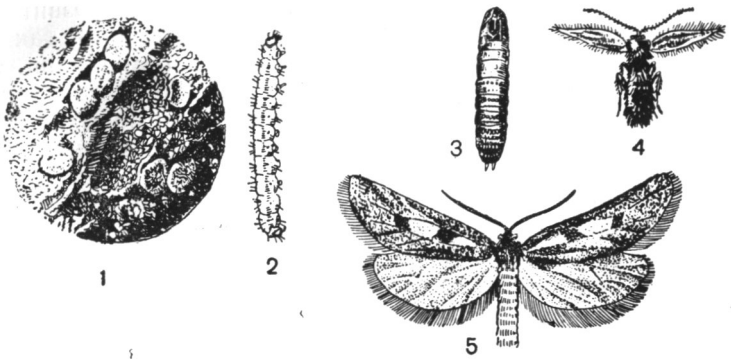
Розвиток картопляного комарика:
1 — імаго (довж. тіла до 1,9 мм); *2* — яйцекладка; *3* — личинка; *4* — лялечка.

вік — це період від виходу з яйця до першого линяння. Личинки комах з неповним перетворенням або майже нічим зовнішньо не відрізняються від імаго, або відрізняються відсутністю крил, що поступово ростуть після кожного линяння, чи різко відрізняються специфічним способом життя (водяні личинки бабок, одноденок, веснянок). Личинки комах з повним перетворенням зовсім не схожі на дорослу особину і зовні надзвичайно різноманітні внаслідок особливостей їхнього способу життя.

Комахи розселяються і розмножуються переважно в дорослому стані. Активне розселення зумовлюється різкими змінами умов існування (наприклад, нестача їжі), пасивне — пов'язане із спадковими пристосуваннями до нього (перенесення вітром, водою, хребетними тваринами, комахами і людиною). Імагінальна фаза комах з неповним метаморфозом відрізняється від личинки статевозрілістю і добре розвинутими крилами. Проте є і вториннобезкрилі форми, що зумовлено способом життя, наприклад: стерильні особини (основна маса) сім'ї термітів, тарганоцвіркуни, щипавки (ектопаразити), пухоїди і воші. У комах з повним метаморфозом, крім паразитів, що втратили крила (наприклад, блохи), дорослі особини завжди крилаті і зовсім не схожі на своїх личинок, які нагадують черв'яків, що мають ноги, або безногих, з забарвленням від однотонно блідого до строкатого і яскравого, від зовсім голих до волохатих. Голова личинок велика або маленька, але завжди добре відокремлена, інколи (у двокрилих) редукована, з небагатьма частинами ротового апарата.

Лялечки у різних груп і видів комах зовні різні і діляться на три типи: *відкриті лялечки* (у сітчастокрилих, скорпіонниць, волохокрильців, зубатої молі, перетинчастокрилих, багатьох двокрилих і більшості жуків) — з вільно притиснутими до тіла ногами, зачатками крил і вусиків, з добре вираженою головою; *вкриті лялечки* (майже в усіх лускокрилих, деяких жуків і двокрилих) — мають щільно з'єднані з тілом імагінальні додатки; *сховані лялечки* (у двокрилих) — вкриті щільною личинковою шкуркою, в середині якої лялечка відкрита. Ця шкурка називається пупарієм (від латинського *pupa* — лялечка).

У комах з неповним перетворенням у процесі еволюції і адаптації до паразитичного способу життя зникли крила і тому личинка майже не відрізняється від імаго.



Приморозкова листовійка:

1 — яйця; *2* — гусениця; *3* — лялечка; *4* — імаго самка; *5* — імаго самець.

Такий спрощений неповний метаморфоз називається *гіпоморфозом.* На відміну від нього у цій же групі є метаморфоз, у процесі якого виникає личинка, що перебуває в спокої, її називають німфою. За нею іде імаго. Цей ускладнений неповний метаморфоз називається *гіперморфозом.*

У комах з повним перетворенням — ускладнений метаморфоз (гіперметаморфоз): кілька форм личинок з різним способом життя і передлялечка (типу німфи).

Ріст і розвиток комах регулюється гормонами, що їх виділяють ендокринні залози. Екдизон (гормон линяння) регулює ріст і линяння личинки; неотенін (ювенильний гормон) гальмує метаморфоз і затримує розвиток личинки; мозковий гормон нейросекреторних клітин головного мозку контролює й активізує виділення екдизона. Коли припиняє виділятися гормон мозку, затримуються ріст і розвиток комахи. Діяльність залоз гормону линяння регулює також гормон кардіальних тіл (залоз).

Під час метаморфозу будь-якого типу розвиток комахи розпочинається з яйця і закінчується статевозрілою особиною, яка дає початок наступному поколінню. Крім статевого розмноження, комахам властиві й інші способи розмноження. Живородіння характерне для попелиць, деяких кровососів — двокрилих, тарганових, червчиків і щитівок, трипсів, жуків і мух. Їхні самки народжують не

тільки личинок, а й лялечок. Партеногенез (розвиток яйця без запліднення) властивий як яйцекладним, так і живородним комахам. У багатьох комах (наприклад, у попелиць, горіхотворок, мух-галиць) партеногенез чергується з двостатевим розмноженням. Деякі комахи розмножуються у фазі личинки (личинки мух-галиць, деяких жуків і клопів), коли в яєчниках личинки партеногенетично розвиваються яйця, а з них — личинки, які знову народжують личинок. Після кількох таких поколінь з'являються двостатеві покоління. Багатьом паразитичним перетинчастокрилим і віялокрилим властиве багатозародкове розмноження — *поліембріонія* (паразитичні перетинчастокрилі і віялокрилі), коли з відкладеного в тіло хазяїна (жертви) яйця виникає кілька десятків і сотень зародків, кожний з яких дає личинку, що завершує свій розвиток через лялечку дорослою особиною.

Залежно від кількості поживних речовин, нагромаджених під час живлення у фазі личинки, імаго для дозрівання гонад або не потребує додаткового живлення, або потребує в незначній кількості.

У дорослих комах, що живуть понад рік, відновлення діяльності гонад і яйцекладки настає з відновленням живлення. Багато лускокрилих не потребують додаткового живлення і не мають ротового апарата. Із факторів зовнішнього середовища живлення є вирішальним у потенціальній плодючості комах.

Цикл розвитку комах від яйця до статевозрілої фази може бути багаторазовим, річним, дворічним і багаторічним. Кожний вид має свій успадкований життєвий цикл, але під впливом умов багато видів змінюють його, тоді й кількість поколінь (генерацій) змінюється. До найконсервативніших належать види з однією генерацією протягом року, до пластичніших — види з кількома поколіннями на рік. Чимало видів у нашій фауні мають генерацію, яка триває від 2 до 6 років. Нарешті, у видів з відновлювальним живленням є сестринні покоління, в яких строки розвитку щодо основного покоління виду порушені. Багато видів мають розтягнуту яйцекладку. Їхні покоління важко розмежувати, тому в природі одночасно живуть усі фази розвитку виду.

Кожний вид має свій річний цикл розвитку: фази зимуючу і спокою, зміну біологічно різних поколінь, при-

скорення або гальмування розвитку личинкової фази. Значною мірою річний цикл (фізіологічний ритм) пов'язаний з тривалістю дня (фотоперіод), температурою і вологістю, з ритмом розвитку рослин, якими він живиться (особливо в одноїдних видів і тих, які живляться лише певними органами рослини), та жертв (у паразитичних комах).

У розвитку комах існує стан (у різних видів на різних стадіях розвитку) тимчасового фізіологічного спокою — *діапауза.* Діапауза може бути спадково закріпленою або спричинятися зовнішнім середовищем. В обох випадках стан діапаузи виникає під впливом дії секретів ендокринної системи. Провідним фактором, що спричиняє діапаузу, є фотоперіод — астрономічний сигналізатор про наступну зміну життєвих умов. Форми фізіологічного спокою різноманітні. Є види із сезонною і багаторічною діапаузою, з діапаузою на різних фазах розвитку. Множинність форм діапаузи — біологічний прогрес виду, удосконалення його адаптацій до середовища.

До прогресивних особливостей розвитку комах належить і їх *поліморфізм* — виникнення нових ознак як відповідь (особливо в екологічно розрізнених популяціях) на мінливість середовища. У межах сім'ї гуртових комах поліморфізм обумовлений розподілом функцій між особинами.

КЛАСИФІКАЦІЯ КОМАХ

У комах є такі еволюційні можливості формоутворення, яких не було і немає в жодному класі тваринного світу. Біомаса виду завжди гетерогенна, тому на зміну умов життя вона відповідає створенням нових форм. Гетерогенність — це результат тривалої взаємодії виду з біосферою у формі закладеної в молекулах генофонду інформації про взаємодію організму із середовищем.

Отже, вид — сукупність популяцій із спадковою схожістю зовнішньої і внутрішньої будови і фізіологічних функцій, які репродуктивно ізольовані й здатні до відтворення собі подібних, пристосовані до певних умов існування і заселяють певну територію (ареал виду). До відомих і описаних 900 000 комах щороку добавляється від 5000 до 10 000 нових видів і дійсна їх кількість, пев-

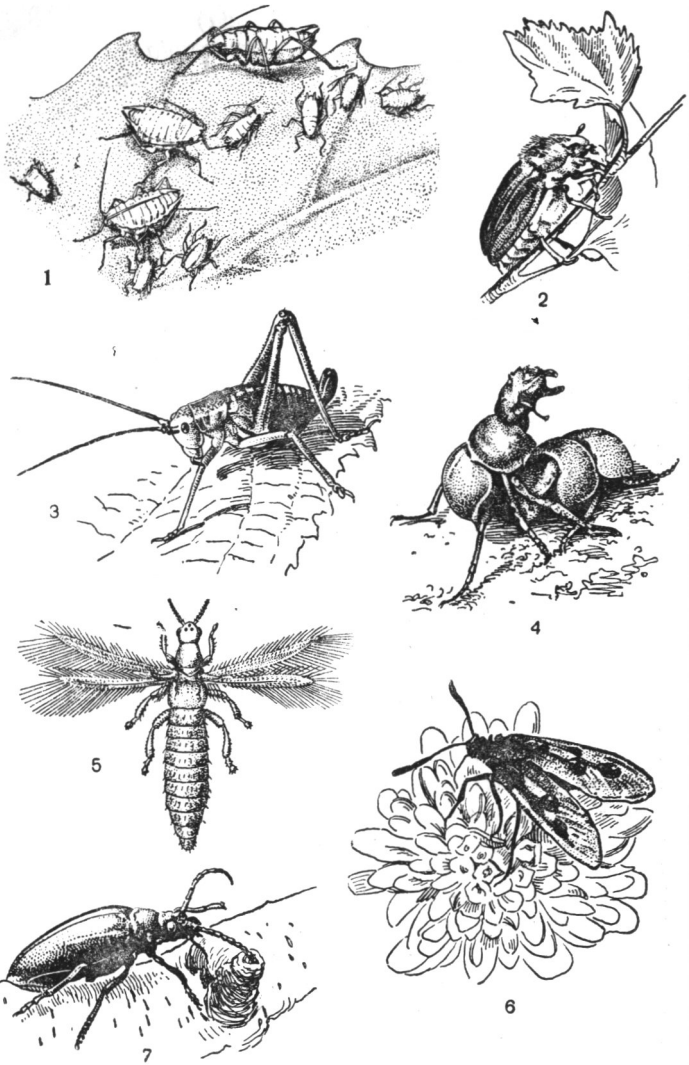
но, не менше як 1500 000. Порівняно недавно (1913) біолог Сільвестрі (Італія) виявив новий ряд — безвусикові, що складається більш як із 220 видів. У 1863 р. налічувалось 200 000 видів комах (Герштекер). Через 20 років англійський зоолог Шарп обгрунтовано стверджував, що комах на Землі від 500 000 до 1 000 000 видів. У 1890 р. він збільшив кількість видів їх до 2 000 000.

У ландшафтах вид існує окремими поселеннями особин — популяціями, екотипами і підвидами. Часто межі (біологічні, морфологічні і таксономічні) між цими формами існування виду виявити важко. Поняття «підвид» швидше географічне і морфологічне, ніж екологічне, і застосовується для видів з великим ареалом, для популяцій на протилежних межах ареалу. *Екотип* — пристосована до певного біотопу популяція виду, але схильна до значної мінливості. *Популяція* — сукупність особин виду в різних частинах його ареалу. Вся екологія виду і його мінливість проходять на рівні популяцій. Популяція складається з окремих особин, у ній виявляється генофонд виду. Саме в популяції є численні комбінації генофонду, саме тут виникають нові гени. На популяцію найсильніше впливають зовнішні і внутрішні фактори середовища, що дає змогу розглядати її як основну одиницю еволюції. На відміну від виду вона репродуктивно не ізольована від подібних до себе, і в цьому основа прогресивного розвитку виду.

Дивергенція[1] виду, що виник, в його історичному розвитку привела до родових відмінностей між популяціями, які потрапили в різні умови або віддалені географічно. Подальша дивергенція привела до ознак родин, надродин і рядів — таксонів, що впорядковують вивчення комах і розкривають причини схожості та відмінності (біологічні й морфофізіологічні) видів серед комах. В ентомологічній систематиці, крім широко вживаних і відомих таксонів,— вид, рід, родина, ряд і клас — доводиться користуватися додатковими таксонами — підродина, надродина, підряд, надряд, відділ, інфраклас і підклас.

---

[1] Еволюційний процес розщеплення монолітного, вираженого єдиною популяцією виду на багато форм, що поступово віддаляються одна від одної і стають репродуктивно ізольованими.



Представники різних рядів комах:

1 — листкові воші; *2* — хрущ; *3* — коник-пилкохвіст; *4* — кравчики; *5* — трипс тютюновий; *6* — строкатка конюшинова; *7* — вусач-тесляр.

Тепер комахи класифікуються так:

Клас — Комахи (*Insecta, Hexapoda*)

I. Підклас — первиннобезкрилі, *Apterigota*

А. Інфраклас — внутрішньороті, *Entognata*

1. Безвусикові — *Protura*
2. Ногохвістки — *Collembola*
3. Двохвістки — *Diplura*

Б. Інфраклас — щетинохвості, *Thysanurata*

4. Щетинохвістки — *Thysanura*

II. Підклас — крилаті (вищі), *Pterygota*

В. Інфраклас — давньокрилі, *Palaeoptera*

5. Одноденки — *Ephemeroptera*
6. Бабки — *Odonatoptera*

Г. Інфраклас — новокрилі, *Neoptera*

Відділ — комахи з неповним перетворенням

а) Надряд — ортоптероїдні, *Orthopteroidea*

7. Тарганові — *Blattoptera*
8. Богомолові — *Mantoptera*
9. Терміти — *Isoptera*
10. Веснянки — *Plecoptera*
11. Прямокрилі — *Orthoptera*
12. Шипавки — *Dermaptera*

б) Надряд — геміптероїдні, *Hemipteroidea*

13. Сіноїди — *Psocoptera*
14. Пухоїди — *Mallophaga*
15. Воші — *Anoplura*
16. Рівнокрилі хоботні — *Homoptera*
17. Напівтвердокрилі — *Hemiptera*
18. Бахромчатокрилі — *Thysanoptera*

Відділ — комахи з повним перетворенням

в) Надряд — колеоптероїдні, *Coleopteroidea*

19. Твердокрилі — *Coleoptera*
20. Віялокрилі — *Strepsiptera*

г) Надряд — нейроптероїдні, *Neuropteroidea*

21. Сітчастокрилі — *Neuroptera*
22. Верблюдки — *Raphidioptera*
23. Вислокрильці — *Megaloptera*

д) Надряд — мекоптероїдні, *Mecopteroidea*

24. Скорпіонниці — *Mecoptera*
25. Волохокрильці — *Trichoptera*
26. Лускокрилі — *Lepidoptera*
27. Блохи — *Aphaniptera*
28. Двокрилі — *Diptera*

е) Надряд — гіменоптероїдні, *Hymenopteroidea*

29. Перетинчастокрилі — *Hymenoptera*

Тут добре видно зв'язки (спорідненість) надрядів, відділів, інфракласів і підкласів комах. Домінують у сучасну епоху твердокрилі (19), перетинчастокрилі (29), двокрилі (28), лускокрилі (26), сітчастокрилі (21), рівнокрилі хоботні (16), напівтвердокрилі (17) і прямокрилі (11). Саме ці 8 рядів становлять 95% відомих видів комах. Проте, крім них, неабияке значення в природі й господарстві людини мають: ногохвістки (2), одноденки (5), бабки (6), пухоїди (14), воші (15), бахромчатокрилі (18) і блохи (27).

Тут не перелічено тропічні, субтропічні та ряди, які мають не більш як 10 видів комах — паличники, геміміріди, зораптери, ембії і тарганоцвіркуни. Серед відомих добре описаних видів (близько 900 тисяч) понад 81% — твердокрилі, перетинчастокрилі, двокрилі й лускокрилі (твердокрилих тут 43%); 14,5% — рівнокрилі хоботні, клопи і прямокрилі; близько 4,0% — бабки, тарганові, сітчастокрилі, терміти, пухоїди, волохокрилі, бахромчатокрилі, веснянки, одноденки і деякі інші (всього 14 рядів); близько 0,4% — двохвістки, щетинохвістки, воші, віялокрилі, верблюдки і небагато інших (усього 10 рядів). Якщо уявити собі найменший ряд верблюдки у вигляді кулі із щільно зібраних 100 його видів діаметром 1 см, то така куля з видів жуків буде діаметром до 30 м: співвідношення майже астрономічні. Кількість видів свідчить про значення ряду в біотичному кругообігу й різноманітність зв'язків ряду із середовищем.

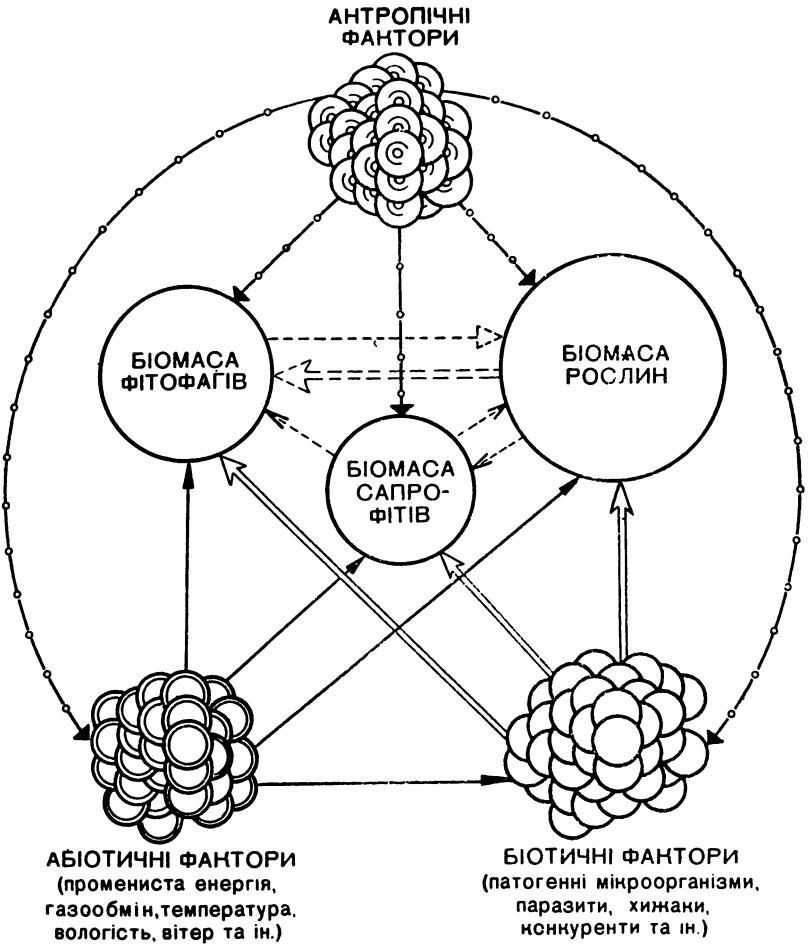
2

КОМАХИ І СЕРЕДОВИЩЕ

Збереження придатності біосфери (ноосфери) для життя людства передбачає насамперед постійне і глибоке вивчення не стільки порушень у біосфері, скільки тенденцій до них. На малюнку (с. 37) схематично показано одну з найважливіших ланок зв'язків у біосфері. Біомаса *продуцентів* взаємопов'язана з біомасою споживачів готової органічної речовини — фітофагів і використовується ними для життя. Споживачі живої органічної речовини називаються *консументами.* Тваринні консументи живляться рослинами, живими і рідше мертвими тваринами та їх покидьками. Тварини і рослини зв'язані з третьою групою живих істот, які мінералізують мертву органічну речовину,— мікроорганізмами — сапрофітами, що руйнують органічну речовину. Тому їх називають *редуцентами.* Продуценти, консументи і редуценти безперервно змінюються на кожній ділянці (біотопі) біосфери — якісно (видовий склад) і кількісно (біомаса) — під впливом абіотичних, біотичних і антропічних факторів зовнішнього середовища. З них перші дві групи факторів від дії антропічних факторів змінюють свій вплив на всі три групи живих організмів.

БІОТИЧНІ ФАКТОРИ СЕРЕДОВИЩА ЖИТТЯ КОМАХ

Живлення — основна і найважливіша форма зв'язку організмів із середовищем. Воно за-



Одна з ланок зв'язків у біосфері.

безпечує обмін речовин в організмі — використання енергії складних високомолекулярних речовин і видалення з організму непотрібних залишків. У поняття «живлення» слід включати і споживання кисню (дихання), бо в процесі окислення розпадаються високомоле-

кулярні речовини і виділяється енергія. У біосфері нашої планети є автотрофні й гетеротрофні організми. Перші використовують сонячну енергію, споживають неорганічні речовини і будують своє тіло, створюючи сполуки з великим запасом потенціальної енергії. Другі, споживаючи готову органічну речовину (тіла автотрофа, продуцента), дістають необхідні для себе сполуки, енергію. Рослиноїдні тварини (фітофаги) для м'ясоїдних є продуцентами, а ті, що живуть за рахунок продуцентів (паразити, хижаки),— консументами. Серед гетеротрофних організмів існують (крім мікроорганізмів-сапрофітів) і споживачі мертвих рослин та тварин.

Одна з центральних галузей господарської діяльності людини — виробництво продуктів харчування та інших життєво необхідних речовин. Раціональне господарство неможливе без пізнання ланцюгів живлення і їх динаміки. Тому охорона природи і поліпшення використання природних ресурсів вимагають насамперед розуміння, зберігання, регулювання і розумної зміни ланцюгів живлення в біогеоценозах і антропобіоценозах. У цих ланцюгах обов'язкові ланки з популяцій різних видів класу комах.

У біоценозах і ландшафтах переважають різні функціонально-біоценотичні групи комах [1]. Зокрема, за функціональною ознакою виділяють такі групи: рослиноїдні, або фітофаги; коренеїди, або ризофаги; короїди деревини, або ксилофаги; листоїди, або філофаги; сокоїди, або плазмофаги; нектаро- і пилкоїди, або антофіли; квіткоїди, або антофаги; насіннєїди і плодоїди, або карпофаги; грибоїди, або міцетофаги; м'ясоїдні, або зоофаги; паразити і хижаки комах та інших безхребетних, або ентомофаги; споживачі зовнішніх і внутрішніх тканин хребетних і безхребетних, або екто- й ендопаразити; кровососи, або гемофаги; мертвоїди, або сапрофаги; рослиноїдні, або детритофаги; трупоїди, або некрофаги; екскрементоїди, або копрофаги.

У різних фазах розвитку один і той самий вид комах може бути ентомофагом і антофілом (їздці), ризофагом і філофагом (хрущі, довгоносики), ксилофагом і плаз-

[1] Групи видів, об'єднані за їх діяльністю в біогеоценозах.

мофагом (жук-олень), некрофагом і антофілом (двокрилі), філофагом і антофілом (лускокрилі), значно рідше — однакові зв'язки живлення в імаго й личинки.

За характером живлення комахи поділяються на монофагів, які живляться одним видом їжі, олігофагів,— кількома схожими видами їжі, та еврифагів, здатних живитися різноманітною їжею. Між цими групами немає чітких меж, тому доводиться говорити про вузьку монофагію — стенофагію; про широку всеїдність — пантофагію і просту всеїдність — поліфагію. Спеціалізація живлення посилює або послаблює конкуренцію видів у біоценозі: стено- і монофагія ослаблює конкурентні відносини між видами. Проте для монофагів необхідні синхронність їх розвитку з фізіологічним ритмом рослини, наявність їжі в певні періоди розвитку монофага. Якщо ж цих умов немає, то олігофагія і, тим більше, поліфагія створюють кращі умови для процвітання виду. Але конкуренція тут посилюється, коли в біоценозі є велика кількість видів-поліфагів. Спеціалізація живлення не виключає конкуренції серед видів, які живляться одним і тим самим органом рослини. Наприклад, на листках можуть одночасно розвиватися галоутворюючі, мінуючі, сисні й листогризучі види.

Їжа — вирішальний фактор зміни чисельності популяції виду. Нею обумовлюються плодючість і виживання потомства. Спеціалізація живлення привела до формування екологічних груп за характером взаємних реакцій між рослиною і комахою-фітофагом, рослиною і комахою-антофілом, хазяїном і паразитом. Як наслідок цих реакцій виникли гали і тератози (патологічні нарости на різних органах рослин), скручені листки, міновані пагони і листя та відповідні екологічні групи: галоутворюючі комахи, листовійки і мінери.

Рослини — не пасивні джерела їжі комах. У процесі еволюції в них виробились відштовхувальні, захисні й вбиваючі комах речовини, а також такі особливості, що приваблюють антофілів. Часто комаха відкладає яйця на рослину, не придатну для живлення личинок. Тому личинка, вийшовши з яйця, гине. Трапляється, що личинка повністю завершує свій розвиток на рослині, але гормональна секреція її організму порушується незвичайним живленням, і вона не може заляльковуватися й гине; або розвиток на рослині живлення завершується цілком,

але комаха, що вийшла з лялечки, виявляється безплідною. У всіх цих випадках рослини пригнічують розмноження виду (популяції) доти, доки не виникнуть біологічні форми, здатні нормально розвиватися на даному виді їжі. Не виключена можливість виникнення й видів-двійників, особливо у стено- і монофагів.

Розмноження і виживання *консумента* (і фітофага, й ентомофага) депресують продуценти (рослини і «жертва» паразитів), що живуть в оптимальних умовах, коли їх опірність підвищена. Для вузьких олігофагів, монофагів і навіть для деяких поліфагів рослини іноземних флор — завжди недоступна або малопридатна їжа, аборигенних — на етапах свого фізіологічного ритму, що не збігається з фазами розвитку комахи-фітофага. Вимушене живлення такими рослинами призводить до різкого зниження плодючості й виживання комах, до значного зниження стійкості їх проти патогенних мікроорганізмів, паразитів і хижаків, до крайніх величин фізичних факторів середовища. Поліфаги й широкі олігофаги використовують значну кількість різноманітних видів рослин, проте тільки на небагатьох рослинах вони можуть розмножуватись у значній кількості і можуть виживати майже всі личинки.

Крім перетравлювання їжі в кишечнику, у комах поширені позакишкове травлення, коли в тіло здобичі вводяться травні соки, а потім усмоктується оброблена ними їжа, і осмотичне живлення, коли ембріони й личинки живляться порожнинною рідиною хазяїна. Якщо при осмотичному способі живлення примусово змінити їжу, можливості виникнення біологічних форм і видів-двійників у комах стають особливо великі, оскільки живлення розпочинається на дуже ранніх стадіях їх розвитку. Нарешті, багато видів рослиноїдних комах (попелиці, хермеси) у різних поколіннях мають неоднакову життєву форму. Кожна з них живиться неспорідненими рослинами. Порушення зміни або чергування режиму живлення, відсутність у біотопі рослин живлення для тієї або іншої життєвої форми комах виключають можливість заселення такого біотопу. Щоб пояснити значення живлення в житті комах-фітофагів, як ключового фактора формування ентомофаун у біотопах біосфери, наведемо кілька прикладів.

Основними рослинами живлення непарного шовкопряда у лісовій і лісостеповій зонах є дуб, береза й осика, у заплавних лісах — верба і в'яз, у гірських лісах — бук і граб, на Уралі, Саянах і в Забайкаллі — модрина, у лісах гірського Алтаю — сосна, кедр, модрина і ялиця, у горах Середньої Азії — ялина, ялиця, клен, яблуня, груша. Живлення гусениць різними рослинами позначається на плодючості самок: самки з гусениць, що живилися листям дуба і граба, відкладають 500—600 яєць, яблуні — 384, берези — 286 яєць. Розвиток гусениць (від виходу з яйця до заляльковування) триває: на дубі — 40 днів, грабі — 44, яблуні — 46, на глоді — 55 днів. Якщо непарний шовкопряд живиться липою, ліщиною, волоським горіхом, глодом, горобиною та іншими розоцвітими, барбарисом, жовтою акацією, бархатом амурським і деякими іншими, його плодючість різко знижується. Не живиться він ясеном, кленом польовим, айлантом, каркасом, бузком, бирючиною, бруслиною, софорою; на деякі з цих рослин гусінь першого віку заноситься вітром і, живлячись тут, вона гине.

Пухната стовбурна тополева попелиця оселяється на видах тополь, що мають кислий сік (pH не нижче 6,5), і не утворює колоній на деревах, pH соку яких 6,4 і нижче. На дубі звичайному оселяються 23 види горіхотворок, що утворюють гали на листках, бруньках, гілках, стовбурі й коренях. На північноамериканських видах дуба горіхотворки майже не оселяються, лише деякі види горіхотворок зрідка утворюють на них гали. Також практично не заселюються види дубів кавказької дендрофлори.

Золотогузка інколи відкладає яйця на багряник японський. Гусениці живляться, розвиваються і заляльковуються, але лялечка гине.

Озима совка відкладає 940—1700 яєць, якщо гусінь живилась лободою, і 80—290 яєць, якщо — кукурудзою. Відомий шкідник совка карадрина відкладає 1200—1700 яєць, якщо метелик живився нектаром весняних рослин, і 300—600,— якщо нектаром рослин, які цвітуть улітку.

У біотопах комахи пов'язані не тільки з рослинами, а й між собою, з тваринами біотопу і навколишніх територій, з патогенними мікроорганізмами, з грунтом і

водоймами, з людиною. Навіть група сапрофагів (сапрофітів, мертвоїдів) має велике значення у розсіюванні елементів, що засвоюються потім рослинами, а зоофаги багатогранно впливають на динаміку біомаси фітофагів і сапрофагів, на динаміку кожної з підгруп фітофагів, на антофілів, отже, і на $^3/_4$ видів квіткових рослин і тому на динаміку біомаси рослин, рослинний покрив. Коли комахи-фітофаги збільшують свою біомасу на тривалий час внаслідок споживання рослин, відбуваються глибокі, часто катастрофічні зрушення у біоценозі ландшафту.

В ентомофауні європейської частини СРСР у різних рядах класу комах зв'язки живлення надзвичайно різноманітні. У ряді перетинчастокрилих є паразити комах, антофіли, рослиноїдні, багато видів галоутворювачів, хижаки, всеїдні і нахлібники.

Серед двокрилих майже кожна родина специфічна зв'язками живлення, а багато з них складаються із родів і видів із зовсім різним типом живлення. Личинки двокрилих (мух, комарів, гедзів, оводів, мошок і багатьох інших) живуть у воді, у грунті, у тканинах живих і відмерлих рослин, у тканинах живих комах; частина комах живе відкрито на рослинах, поводиться по-хижацьки. Є багато видів сапробіонтів (сапрофагів і хижаків сапрофітів). Значну роль відіграють двокрилі — паразити багатьох комах, особливо лускокрилих. У дорослій фазі двокрилі — переважно антофіли, і їх роль у житті квіткових рослин не менша, ніж надродини бджолиних у ряді перетинчастокрилих. Багато двокрилих (комарі, гедзі) — кровососи. Немало серед них хижаків у дорослій фазі — ктирі, товкунчики, зеленушки; є екто- і ендопаразити комах, птахів і ссавців (бджолина воша, рунець овечий, оводи та ін.). Багато видів (наприклад, галиці) — галоутворювачі.

Лускокрилі у фазі гусениці — фітофаги, дорослі живляться нектаром. Багато видів у дорослій фазі не живляться. Небагато видів у фазі гусениці — комахоїдні хижаки (жертви — переважно попелиці і червиці).

Волохокрильці у дорослій фазі не живляться або злизують краплі води. Личинки їх — фітофаги і, рідше, пантофаги. Скорпіонниці, як дорослі, так і личинки, живляться мертвими речовинами тваринного походження, що розкладаються; деякі з них — хижаки. У висло-

крилок, представлених у нас лише одним видом — вислокрилкою звичайною, хижі личинки. Верблюдки — лісові й паркові комахи, які знищують попелиць і короїдів — хижаки у фазах імаго й личинки. Усі сітчастокрилі — хижаки, але в дорослої фази ротовий апарат жувальний, а в личинок — пристосований для позакишкового травлення. Він проколює тіло жертви і засмоктує перетравлений вміст її тіла.

Твердокрилі живляться вищими і нижчими рослинами, мертвою деревиною, а деякі з них — грибоїди (міцетофаги). Чимало жуків — хижаки, сапрофаги, некрофаги, антофаги і навіть ектопаразити ссавців. У багатьох родинах є різні трофічні групи видів: серед турунів (хижаків) є фітофаги; це саме характерне і для родини сонечок. У родині мертвоїдів є саркофаги, хижаки і фітофаги; у родині пістряків — хижаки і некрофаги; у родині блищанок — пилкоїди, грибоїди, сапрофаги, сокоїди, некрофаги і хижаки; у родині наривників жуки — фітофаги, а личинки — яйцеїди, хижаки і нахлібники; у родині пластинчастовусих — фітофаги, копрофаги і некрофаги; у родині стафілін домінують хижі види, але є копрофаги і некрофаги. У рядах трипси і напівтвердокрилі переважна більшість видів рослиноїдні, але чимало й хижаків, що висмоктують комах фітофагів. Усі види ряду рівнокрилі хоботні — рослиноїдні. Сіноїди живляться ослабленими й відмираючими тканинами рослин, грибами, лишайниками, мертвими комахами, сухими рослинами (сіно, гербарій). Пухоїди — ектопаразити птахів і, менше, ссавців. Серед багатого на види ряду прямокрилі домінують види-фітофаги, але частина видів — хижаки або мають змішане живлення, окремі види — сапрофаги. У ряді веснянки дорослі не живляться або живляться різними рослинними рештками, личинки, що живуть у воді, живляться водоростями і відмерлими рослинами. Єдиний, поширений на півдні УРСР, вид ряду терміти живиться деревиною, грибами, рослинними залишками, засохлими стеблами трав'янистих рослин. Богомолові (табл. 2) — хижаки, крім фітофагів, поїдають і корисних комах (антофілів, ентомофагів). У ряді тарганові майже всі відомі в європейській частині СРСР види — пантофаги, в окремих випадках можуть пошкоджувати рослини. Бабки — ненажерливі винищувачі комах (переважно фітофагів) у повітрі, а в

личинковій фазі — у воді. Одноденки у дорослій фазі не живляться, а їхні личинки живуть у воді й поїдають відмерлі рослини й водорості. До первиннобезкрилих, або нижчих комах, належать: щетинохвістки — пантофаги, але не живляться живими рослинами; двохвістки — фітофаги, сапрофаги, некрофаги і навіть хижаки; ногохвістки — споживачі мертвих органічних залишків, фітофаги і міцетофаги. Ногохвістки відіграють велику роль у біотичному кругообігу. Близько 500 видів їх утворюють біомасу в десятки тисяч особин на 1 м^2 ґрунту; вони сприяють розкладанню, перетворенню в гумус і мінералізації решток рослин, руйнують трупи тварин, виконують важливу роль у грунтоутворенні.

Розглядаючи живлення і зв'язки живлення комах різних таксонів класу, треба згадати про особливості вигодовування личинок у гуртових і поодиноких перетинчастокрилих — бджіл, ос, мурашок. Якщо в інших комах відношення живлення досить прості (за винятком галоутворюючих), і дорослі особини не турбуються про їжу для личинок, крім пошуку жертви в ентомофагів і рослини у фітофагів, то у вищих перетинчастокрилих ця діяльність складна. Деякі гуртові перетинчастокрилі (терміти, мурашки, гуртові бджоли) спеціальним живленням обумовлюють розвиток з личинок різних особин, які ведуть неоднаковий спосіб життя і мають різне призначення в житті гуртових комах.

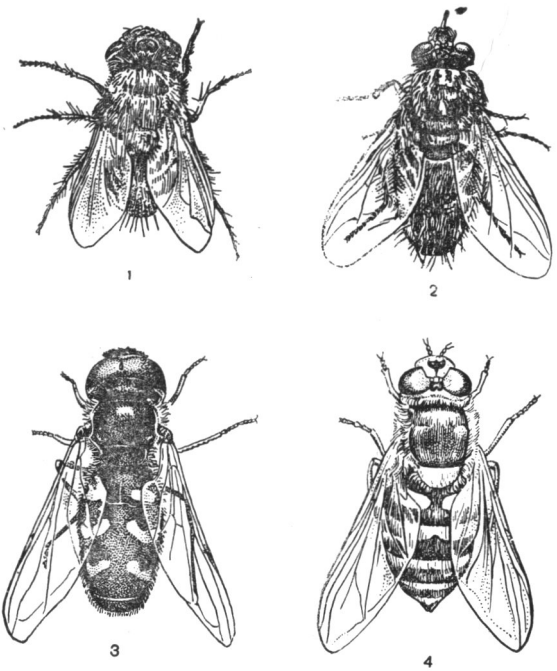
Із сказаного вище випливає, що основним первинним біотичним фактором у житті комах є їжа, вторинним — взаємозв'язки, які виникають під час її використання: конкуренція, мутуалізм (взаємно корисне співжиття), коменсалізм (нахлібництво), синойкія (нешкідливе використання одного виду іншим, як житла), паразитизм і хижацтво. Взаємозв'язки комах з мікроорганізмами і вірусами можна розглядати і як мутуалізм, і як паразитизм їх на комахах.

Паразитизм і хижацтво. Поширення серед комах хижацького, паразитоїдного (неповного паразитичного) і паразитичного способів життя наштовхнуло ще на початку XX ст. на думку про можливість використання таких взаємозв'язків у комах для боротьби з шкідливими видами. У динаміці чисельності багатьох груп комах ентомофаги (комахи-хижаки, паразити і паразитоїди, павуки і кліщі, паразитичні черви) часто мають вирі-

шальне значення. Не меншу роль відіграють паразитичні ентомопатогенні мікроорганізми (гриби, бактерії, найпростіші тварини) і віруси. Діяльність ентомофагів і ентомопатогенів різко посилюється, а чисельність їх збільшується за несприятливих умов життя жертви (хазяїна), при підвищеній щільності її популяцій [1]. В останньому випадку слідом за пригніченням розмноження фітофагів швидко знижується чисельність і ентомофагів, особливо спеціалізованих. Вивчення біології багатьох деревоїдних несправжніх щитівок показує, що, крім стану кормової рослини, вирішальну роль у динаміці їх розмноження відіграють хижі жуки і перетинчастокрилі паразити. Вони численні, різні в різних ландшафтах і зонах і змінюють один одного в часі (весна, літо, осінь). Досить часто вони повністю знищують несправжніх щитівок, але при цьому вимирають і самі: іншими комахами вони не живляться.

У колоніях різних попелиць завжди є сонечка (личинки і жуки), личинки золотоочки, личинки дзюрчалок. Денний раціон кожного хижака — сотні попелиць. За своє життя у фазах личинки і жука сонечко з'їдає до 6000 попелиць. Досить багато паразитів і хижаків серед двокрилих. Широковідомі паразитичні тахіни — великі і дуже великі (до 1,8—2,0 см), темні, руді й строкаті мухи з шорсткими щетинистими волосками. Тахіни відкладають свої яйця на тіло і, рідше, в тіло жертви або на листки рослин, де вони заковтуються разом з їжею. Живородні види цих мух відкладають свої малесенькі личинки на рослини, і ті самі переходять на своїх «хазяїнів». Тахіни дуже плодючі, деякі види їх відкладають понад 1000 яєць. Ці мухи — діяльні й ефективні паразити багатьох видів комах. Вони знищують гусінь майже всіх видів лускокрилих, личинок і дорослих клопів, личинок саранових, хвоє- і листогризучих пильщиків, жуків листоїдів і хрущів. Личинки мух-сріблянок і мух-дзюрчалок — активні винищувачі попелиць, мух-цикадоїдок — поїдають дрібних шкідливих цикад; личинки мух-зеленушок знищують личинок і лялечок короїдів. Личинки мух-дзижчалок є паразитоїдами (не повними парази-

[1] Та сама закономірність, що й у відношеннях фітофага з рослинами.



Мухи — винищувачі шкідливих комах:

1 — паразит гусениць совок тахіна гонія; *2* — паразит багатьох метеликів тахіна лінемія; *3* — дзюрчалка сцева; *4* — сирф.

тами) поодиноких бджіл і ос, паразитами кубушок саранових і лялечок совок; деякі види паразитують на паразитах лускокрилих. Ктирі — хижаки у імагінальній і личинковій стадіях: дорослі ктирі ловлять і висмоктують дорослих комах, серед яких близько 70% фітофагів; личинки ктирів у грунті й у ходах стовбурових шкідників знищують личинок жуків коренегризів (хрущів, довгоносиків, хлібних жуків, коваликів, чорнотілок) і деревогризів. Личинки багатьох видів галиць — хижаки і знищують багато попелиць.

Яйця понад 80 видів лускокрилих гинуть внаслідок зараження їх різними видами трихограми. Яйцеїдами є і теленомуси, що паразитують на яйцях клопів-фітофагів.

Понад 2000 видів їздців ряду перетинчастокрилі — паразити різноманітних комах-фітофагів. Їздці: риса старанна, риса розкішна і ефіальт маніфестатор паразитують у личинках деревиноїдних комах — вусачів і рогохвостів. Своїм яйцекладом-шпагою, завтовшки менш як кінська волосина, їздець проколює деревину, точно встромлює яйцеклад у личинку, і яйце потрапляє в тіло личинки-деревоїда. Крихітний їздець апантелес лісовий — грізний ворог гусениць багатьох хвое- і листогризучих лускокрилих у лісах і парках. Ще менші їздці афідіуси — паразити попелиць. Заражені личинками афідіусів попелиці стають майже кулястими, буріють, потім на їхньому тілі паразит вигризає круглий отвір і вилітає через нього. У тілі попелиць живуть також афелінуси. У деяких їздців браконід з одного яйця паразитичного виду виходить 2000 личинок. Це біологічне явище називається *поліембріонією* і є пристосуванням виду в боротьбі за своє існування.

Великі (15—25 мм) красиві оси-сколії — паразитоїди личинок пластинчастовусих жуків (табл. 3). Самка дуже швидко відшукує в землі личинку, вколюванням жала в нервові вузли паралізує її, утрамбовує землю навколо неї, влаштовує печерку і, очистивши паралізовану личинку від забруднення, відкладає на неї яйце. Личинка, що виходить з яйця, з'їдає паралізовану личинку, не руйнуючи важливих життєвих центрів її, і лише перед заляльковуванням знищує їх.

Самка сколії відкладає до 20 яєць.

Оси-мисливці — сфекси, амофіли, філанти, бембекси, церцериси і деякі інші з родини риючих ос — вигодовують своїх личинок паралізованими комахами. Усі вони — «спеціалізовані» мисливці: сфекси ловлять і паралізують саранових і коваликів, амофіли — гусениць лускокрилих (переважно совок і п'ядунів), філанти — бджіл, бембекси — гедзів та інших великих мух, церцериси — жуків довгоносиків. Оси-мисливці затягують здобич у заздалегідь підготовлену нірку і там відкладають на неї яйце, забезпечивши личинку на весь період її життя «свіжою» їжею.

Ефективними ентомофагами є руда лісова, мала лісова та інші види мурашок. Найдіяльніший винищувач шкідливих комах — мала лісова мурашка. Середній за розміром мурашник цього виду збирає щоденно при слабкому зараженні дерев до 3500 гусениць дубової листовійки і зимового п'ядуна, а при великому зараженні — до 33000 гусениць цих видів. Комахи такого мурашника контролюють 200—300 дерев середнього віку на площі 1/4 гектара.

Значення хижаків і паразитів у динаміці чисельності фітофагів, у стримуванні розмноження їх особливо велике, коли інші фактори середовища впливають мінімально, або, як нано- і пікоклімат [1], майже сталі.

У динаміці чисельності комах значна роль належить ентомофагам з класу павукоподібних — павукам, кліщам. Наприклад: хермеси, що вилетіли з галів (на ялинах), відразу ж потрапляють у тоненькі тенета дрібних видів павуків, які живуть у кронах дерев. На ялинах, дуже заселених павуками, хермесів гине до 90%. Цікаво, що тенета з'являються на деревах не раніше, ніж за кілька днів до вильоту хермесів. Багато видів кліщів — зовнішні паразити комах (особливо жуків і бджіл). Наприклад, гамазові кліщі паразитують у личинковій і дорослій фазах, інші — тільки в личинковій, а дорослі — хижаки, знищують яйця і личинок комах.

Численні черви-паразити часто спричиняють масові гельмінтози личинок і імаго комах. Хазяїнами-жертвами гельмінтів є комахи різних рядів у різноманітних біотопах: лісові лускокрилі й твердокрилі (шовкопряди, п'ядуни, короїди, вусачі, слоники), шкідники плодових садів (білан жилкуватий, п'ядуни, шовкопряди, хрущі), шкідники польових культур (саранові, шведська муха, буряковий довгоносик, капустянка, тарганові та ін.). Заражені гельмінтами комахи гинуть. Особливо високою буває зараженість гельмінтами при великій щільності комах.

Сотні видів бактерій і грибів спричиняють захворювання, які призводять до швидкої загибелі великої маси комах. Паразитичні комахи і комахи-хижаки поширюють грибні й бактеріальні хвороби комах. Відомий,

---

[1] Гігротермічний режим мікромісцезнаходження: міни у пагонах, ходи личинки в деревині, всередині, плоду і т. п.

наприклад, симбіоз гриба білої мюскардини з личинками золотоочки, які мають чохлик з кусочків міцелію і спор цього гриба, залишаючись імунними до нього. Ентомопатогенні гриби розвиваються і поширюються особливо швидко при температурному діапазоні від 20 до 30° і при відносній вологості повітря 80—100%. Оптимальний гігротермічний режим у природних умовах буває не завжди, і це — основна причина вогнищевих і далеко не щорічних масових захворювань комах. Особливо поширюються вони при ослабленні організму комах нестачею їжі, депресивними температурою і вологістю.

Протозойні захворювання — істотний біотичний фактор динаміки чисельності багатьох видів комах. Вони спричиняються одноклітинними мікроскопічними тваринами. Переважна більшість видів цих паразитів належить до мікроспоридієвих. Їх відомо понад 100 видів. Заселені ними личинки відстають у рості й не розвиваються у наступний вік або недорозвиненими перетворюються у карликові потворні лялечки. Найпростіші паразитують в комахах усіх фаз розвитку; особливо вони згубно діють на лускокрилих і бджіл. Їх виявлено також у саранових, комарів-кровососів і личинок хрущів. Поширенню протозоозів сприяє перенаселеність комахами їх місць життя.

Вірусні захворювання. Уже нагромаджено загальні знання про віруси, що вражають комах з рядів лускокрилі, перетинчастокрилі, двокрилі і деяких родин ряду твердокрилі. Вірусні хвороби багатьох комах можуть тривалий час мати приховану форму. Носієм вірусу комаха може бути в будь-якій фазі розвитку. Звичайний спосіб поширення захворювання — проковтування вірусу з кормом. Переносниками захворювань можуть бути хижаки і паразити. Перші заражають вірусом рослини, які живлять фітофагів, другі після відкладання яйця у хвору комаху-вірусоносія заражають здорову комаху, вводячи в неї заражений яйцеклад. З покоління в покоління віруси можуть передаватися через яйце і живородінням. Стійкість проти вірусних захворювань або сприйнятливість до них залежить від кількості і якості їжі, температури та інших факторів, що можуть перетворювати хронічне захворювання (при якому комахи часто виживають) або його прихований стан у

гостре, яке неминуче призводить комаху до загибелі. Широковідомі вірусні хвороби — поліедрози лісових і паркових лускокрилих, деяких пильщиків, яблуневої плодожерки, городніх нічниць (совок) і гранульози лускокрилих.

Глибоке вивчення ентомофагів та ентомопатогенів і їх значення як регуляторів чисельності комах розширить використання цих організмів у боротьбі з шкідниками.

АБІОТИЧНІ ФАКТОРИ В ЖИТТІ КОМАХ

Динаміка розглянутих зв'язків, плодючість і виживання комах регулюються (прискорюються або гальмуються) також фізичними факторами середовища. Сукупність цих факторів, їх динаміка і вплив на комах обумовлюються періодичністю і змінною потужністю сонячної активності. Сонячна активність зумовлює циркуляцію земної атмосфери, яка впливає на всі земні процеси (погода, посуха, рівень грунтових вод, стан лісів і трав'яного покриву та ін.). Так, усихання або заболочування лісів — закономірний процес, що періодично повторюється на Східно-Європейській рівнині. Вслід за усиханням (заболочуванням) чисельність стовбурних комах настільки швидко зростає, що засихаючих дерев для їх життя не вистачає, і вони заселяють відносно здорові дерева, розширюючи площі усихаючих лісів. У посушливі роки різко посилюється діяльність листогризучих комах і, отже, шкода від них.

Температура середовища. Температура тіла комах не стала. Вона залежить від температури навколишнього середовища. Комахи активні при температурі 10—45° С (з оптимумом 25—78° С). Якщо вона знижується або підвищується, комахи впадають або в теплове, або в холодове заціпеніння. Подальше зниження або підвищення температури спричиняє довгу діапаузу (тимчасовий фізіологічний спокій) або загибель комахи в тій або іншій фазі розвитку.

Температурні межі (10—45° С) фізіологічних процесів у організмів комах дістали назву нижнього і верхнього порогів розвитку. Температура, вища від температури нижнього порога розвитку, називається ефек-

тивною температурою. У кожного виду вона своя. Для повного розвитку кожного виду необхідна сума ефективних температур. Припустимо, що температура середовища 30° С, поріг розвитку —12° С, отже, ефективна температура —18° С. Сума середньодобових температур 18° С і вище обумовлює тривалість індивідуального розвитку. При оптимальних температурах (25—38° С) тривалість розвитку буде найкоротша.

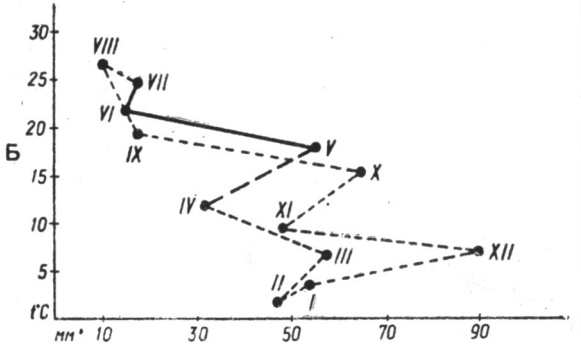
Гігротермічний режим. Вплив температури і вологості на поширення і чисельність комах зображують графічно *біоклімограмами,* а швидкість розвитку і вірогідну кількість поколінь прогнозують на основі знань суми ефективних температур, пов'язаних з вологістю. Зіставлення біоклімограм різних біотопів і щільності в них того чи іншого виду дає змогу робити висновки про сприятливий і несприятливий гігротермічні режими біотопу. Для прогнозування швидкості розвитку, плодючості і смертності, а отже, і чисельності комах користуються *гігротермічними коефіцієнтами* — відношенням суми опадів до суми ефективних температур (коефіцієнт зволоження території). Вплив вологості на комах пов'язаний з кількістю води, яку вони випаровують, а це в свою чергу пов'язано з дефіцитом насичення повітря вологою. При різних температурах дефіцит насичення (різниця між максимальною та абсолютною вологістю при даній температурі) неоднаковий при одній і тій самій вологості. У тілі комах міститься 46—92% води. Вода, витрачена у процесі обміну речовин, поповнюється при різному дефіциті насичення повітря вологою по-різному.

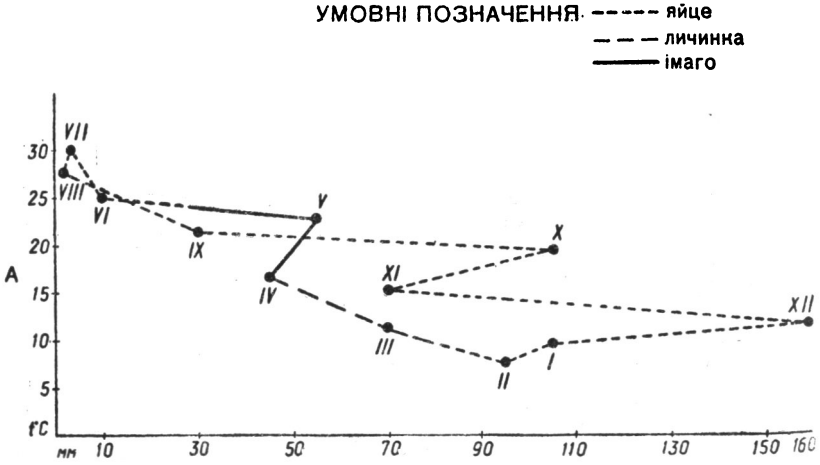
Інтенсивність водного обміну і температуру свого тіла комахи до деякої міри здатні регулювати.

Гігротермічний режим зумовлює зміну місць існування комах одного виду в різних частинах його ареалу. Наприклад, сарана в лісостепу заселяє сухі місця, на півдні й у Казахстані — болотяні місця і плавні; прус (італійська сарана) на півночі живе на піщаних і крейдяних горбах, у Середній Азії — у долинах річок та оазисах; травневий хрущ східний на півночі європейської частини СРСР оселяється на відкритих просторах біля лісу, на півдні — у лісах; озима совка на півночі живе на парових і озимих полях, у Середній Азії — на зрошуваних полях; чисельність комах однакова у пар-

ках на півночі лісостепу УРСР з 50—60% відкритого простору і південних степових парках, де цього простору не більше як 25—30%.

Освітлення. Світло значною мірою впливає на фізичні й хімічні процеси в організмі комах, на обмін речовин, температуру тіла, поведінку, розвиток, розселення їх у біотопі. Від освітлення частин рослини за-





Біоклімограма Уварова для марокканської сарани:
А — несприятливі умови життя (рівнини); Б — сприятливі умови життя (резервації на плато).

лежить також розміщення яйцекладок імаго і прихований спосіб життя личинок у деревині. Різні види і навіть популяції виду неоднаково реагують на тривалість світлового дня. Здатність комах точно визначати тривалість дня й інстинктивно реагувати на її зміну зміною гормональних процесів і наступною поведінкою називається *фотоперіодичною адаптацією*. Знання фотоперіодичної адаптації необхідне для розуміння сезонних і географічних змін фенології, поширення і динаміки чисельності видів. Фотоперіодична адаптація спричиняє виникнення локальних, фізіологічно відособлених біологічних видів (рас), що дає змогу зрозуміти одну з причин внутрішньовидової дивергенції і науково обгрунтувати акліматизацію та розселення корисних комах. Виникнення і припинення діапаузи пов'язані з тривалістю дня. Тривалість дня — сигнальний фактор (фізіологічний поштовх) перебудови організму на діапаузу. У різних видів діапаузують неоднакові фази розвитку. Наприклад: у зеленої дубової листовійки у стані спокою перебуває ембріон, у непарного шовкопряда — сформована гусінь у яйці, у горностаєвої молі — гусінь, що відродилась до початку живлення, у білана жилкуватого — гусінь першого віку, у соснового шовкопряда — гусінь будь-якого віку, у лучного метелика — пронімфа, у білана капустяного — лялечка, у лимонниці — нестатевозрілі імаго. У стані діапаузи різко знижується обмін речовин, відбуваються глибокі зміни в системі окислювальних ферментів, зменшується кількість води в організмі, яка переходить з вільної фракції у колоїднозв'язаний стан. У діапаузуючих фазах завжди відкладається багато резервних поживних речовин, живлення і рухомість відсутні або різко знижуються. У діапаузі забезпечуються: ендогенне живлення, стійкість проти висихання, низьких температур, перегрівання. Цими ознаками і відрізняється діапаузуючий організм від такого, що активно розвивається. Фотоперіодична реакція різна в географічних популяцій одного і того самого виду і змінюється під впливом температури середовища.

Температура, гігротермічний режим середовища і тривалість світлового дня по-різному впливають на організм комах залежно від вмісту води в ньому і від її фізичного стану (вільна і колоїднозв'язана). Витрата

Білан жилкуватий на водопої.

води під час обміну речовин, росту личинок, линяння і випаровування через шкіру поповнюються вбиранням її з їжі. Багато комах (бджоли, оси, клопи, білан жилкуватий, деякі кокцинеліди та ін.) п'ють воду. У комах, які живляться їжею з незначним вмістом води (багато насіннєїдів, шкідників сухої деревини), або в тих, що живуть на посушливих територіях, більша половина води в організмі перебуває у колоїднозв'язаному стані. У багатьох попелиць, кокцид, білокрилок тіло вкрите восковими виділеннями, які різко знижують втрату води через покриви тіла. Для забезпечення вологою комахи змінюють свої місця існування, поглиблюють свої нірки (жуки-стрибуни, шляхові оси), виділяють захисні оболонки (цикади-пінявки) або живуть у вологих місцях. Літня і сезонна діапаузи в багатьох випадках є пристосуванням до несприятливої вологості середовища. Вологість повітря помітно відбивається і на

виживанні комах у різних фазах розвитку. Вона сприяє швидкому поширенню грибних і бактеріальних захворювань комах. Завдяки здатності регулювати кількість води в організмі різні комахи неоднаково реагують на різні місця середовища: в одних формуються ентомоценози з домінуванням видів-гігрофілів, у других— ксерофілів, у третіх — мезофілів. Але в кожному біотопі є місце з мікро- і нано-кліматом, де оселяються вологолюби, посухолюби і ті, які віддають перевагу помірній вологості.

Водойми і грунт у житті комах. Понад 90% видів комах у різні періоди розвитку пов'язані з прісноводними водоймами і грунтом як середовищами існування. Комахи, використовуючи первинну біологічну продукцію водойм (вищі рослини, їх залишки, водорості), самі стають важливою складовою частиною їжі риб, земноводних та інших хребетних, які живуть у водоймах. Видовий склад комах водойм і їх чисельність у них — показник фізичного і хімічного забруднення (або чистоти) річок, озер, ставків і каналів.

Грунт в еволюції комах був проміжним середовищем, через яке вони перейшли від водного способу життя до наземного, повітряного (можливий і зворотний процес знову-таки через грунт). Він є субстратом для пересування наземних видів. Щільність (кількість особин) комах на 1 м² до глибини 30 см, наприклад в Оренбурзьких степах, така: у цілинному степу — 2030, на старому перелозі — 8690, на пшеничному полі — 5790. У грунтах Латвії тільки ногохвісток більше 1000 особин на 1 м². Понад 90% біомаси мезофауни грунтів південного сходу РРФСР становлять комахи. У підстилці дібров України личинки комариків — сциарид часто утворюють живий шар до 3—4 см завтовшки. На цілинних грунтах в околицях Ташкента тільки дротяників налічується до 43 екз. на 1 м². На лісосіках Житомирської області УРСР на 1 м² налічується до 250 личинок травневого хруща другого року життя. У лісонасадженнях степової і лісостепової зон УРСР опале листя перетворюють у гуміфіковану масу майже виключно личинки двокрилих.

Велика кількість видів комах пов'язана з грунтом як середовищем для життя личинок (підземні горизонти мурашників, нірки шляхових ос, гнізда капустянки, підземні камери жуків-гнойовиків), що зберігає більш

сталий гігротермічний режим. Багато видів (хрущі, ковалики, довгоносики, велика кількість двокрилих та ін.) живуть у грунті, живлячись у личинковій фазі корінням рослин і залишками організмів, що розкладаються, заляльковуються в ньому. Грунтові комахи можуть бути індикаторами різноманітності грунтів.

ВПЛИВ АНТРОПІЧНИХ ФАКТОРІВ НА ЖИТТЯ КОМАХ

На біосферу значною мірою впливає господарська діяльність людини — антропічний фактор. Цей фактор перетворює взаємозв'язки організмів із середовищем, що склалися протягом тисячоліть. Розглянемо, як діяльність людини вплинула на життя комах.

Залісення і вирубування лісів. Вирубування лісів, залісення й озеленення докорінно змінюють ентомофауну. Після вирубування лісів різко збільшується чисельність лугових і степових видів комах, популяції яких у лісі були в депресивному стані, стають регресивними або зникають багато дендробіонтів, мешканців деревних насаджень. У парках і лісопарках починають переважати мешканці галявин і узлісь, які не мали значення в лісах. Залісення степової зони України (полезахисні лісосмуги, острівні лісонасадження) і значне її озеленення (70—75% всієї території УРСР) спричинило проникнення в степову зону північних лісових видів комах, збільшення кількості мезофільних видів фауни трав'яного покриву, дерев та кущів степових байраків і подів, збереження на залісених і озеленених територіях степових видів тільки у вигляді регресуючих популяцій. У лісостеповій зоні ці специфічні особливості фауни менш яскраві; залісення тут трохи підсилює домінування дендробіонтів, які збереглися в острівних лісах і дібровах, а вирубування лісів приводить до збільшення чисельності комах лугової фауни, поширення видів, що перебували в лісах як регресивні популяції, до проникнення в лісостеп деяких мезофільних елементів степової фауни.

Меліорація земель. Корінне і радикальне поліпшення земель приводить до повної зміни середовища існування комах і їх фауни. Зрошення й осушення земель створюють сприятливі умови для популяцій видів, міні-

мальна кількість яких жила тільки в місцях із сприятливим гігротермічним режимом. Закріплення сипучих пісків і залісення ярів та схилів трав'яною і деревною рослинністю сприяють заселенню їх мезо- і ксерофільними комахами, причому переважання однієї з цих груп залежить від мікроклімату, що створюється рослинністю та експозицією схилів. Коли такі землі поліпшуються монокультурними насадженнями, на них, як правило, значною мірою поселяються моно- й олігофаги. Прикладом можуть бути соснові насадження Дніпровської терасово-дельтової рівнини, заселені багатьма спеціалізованими шкідниками.

Будівництво водосховищ змінює еко- і мікроклімат, вносить істотні зміни в життя комах навколишніх територій, а в самих водосховищах створюються сприятливі умови для розмноження комарів, бабок і багатьох інших водяних комах.

Випасання худоби. У тих випадках, коли пасовища використовуються нераціонально, відбувається значна зрідженість трав'яного покриву і велике ущільнення верхнього горизонту грунту, що спричиняє висушування грунту і сильне його прогрівання. Внаслідок цього створюється сухий жаркий мікроклімат, оптимальний для ксерофільних (зокрема, для саранових) видів і несприятливий для мезофілів. Випасання худоби в лісах і лісокультурах призводить до прогресуючого ослаблення дерев і зниження їх стійкості проти багатьох небезпечних листо-, хвоєгризучих і стовбурових шкідників. Крім того, в обох випадках (ліс і степ) знищується різнотрав'я, яке в період цвітіння є кормовою базою паразитичних перетинчастокрилих, двокрилих і багатьох інших антофільних комах.

Інші антропогенні впливи на ентомофауну. Докорінно змінюються ентомофауна і співвідношення функціонально-біоценотичних груп її на територіях, що використовуються людиною.

Внаслідок сільськогосподарського освоєння природних ландшафтів на них зберігається небагато видів рослиноїдних комах, але вони численні. У місцях, заселених людиною, формується синантропна ентомофауна (таргани, хатня муха, шубна міль, комірний довгоносик, зернова міль та ін.). На тваринницьких фермах концентруються екто- і ендопаразити тварин. На руде-

ральній рослинності (наприклад, кропиві) швидко збільшується чисельність олігофагів і монофагів. Своєрідна фауна комах зелених насаджень (жителі лісових галявин, узлісь і вирубок). На територіях розробок і добування корисних копалин (виїмки, відвали, терикони та ін.), де дуже бідна рослинність, живе небагато видів, які досить численні, тому часто повністю знищують рослини. Зміна мікроклімату, застосування нічного освітлення, пригніченість рослин на заселеній території призводять до великого збіднення фауни ентомофагів, домінування фауни фітофагів, що розвивається у кронах, усередині та на поверхні стовбурів і гілок дерев. Як правило, на територіях урбанізації рослини втрачають свою природну стійкість проти фітофагів. Викидання в атмосферу, водойми і в грунт продуктів переробки руд, рідкого палива, транспортних газів — істотний, але не вивчений фактор формування ентомофаун. Будівництво шосейних доріг і залізниць із захисними деревними насадженнями, що резервують види комах узлісь, плодових садів, які масово розмножуються тут, зумовлює поширення небагатьох, але небезпечних шкідників. Перенесення комах за короткий строк з однієї країни в іншу, із зони в зону з різним рослинним матеріалом, продуктами і виробами органічного походження, з лісоматеріалами спричиняють часто перебудову місцевих біоценозів і масове розмноження завезених видів. Інтродукція й акліматизація ентомофагів приводить часто до перебудови місцевих біоценозів.

До всього цього слід додати, що на місцеву фауну значною мірою і часто катастрофічно впливають інсектициди, а через рослини — і мінеральні добрива та гербіциди [1].

На ентомофауну не менше впливають і конкурентні відносини між комахами, що вселяються або розмножуються людиною, і природними популяціями близьких до них видів (конкурентні відносини між свійською бджолою і дикими бджолами-антофілами), між видами, що живляться одними й тими самими органами

[1] Гербіциди, мабуть, спричиняють перехід комах з бур'янів, що гинуть, на культурні рослини як у грунті, так і в рослинному покриві; мінеральні добрива змінюють біохімічні особливості кормових рослин комах.

рослин (листкові мінери і листоїди, листокрути, галоутворювачі та інші), особливо — між монофагами. Величезний вплив на комах мають агротехніка на полях і в садах, системи догляду за зеленими насадженнями, лісогосподарська діяльність людини.

Як правило, будь-яка зміна природи спричиняє на перших етапах переходу біосфери в ноосферу витіснення і вимирання нешкідливих, корисних та деяких потенціально шкідливих видів і водночас — різке збільшення чисельності небезпечних видів, що зберігаються. Тому розумне використання природних ресурсів і їх відновлення вимагають знання екологічних закономірностей, що виникають під час впливу людини на природу. Тільки таке знання забезпечує прогноз і раціональні шляхи перебудови природи, збагачення і використання її потенціальних можливостей, повноцінні продуктивні біоценози на планеті.

РОЗСЕЛЕННЯ КОМАХ

Нестача їжі, перенаселеність біотопу, порушення життєдіяльності біоценозу в цілому спричиняють міграції комах. Міграції дають змогу видові адаптуватися до нових біотопів і біоценозів, тому інстинкт міграцій у багатьох видів спадковий. Підвищення життєвості виду зумовлюється схрещуванням генетично різнорідних особин (гетерозис). Масові розселення підвищують вірогідність таких схрещувань. Пошук оптимальних умов для життя потомства також приводить до розселення багатьох видів комах за межі постійного місця існування. Міграції спричиняються не тільки нестачею їжі, а й нестачею в ній необхідних елементів. Наприклад, совка-гама табунами летить у пошуках рослин з вітаміном Е (токоферол) в нектарі, необхідних для дозрівання яєчників.

Авторові довелося бути свідком масового розмноження лучного метелика і переселення великих табунів його гусені із знищених ділянок лісу (ліс був об'їдений, тому що всі прилеглі до нього угіддя з трав'яною рослинністю були вже знищені) через залізницю на іншу ділянку (1929 р., на перегоні Рузаївка—Інза). Цей «потік» гусениць завширшки на півкілометра затримав

рух поїзда: маса роздавлених гусениць спричинила буксування коліс паровоза. Відомий ентомолог В. В. Яхонтов спостерігав переселення сонечок табунами в місця їх зимівлі. У Каліфорнії такі табуни налічували 2—3 мільйони особин.

Відомі переселення бабок табунами у десятки тисяч особин довжиною кілька кілометрів. Перелітання і переповзання різних видів лускокрилих в імагінальній і личинковій фазах (наприклад, дубовий похідний шовкопряд) на значні відстані великими масами зафіксовано в літописах як незвичайні явища. Описано також піші переселення тисячних табунів жуків-чорнотілок, що не мають розвинених крил. Колорадський жук розселяється на десятки кілометрів від місця виплоду, летючи із швидкістю 8 км/год.

Азіатська щипавка перелітає з долин і заплав річок у гори і назад. Її табуни, що летять на висоті 30—40-поверхового будинку, нагадують сіру хмару.

Комарі і мошки, надоїдливі й часто небезпечні кровососи, здатні масово розселятися в пошуках теплокровних на відстані до 20 км від водойм, де вони жили у фазі личинки.

Крім активного розселення і переселення, комахи також поширюються повітряними течіями; так, на великі відстані розселяються: гусениці — монашки, непарного шовкопряда, зимового п'ядуна; метелики — лучний метелик, чортополохівка, бабки й багато інших комах. Хребетні тварини і комахи — переносники для багатьох комах-ектопаразитів, паразитоїдів і нахлібників. Види, які діапаузують прикріпленими до різних органів рослин, що опадають (наприклад, кленова білокрилка, багато мінерів і галоутворювачі) переносяться з ними вітром і водяними течіями.

Нині багато комах переміщується на великі відстані (порівнюючи з природним поширенням) з найрізноманітнішими вантажами повітряним, автомобільним, водним транспортом і залізницею.

Вертикальні міграції комахи здійснюють у деревних насадженнях і в ґрунті у пошуках оптимального гігротермічного режиму або на різних фазах розвитку, що вимагають різних умов існування. Ці міграції характерні для багатьох водяних комах, які, піднімаючись до поверхні, розселяються пасивним дрейфом. У житті

комах, у їх біоценотичних зв'язках, у формоутворенні й пристосуванні до середовища масове розмноження і наступне розселення відіграють значну роль. Тільки тому, що людина звикла бути в оточенні комах, ми не помічаємо їх великої біомаси, яка становить постійно 100—300 кг на 1 га (для порівняння: птахів на 1 га — близько 0,5 кг, гризунів — до 4 кг, великих ссавців — близько 15 кг). Але в роки масового розмноження чисельність і біомаса комах збільшуються в десятки й сотні раз, і тоді мінімальне «навантаження» їх на 1 га досягає 600—1000 кг. Комаха середнього розміру важить 10 мг.

Отже, кожна людина постійно зв'язана прямо чи посередньо з 300 кг комах.

Розмноження і розселення комах — виявлення пристосувальних реакцій виду, функція його біоценотичних зв'язків, похідне впливу факторів середовища і антропогенних впливів на спадкові особливості поведінки виду, показники його життя в біоценозі й найважливіше біологічне явище великого практичного значення. Інакше, розселення — пошук їжі, пари, оптимального гігротермічного режиму, звільнення від ворогів і захворювань — це наслідок нормальної життєдіяльності комах. Чисельність і біомаса виду — показники його процвітання або пригнічення, а рівень чисельності — пристосованість виду, яка виникає у процесі природного добору популяцій виду, що розселяються. Розселення приводить до виникнення нових популяцій (географічних, екологічних). Якщо ці популяції добре ізольовані, то виникають нові біологічні форми, види-двійники, підвиди і нові види. Цей процес можливий, коли популяції ізольовані й репродуктивно.

Активне розселення спричиняє прогресивний розвиток органів чуттів і центральної нервової системи, бо через них забезпечується орієнтація — хімічна, трофічна, зорова, гравітаційна та ін. Прогресивний розвиток органів зв'язку із середовищем поліпшує пошук необхідних життєвих умов. Пасивно розселяються переважно личинки, що мають спеціальні пристосування для перенесення вітром, водою і різними організмами (парусність волохатих гусениць, ширяючий політ метеликів у вертикальних потоках повітря, причепні кігтики в ектопаразитів тощо). Особливу роль як в активному, так

і в пасивному розселенні комах відіграють долини великих річок з різноманітністю їхніх ландшафтів і біотопів та специфікою повітряних потоків і гігротермічного режиму.

Місце (значення) популяцій різних видів у біотопі й біоценозі називають екологічною нішою. Розміщення їх екологічними нішами обумовлюється насамперед їжею. З погіршенням живлення, різким збільшенням чисельності популяції, виникненням конкурентних відносин у використанні їжі і сховищ, з впливом антропічних факторів, що глибоко змінюють середовище, виникає потреба виселення з біотопу (й біоценозу) і пошуку нових ніш. Але розселення, вселення (інвазія) й освоєння (колонізація) нових місць відбувається не міграціями великих мас комах на великі відстані, а повільним просуванням популяції виду на нові території. Шляхи, якими рухається популяція, Д. М. Кашкаров назвав «екологічними жолобами».

Освоївши екологічні ніші в біоценозі, популяція виду розмножується. Якщо «екологічний жолоб» привів популяцію в аналогічні до старого біоценозу умови або близькі до них, чисельність її (щільність особин) швидко збільшується. Щільність популяції на одиницю місця існування обумовлюється плодючістю, виживанням потомства і кількістю поколінь у часі. Популяція рідко виявляє потенціальні можливості максимально насичувати біоценоз своєю біомасою. Це трапляється, якщо виникає оптимальне поєднання біотичних і абіотичних факторів. Але тоді біомаса популяції збільшується в сотні й тисячі раз; тривалість масового розмноження — від 1 до 7 і більше років. У видів з високою вимогливістю до якості їжі й гігротермічного режиму тривалість такого розмноження найкоротша, в інших — пов'язана з тривалістю теплої пори року.

Амплітуда чисельності популяції свідчить про ступінь її пристосування до середовища: різкі збільшення і зменшення чисельності свідчать, що процес пристосування продовжується, незначні — про те, що процес пристосування популяції завершився. Безперервне (з року в рік) падіння чисельності — показник регресу виду, погіршення умов у біоценозі для виду (для його популяції). Навперемінно дуже висока і дуже низька чисельність популяції свідчать про незавершені процеси

формування біоценозу (антропобіоценозу) в цілому. Тривала висока чисельність — звичайне явище для нового в біоценозі виду, якщо його не пригнічують фактори середовища; тривала низька — свідчить про те, що вид (його популяція) не має в біоценозі умов, які забезпечують потенціальні плодючість, виживання, необхідні темпи розвитку. На різних вікових етапах багаторічних насаджень (ліс, парк, сад), на полях і плантаціях з різною зміною трав'янистих рослин на них (сівозміна) тип популяції одного й того самого виду буде різним. Не залишаються незмінними й екологічні ніші популяцій одного й того самого виду. У різних зонах і ландшафтах вони мають різні екологічні ніші. Наприклад, популяції короїда типографа в європейській частині СРСР і Сибіру заселяють ялину, а на Кавказі — сосну; популяція шестизубого короїда в європейській частині СРСР розвивається на сосні, у Сибіру — на кедрі, на Кавказі — на ялині, а в парках УРСР — переважно на ялині і дуже рідко на сосні; популяція стеблового метелика у вологих субтропіках Аджарії та Абхазії живиться відкрито, а в європейській частині СРСР — лише в середині стебла проса і конопель, у ніжці початка і за обгорткою його та в стеблах кукурудзи.

Освоєння різними життєвими і функціонально-біоценотичними групами комах нових ніш не тільки формує специфічну їх фауну в різних біотопах і біоценозах, а й приводить до виникнення в умовах просторової і екологічної ізоляції біологічних видів — видів-двійників, репродуктивно ізольованих між собою і від родоначального виду. Однак, коли екологічна ніша докорінно і швидко змінюється, пригнічується і вимирає вид, який виник.

Спадково закріплена реакція виду на фактори середовища, його пластичність виявляються в плодючості й здатності до розселення та засвоєння комахами біотопів і біоценозів. За цими показниками розрізняють комах стенобіонтних, еврібіонтних і реліктових. Види з невисокою екологічною пластичністю, що потребують тих умов існування, в яких довго жили попередні покоління виду,— стенобіонти. До них належать, наприклад, види пустинь і тайги, вологих піщаних грунтів прируслової заплави і сухих піщаних дюн, споживачі хвої і лис-

тя. Види з високою екологічною пластичністю, що розмножуються і розселяються в різноманітних умовах, а також багатоїдні й спадково неконсервативні види щодо фізичних факторів середовища називаються еврібіонтами. Стено- й еврібіонти — види сучасного геологічного періоду (антропогену), і інколи неогену і палеогену. Релікти — види фаун попередніх геологічних періодів і епох, давнього зонального ландшафту даної території, що збереглися в небагатьох місцях, де умови середовища ще підтримують їхнє існування. Це вимираючі види. Але вузький ареал, обмежене поширення мають не тільки релікти, а й молоді види, що недавно виникли,— ендеміки. Вони характерні для гірських країн.

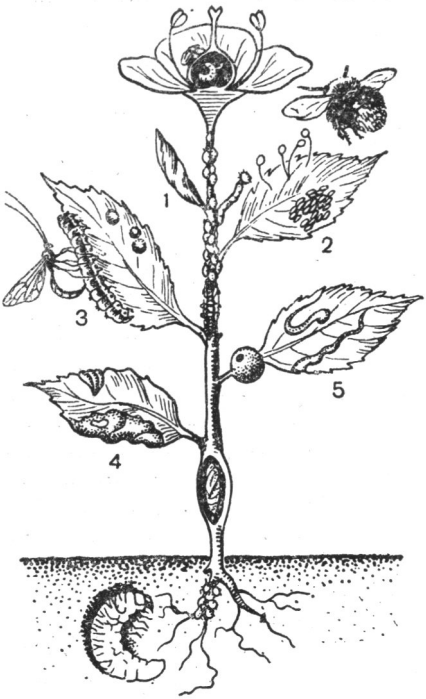
Розселення комах має важливе значення в динаміці розсіяних хімічних елементів на Землі. Радянський учений Д. В. Панфілов встановив, що в личинках водяних комах (а можливо, і тих, що живуть у грунті) нагромаджуються хімічні елементи, а із загибеллю крилатих фаз цих комах, що розселяються, повертаються в грунт. У цьому беруть участь птахи та інші тварини (що живляться комахами), екскременти яких за допомогою комах-копрофагів потрапляють у грунт. Вилуговування і вимивання грунту, міграція і нагромадження хімічних елементів спричиняли утворення рослинних угруповань, а потім і їх фаун.

3

КОМАХИ І РОСЛИНИ

Формування біоценозів значною мірою залежить від біомаси рослин і рослиноїдних комах. Щільність популяції, плодючість, смертність, репродуктивний потенціал (плодючість × число генерацій) і розселення комах обумовлюються їхніми взаємозв'язками з рослинами.

На будь-якій рослині луки, лісу, поля, саду можна виявити ходи-міни мух, метеликів і жуків, а в мінах — личинок цих комах. Майже на кожному виді рослин є великі або малі колонії попелиць. На різних рослинах попелиці забарвлені неоднаково; колонії їх різні за зовнішнім виглядом, займають різні частини рослини, з мурашками або без них. Знаючи назву виду рослини, можна з достатньою точністю взнати і назву виду комахи. Кожний вид попелиць і комах-мінерів заселяє певний вид рослин або близькі до нього види. Виявивши на рослинах різні гали і тератози, так само можна визначити комах: попелиць, листоблішок, галиць, хермесів (на ялині), горіхотворок (на шипшині, троянді, дубі), пильщиків (на вербі) тощо. У дозріваючих бобах, стручках, коробочках й інших плодах живуть ще не зміцнілі дорослі жуки-довгоносики, лялечки мух, гусінь і лялечки метеликів, а на недозрілих плодах — клопи, попелиці, листоблішки. Навесні на сережках ліщини, берези, дуба з'являються збирачі й пожирачі пилку, а пізніше, коли закінчиться цвітіння



Шестиногий «почет» рослини:

на кореняx — попелиці і личинка жука; у стеблі — лялечка метелика; *1* — скручений листок, усередині попелиці; *2* — яйця золотоочки (на стеблинках) і яйцекладка жука листоїда; *3* — гусениця з їздцем і гали на листку; *4* — тератози листоблішки й галиці; *5* — гал на черешку і міни на листку; на стеблі зверху — колонія попелиць, у ній хижаки; вгорі справа — личинка мухи дзюрчалки з попелицею; внизу — личинка сонечка; на зав'язі — довгоносик, усередині зав'язі — личинка жука, на ній личинка паразита; біля квітки — джміль.

і дозрівання насіння,— з'являться інші шестиногі споживачі їх вмісту.

Поспостерігайте за комахами, відвідувачами квіток деревних і трав'янистих рослин, і перед вами відкриється дивовижна картина величезної різноманітності взаємних пристосувань комах-антофілів і ентомофільних рослин. Якщо оглянути корені рослини і грунт навколо них, то майже завжди можна виявити личинок жуків (довгоносиків, хрущів, коваликів). Усередині стебел, пагонів, гілок і стовбурів під корою і в деревині живуть личинки цілих родин різних рядів комах: із ряду жуків — короїди, вусачі, златки, деякі довгоносики, капюшонниці і супроводжуючі їх хижі жуки (карапузики, плоскотілки, вузькотілки); з ряду метеликів — склівки, деревоточці, підкоркові листовійки; з ряду перетинчастокрилих — рогохвости і стеблові пильщики; з ряду двокрилих — галиці.

Дуже схожі форми личинок різних і філогенетично далеких рядів комах при однаковому способі їх життя (мінери, галоутворювачі, стовбурові жителі) — явище, яке називається в науці конвергенцією.

На кожному виді рослини формується властива йому фаунула (маленька фауна) комах-фітофагів, а разом з ними — і ентомофагів. (Фаунулу деякі вчені звуть консорцією.) Специфічні й фаунули родів рослин і цілих їхніх родин. Різні й складні фауни комах різних біотопів з характерною для них рослинністю.

Кількість видів комах-фітофагів на різних видах деревних і трав'янистих рослин неоднакова, але завжди їх багато десятків.

З комахами пов'язано багато видів грибів і бактерій, що живуть усередині тіла комах як симбіонти, є їжею багатьох комах, паразитують на комахах, використовують комах як переносників їх з рослини на рослину. Фауна комах-грибоїдів (міцетофагів) на території європейської частини СРСР невелика (близько 600 видів). Це, головним чином, види твердокрилих (скритоїди, грибовики, грибоїди та ін.) і двокрилих (грибні комарики, грибні мушки, галиці, горбатки). Грибами живиться і гусінь деяких метеликів. Грибний міцелій у грунті й підстилці — основне джерело живлення для первиннобезкрилих комах, личинок нижчих двокрилих і дрібних клопів. Комахи живляться плодовими тілами, міцелієм і спорами деревних грибів (трутовиків), шапкових грибів, порхавок, цвілевих грибів. Тому місце існування комах-міцетофагів є трутовики, підстилка і дерновий горизонт грунту, підкоровий простір ослаблених і відмираючих дерев, пні, лісовий відпад, шапкові гриби (їстівні і неїстівні), рідше — міцелій і плодові тіла грибів — паразитів рослин. У гніздах термітів і мурашок трапляються культури грибів, якими ці комахи живляться. Чиста культура грибів підтримується міцелієм і спорами, що зберігаються у глоткових мішечках мурашок і в кишечнику термітів. Грибні сади мурашок і термітів настільки необхідні, що без них розвиток комах не завершується. Культивують гриби для живлення личинок й деякі короїди та жуки свердлики. У деяких мух галиць грибний міцелій вистилає внутрішню поверхню гала. Цим міцелієм і живиться личинка.

Симбіонтні бактерії, що перетравлюють клітковину, є в багатьох комах. Зокрема, вони є в личинках мух, які живуть у грунті. Проникаючи в рослини, ці бактерії спричиняють гниття рослинних тканин, а комахи використовують продукти гнильного розкладу. Бактерії мі-

стяться завжди в кишечнику личинок та дорослих мух і потрапляють до рослин разом з яйцями. Симбіоз комах з грибами (і живлення ними) та бактеріями — поширене, але недостатньо вивчене явище.

Комахи (особливо види з позакишковим травленням — цикади, попелиці, клопи, трипси) є вірусоносіями і поширювачами вірусних хвороб рослин. Комахи поширюють грибні і бактеріальні хвороби рослин. Небезпечне захворювання стовбурів і гілок дуба — оперізуючий рак — поширюється великою дубовою попелицею. Масова загибель в'язових на Україні від голландської хвороби пов'язана з масовим розмноженням в'язових заболонників, які передають інфекцію від дерева до дерева. Плодова гниль яблук і груш поширюється жуками-трубкокрутами, бактеріози коробочок бавовнику — люцерновим клопом. Багато бактерій заражають рослини після свого розвитку в організмі комах. Це, зокрема, бактерії, які спричиняють в'янення огірків.

Гриби і бактерії, що паразитують на комахах,— широковідоме явище. Захворювання, спричинювані ними, часто стримують масове розмноження комах. З ентомопатогенних грибів особливо відомі емпуза й ентомофтора, які уражають багато видів лускокрилих, прямокрилих, попелиць, клопів, цикад, хлібних жуків і деяких двокрилих. Гриб кордицепс уражає близько 200 видів комах. На кокцидах і білокрилках паразитує багато видів сумчастих і незавершених грибів; з незавершених — добре відомий гриб-паразит несправжніх щитівок цефалоспоріум. Цефалоспороз соснового пильщика зменшує його чисельність більше, ніж усі паразити, разом узяті. Також поширені гриби мюскардини, які уражають лускокрилих, жуків і багато видів комах інших рядів. Відомі такі бактеріальні хвороби: гнильці личинок медоносної бджоли; бактеріози багатьох видів гусениць, що спричиняються бактерією «чудесна паличка»; стрептококова хвороба непарного шовкопряда і хвороби личинок жуків пластинчастовусих, спричинювані видами роду мікрококус. У тілі комах живе велика кількість бактерій: тільки з личинок травневого хруща західного виділено близько 150 штамів (чистих культур) бактерій і деяких грибів. Ентомопатогенні бактерії нешкідливі для хижих і паразитичних комах.

Майже 500 видів рослин на всіх материках Землі — комахоїдні. В СРСР відомо 20 видів таких рослин (з них в УРСР — 11) з двох родин: росичкових і пухирникових. Ці невеликі рослини ловлять комах за допомогою різних принад і пристосувань, виділяють ферменти, які розщеплюють тваринні білки, і мурашину кислоту, що активізує ферменти і не допускає гниття комахи, яка повільно перетравлюється. Деякі комахоїдні рослини виділяють сік, який убиває піймany комаху. Комахоїдні рослини СРСР живуть на заболочених луках і в прісноводних водоймах; це — альдрованда пухирчаста, плаваюча рослина без коренів, різні росички, жирянки і пухирники.

У рослинництві використовується лише близько 13%, в озелененні — близько 10% і для лікування — не більш як 1% відомих видів деревних і трав'янистих рослин. Тому й фауна комах-фітофагів поля, саду, полезахисних лісосмуг якісно бідніша від фаун первинних біотопів.

Значно багатша фауна паркових насаджень. Тут численні види лісових галявин і узлісь, лісової порослі вирубок, типово лісові види, всі види дібровної фауни лісостепової зони, деревоїдні види лук, степів і річкових долин. Парки заселяє багато видів комах аборигенних та іноземних дендрофлор, введених сюди з їхнього природного оточення людиною (з рослинами, лісоматеріалами, грунтом). Значна кількість видів рослин, різноманітність місць існування в парках зумовили активне й пасивне заселення їх деревоїдними і травоїдними видами (і наступними за ними ентомофагами) з різних біотопів.

Усі рослиноїдні комахи поділяються на жителів трав'яного покриву (хортобіонти), деревних рослин (дендробіонти), грунту (едафобіонти) і водойм (гідробіонти). У перших трьох групах є види сокосмоктальні і тканиногризучі; для гідробіонтів характерні тільки тканиногризучі.

Сокосмоктальні види комах завжди живуть на поверхні рослин, деякі з них (попелиці, цикади, окремі кокциди) — на коренях. Ці комахи часто спричиняють утворення різних спотворень заселених ними органів (листків, пагонів, бруньок). Тканиногризучі комахи (мінери, прихованостовбурові) живуть на поверхні

і всередині рослин, не порушуючи форми заселених ними частин і органів рослини або ж спричиняючи утворення пухлин, галів і різних спотворень. Чимало цих комах у різних фазах є мешканцями різних біотопів, наприклад: травневий хрущ у фазі імаго — дендробіонт, у фазі личинки — едафобіонт.

Головну роль у житті рослин відіграють такі групи комах.

Відкритоживучі гризучі: лускокрилі — щіткохвости, п'ядуни, білани, голуб'янки, совки, багато видів інших родин; твердокрилі — листоїди, довгоносики, хрущі й деякі види інших родин; перетинчастокрилі — пильщики; прямокрилі — саранові і коники; шкірокрилі — щипавки.

Відкритоживучі смоктальні: рівнокрилі хоботні — цикади, листоблішки, білокрилки, філоксери, хермеси, попелиці, деякі червчики; напівтвердокрилі (клопи) — сліпняки, підкорники, щитники і види інших родин; трипси (бахромчатокрилі).

Листокрути смоктальні: рівнокрилі хоботні — попелиці.

Листокрути гризучі: лускокрилі — листовійки, молі-строкатки; перетинчастокрилі — деякі пильщики; твердокрилі — жуки-трубкокрути.

Мінолистокрути: лускокрилі — деякі молі-строкатки.

Ткачі: лускокрилі — горностаєві молі; перетинчастокрилі — пильщики-ткачі.

Мінери відкритоживучі: лускокрилі — чохликові молі й деякі молі-строкатки.

Мінери внутрішньотканинні: твердокрилі — деякі слоники; лускокрилі — багато видів різних родин; двокрилі — мінуючі мушки; перетинчастокрилі — пильщики-мінери.

Галоутворювачі і збудники тератозів: рівнокрилі хоботні — листоблішки, хермеси, попелиці, філоксера виноградна; двокрилі — мухи-галиці; перетинчастокрилі — горіхотворки, деякі пильщики.

Смоктальні з ізолюючими тіло покривами: рівнокрилі хоботні — щитівки, несправжні щитівки, подушечниці, кермеси, червчики.

Квіткоїди, насіннєїди і плодожили: твердокрилі — деякі довгоносики, зернівки, бронзівки, трубкокрути;

лускокрилі — плодожерки, вогнівки, деякі п'ядуни; двокрилі — галиці, строкатокрилки.

Бурильники (мінери) стебел, пагонів і гілок: лускокрилі — деякі листовійки, стебловий метелик, фруктова міль; твердокрилі — деякі короїди, вусач-крихітка, хлібні блішки, деякі довгоносики; перетинчастокрилі — деякі пильщики; двокрилі — галиці, шведська муха, зеленоочка; рівнокрилі хоботні — цикади (пропилюють тканини під час відкладання яєць).

Прихованостовбурові й коренежили: лускокрилі — склівки, червиці, тонкопряди, підкорова листовійка; твердокрилі — златки, вусачі, довгоносики, короїди; перетинчастокрилі — рогохвости, дубова-брунько-коренева горіхотворка, стеблові пильщики.

Грунтоживучі коренеїди: твердокрилі — ковалики, блішки, хрущі, довгоносики; лускокрилі — совки; прямокрилі — капустянка; рівнокрилі хоботні — деякі попелиці; двокрилі — справжні мухи, мухи дзюрчалки, довгоніжки.

Перелічені групи комах — домінуюча фауна фітофагів на полях, у садах, лісах і зелених насадженнях.

Динаміка кожної групи комах обумовлюється переважно конкурентними взаємовідношеннями під час заселення одних і тих самих органів рослини (листогризучі ⇄ галоутворювачі, листогризучі ⇄ листосмоктальні), послідовністю заселення, збільшенням або зниженням біомаси, коли одна група підготовляє оптимальні умови живлення для іншої (коренежили → стовбурові → листоїди, листогризучі → стовбурові). Відкритоживучі гризучі — частіше олігофаги і поліфаги, смоктальні — монофаги і рідко олігофаги; прихованоживучі — переважно монофаги і рідше олігофаги; напівприхованоживучі (які спричиняють тератози, що живуть у грунті, листокрути, смоктальні з ізолюючими тіло покривами) — монофаги, олігофаги і поліфаги.

Розвиток фізіологічно досконалішого травлення з більш повним використанням їжі неминуче обмежує кількість видів рослин живлення і приводить до використання комахами тільки окремих органів рослин, соку, нектару, пилку і певних тканин з механічною (скручування листків, стягування їх павутиною у кормові гнізда і т. п.) та фізіологічною (гали, тератози) підготовкою їх до живлення.

Паросткові бруньки ялини, перетворені хермесами в гали.

Гали на черешках листків, спричинені тополевою спіральноголовою попелицею.

Взаємозв'язки з рослинами — найважливіший фактор формоутворення в комах. Так, протягом третинного періоду, що передував сучасному, змінювались флористичні області, виникали нові види рослин. І до всіх цих змін комахи могли пристосовуватись виникненням нових форм з іншим метаболізмом. Популяції, види і роди, що не пристосувалися, вимирали, а їх місце займали популяції інших, більш пластичних видів.

Формоутворення у рослиноїдних комах відбувається і тепер. З переходом на живлення іншим видом рослини виникають нові біологічні форми і види (види-двійники). Наприклад, на хмільниках виник вид-двійник липового пильщика — хмельовий пильщик. Біологічні форми є у мінуючої мухи на пасльонових, лободі й буряках. Є види-двійники — червиця пахуча березова і вербова, мінливий вусач багатоїдний та лоховий, вербовий листоїд на вербах і березах.

У вимушену ситуацію живлення комахи потрапляють внаслідок розселення, особливо пасивного, введення у насадження або на поля рослин-іноземців чи нових форм і сортів, внаслідок помітної зміни умов існу-

вання і живлення кормової рослини, вимушеного з'їдання рослини живлення, обробленої інсектицидами. При цьому змінюється режим живлення комах, отже, й метаболізм. Наприклад, непарний шовкопряд у європейській частині СРСР живиться переважно листяними породами, а сосною — лише в окремих випадках. Потрапивши в США, він став там най-

Тератози в'язово-смородинової попелиці на листках береста.

небезпечнішим шкідником соснових лісів. У Сибіру його вогнища виникають у ялицевих і модринових насадженнях, у Молдавії — у сосняках і на ялинах, на півночі європейської частини СРСР — у березняках і вербових заростях. Монашка багатоїдна, але в північно-західних районах європейської частини СРСР її вогнища формуються в ялинниках, на решті території — у соснових лісах і чистих соснових культурах.

У монофагів і вузьких олігофагів процес адаптації до нової рослини утруднений і можливий, якщо заселяються лише ослаблені нові рослини, на яких розвивається кілька поколінь. Нащадки їх уже здатні «освоїти» нову рослину у фізіологічно нормальному її стані.

Вогнища шкідливих комах завжди виникають в ослаблених деревостанах, при низькій агротехніці польових культур, у запущених плодових садах. Коливання чисельності комах-фітофагів значною мірою пов'язані з якістю їжі: в оптимальних умовах вирощування вироблена в історичному розвитку стійкість або недоторканість рослини виявляється повністю, а в несприятливих — ця біологічна особливість рослини пригнічена. У лісопарках, парках, дендропарках, ботанічних садах, насадженнях заселених територій дерева і кущі рідко ростуть в оптимальних або нормальних умовах. Тому саме тут особливо часто бувають спалахи розмноження комах, виникають вогнища небезпечних смоктальних і стовбурних шкідників, часто масово розмножуються листохвоєгризучі.

Гусениці горностаєвої молі з'їли все листя й заткали всі дерева павутинням, де і залялькувалися.

Комахи-антофіли й ентомофільні рослини. Величезна кількість (понад 80%) видів квіткових рослин розмножується тільки за допомогою комах. Надзвичайна різноманітність форм і забарвлення суцвіть та квіток, а також нектар ентомофільних рослин виникли і розвивались з участю комах і для приваблювання їх. Десятки тисяч видів комах перехресно запилюють рослини, що підвищує життєдіяльність їх. Перенесення пилку з квітки на квітку, живлення нектаром обумовили різноманітність морфологічних пристосувань, спеціалізацію будови комах, за якою безпомилково відгадуються комахи-антофіли. Ентомофільні рослини і комахи-антофіли невід'ємні, їх самостійне життя неможливе. Змінюючи ландшафти своєю господарською діяльністю, людина може безповоротно знищити величезну виробничу силу природи — комах-антофілів і збіднити світ рослин.

У рослин і комах дивовижна досконалість взаємних пристосувань, що вироблялась мільйонами років. Напровесні зацвітає лісова рослина первоцвіт. В одних квітках його тичинки заховані глибоко в трубочці віночка, а приймочка маточки виглядає з віночка, в інших вона знаходиться нижче від тичинок. Це пристосування до перехресного запилення комахами. В одній квітці іванчаю утворюється 25 мг нектару, який приваблює велику кількість комах. Наші орхідеї — зозулині сльози, венерині черевички, зозулинець, любка дволиста й інші — чудово пристосовані до запилення комахами.

Комахи-антофіли: 1 — джмелі; 2 — голуб'янка.

При цьому для кожного виду характерний свій вид антофіла. Наприклад, запилювачами квіток любки дволистої є нічні метелики. Просунувши хоботок у квітку за нектаром, метелик доторкається до грудочки липкого пилку. Грудочка прилипає до голови, і метелик переносить її на іншу квітку. Гвоздикові — смілка, мильнянка, горицвіт — не плодоносять без участі комах. Їх запилюють зернові совки. Метелики відкладають у квітки яйця, а гусениці живляться насінними зачатками і молодим насінням, якого вистачає і для гусениць, і для розмноження рослин. Деякі види метеликів голуб'янок так само взаємозв'язані з бобовими (заячою конюшиною, міхурником) і розоцвітими (родовиком) рослинами.

Завезена в Австралію червона конюшина тривалий час не давала насіння, аж поки туди не завезли джмелів. Вони добре прижились, і конюшина стала давати великі врожаї насіння. Чудовий приклад взаємопристосування рослини і комахи — це взаємозв'язок інжира і його вузько спеціалізованого запилювача-бластофаги. Суцвіття інжира — порожнисте м'ясисте урноподібне утворення з маленьким отвором на верхівці. Через цей

отвір і проникають у суцвіття самки бластофаги. На одних деревах розвиваються суцвіття-урни з тичинковими і короткоматочковими квітками, на других — з тичинковими і довгоматочковими (тичинкові квітки знаходяться у верхній частині суцвіття). Самка бластофаги відкладає яйця в короткоматочкові квітки, що перетворюються потім у гали з личинкою всередині. Із галів виходять самки і самці. Запліднені й вимазані пилком самки залишають «рідне» суцвіття і проникають в суцвіття з довгоматочковими квітками. Там пилок з їхнього тіла потрапляє на приймочку квіток, але самки бластофаги яєць не відкладають. Цьому заважає короткий яйцеклад, який не дістає до зав'язі. Восени на деревах утворюються суцвіття з короткоматочковими квітками, в яких і зимує бластофага. Навесні на цих деревах розвиваються такі самі суцвіття і в них завершується розвиток комах. Улітку довгоматочкові квітки розвиваються в суцвіттях інших дерев. Без бластофаги дикий і напівкультурний (смирнський) інжир, який розводять в Італії та Греції, плодів не дає. Тому серед гілок напівкультурного і деяких сортів культурного інжира розвішують гілки дикого із суцвіттями, з яких мають вилетіти бластофаги.

Величезна різноманітність взаємозв'язків ентомофільних рослин з комахами виявляється у формі і забарвленні квіток, їх запахах, реагуванні на зміни погоди протягом доби тощо. Велика армія запилювачів адаптувалася до всіх цих специфічних, морфологічних та фізіологічних особливостей квіткових рослин.

Найважливіший ряд серед комах-антофілів — перетинчастокрилі. Багато видів справжніх пильщиків, оси сколії і тіфії, шляхові й риючі і складчастокрилі оси живляться пилком і нектаром квіток, що міститься неглибоко. Життя справжніх бджіл повністю пов'язане майже з 90% видів квіткових рослин. До підродини примітивних бджіл колетесів і прозописів входять досить діяльні відвідувачі квіток рослин. Найчисленнішими родами в підродині короткохоботних бджіл є бджоли андрени і галікти. Більшість видів серед них — олігофаги, тобто пов'язані з невеликою кількістю видів рослин. Бджоли мегахіліни — підродина з великою кількістю родів і видів, що мають різноманітну біологію, але всі вони — діяльні антофіли й тісно пов'язані з

різними видами рослин. До них належать осмії (порожнинні бджоли), камені́рки, шаповали, смолільниці, листорізи і бджоли-теслярі; у них є густа черевна щітка для збирання пилку.

Підродина джмелів об'єднує справжніх джмелів і джмелів-зозуль (паразитуючих у гніздах джмелів). У гніздах джмелів буває до 500 особин. Звичайні розміри сім'ї — 150—250 особин. Джмелі — найкращі запилювачі конюшини. Підродина благородних бджіл невелика за кількістю видів, але має дуже велике значення в природі внаслідок великої чисельності кожного з них. Це європейська, карпатська, кавказька, італійська (золотиста), африканська (єгипетська), велика, мала і карликова індійські медоносні бджоли та ін.

Двокрилі в дорослій фазі — жителі повітряного середовища. Більшість їх видів — споживачі нектару, а деякі й пилку (особливо дзюрчалки). Це другий за значенням для квіткових перехреснозапильних рослин ряд комах, до якого входить багато родин, родів і видів: мокреці, що живляться нектаром і пилком; гедзі, самці й самки яких до запліднення живляться нектаром; довгохоботниці, що смокчуть із квіток нектар; львинки і дзюрчалки — діяльні переносники пилку багатьох видів рослин; нектар, як додаткове живлення, необхідний товкунчикам; великоголовки і строкатокрилки завжди разом зустрічаються на квітках багатьох видів трав'янистих рослин; тахіни — знищувачі найнебезпечніших лускокрилих, що потребують додаткового живлення нектаром, і багато інших.

Переважна більшість видів ряду лускокрилих мають розвинений хоботок, довжина якого відповідає глибині, на якій міститься нектар у квітках. Німфаліди, білани, подалірії, бархатниці (сатири), совки, деякі вогнівки, строкатки і види багатьох інших родин пов'язані з великою кількістю видів квіткових рослин. У первинних молей хоботок короткий, і вони відвідують квітки, у яких нектар міститься неглибоко. Зубаті первинні молі зберегли жувальний ротовий апарат і живляться пилком.

Серед жуків також немало видів, що переносять пилок з квітки на квітку. Це шкіроїди, малинові жуки, блищанки, фалакриди, вузькокрилки і горбатки (більшість видів), пилкоїди та ще кілька видів.

Перехресне запилення квіткових рослин за допомогою комах — найдавніша і найцінніша функція комах у житті природи. Ця діяльність в історичному розвитку квіткових рослин і комах вела до спеціалізації й ускладнень взаємних пристосувань, що спричинили вузький симбіоз рослини і комахи. У комах вироблялись умовні рефлекси на аромат, забарвлення і будову квіток. Рослини пристосовувалися «до приймання» певних груп комах і навіть видів їх, про що свідчить будова конюшини і джмеля, люцерни і поодиноких бджіл, трубчастих квіток і метеликів, розоцвітих і мух, інжира й бластофаги і т. д. Для виявлення потрібної рослини, для повторних відвідувань її комахи мають відповідні хемо- і фоторецептори, центри інтегрування цих і пов'язаних з ними сприймань. Антофіли «запам'ятовують» місцевість, де ростуть нектароносні й пилконосні рослини, форму і забарвлення квіток та суцвіть, сигнальні вказівки на наявність і місцезнаходження у квітках рослин нектару, безпомилково летять до рослини з великим взятком і не відвідують «використані». Бджоли-розвідниці сигнальною поведінкою «повідомляють» про місцезнаходження взятку, відстань до нього і кількість нектару й пилку. Багато чого у поведінці комах-антофілів ще не вивчено.

Розмноження ентомофільних рослин цілком залежить від комах-антофілів. Тому на сучасному етапі втручання в біосферу треба не тільки зберігати, а й посилювати фауни антофілів. А це потребує невідкладного вивчення як самих фаун, так і рослин, кормових ресурсів видів комах-запилювачів, умов життя комах-антофілів, місць виявлення й охорони вогнищ цих комах у різних ландшафтах, особливо на територіях інтенсивної перебудови біоценозів.

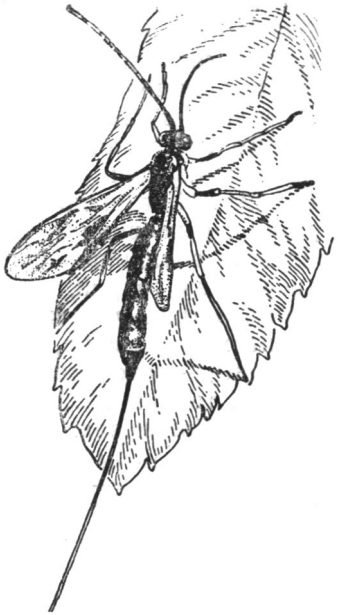
4

КОМАХИ У СВІТІ ТВАРИН

Внутрішні і зовнішні паразити безхребетних (у тому числі й комах) і хребетних майже всіх класів, хижаки-знищувачі членистоногих, молюсків, червів, мальків риб, пуголовків, напівпаразити, або паралізатори, нахлібники комах-антофілів, некрофаги, і копрофаги, переносники і проміжні хазяїни збудників багатьох захворювань тварин, незамінна їжа хребетних усіх класів (особливо птахів, плазунів, земноводних і риб) — таке значення комах у житті тварин у біоценозах і в антропобіоценозах. Комахи були їжею давніх комахоїдних ссавців (з мезозою) — предків сучасних ссавців суші і океану.

Серед комах-зоофагів (хижаків, паразитів, паралізаторів, кровососів) є монофаги, олігофаги і поліфаги. Багато видів кожної трофічної групи починають шукати жертву з пошуку місць її життя. Ці види ніби запам'ятовують (умовний рефлекс) зв'язок жертви з конкретним місцем життя її і, знайшовши його, розпочинають пошук жертви.

Величезну групу за кількістю видів становлять комахи, які паразитують на рослиноїдних комахах. Їх об'єднують під назвою ентомофаги — винищувачі комах. В ентомофагів дивовижна здатність визначати «доцільність» відкладання яйця в певну вікову стадію жертви, придатну для живлення і розвитку личинки. Деякі їздці роблять це навіть через товщу кори дерева. Ентомофаги-паралізатори паралізу-



Їздець ефіальт — паразит личинок стовбурових жорстококрилих.

ють личинки жертви, безпомилково вражаючи певний нервовий вузол. У всіх цих випадках поведінка ентомофага контролюється хеморецепторами і, напевне, рецепторами електромагнітного поля, що містяться на яйцекладі. Самка їздця пецилогоналоса відкладає до 10 000 яєць на листя рослин. Гусениці, які живляться цією рослиною, проковтують яйця разом з шматочками листків, які вони з'їдають. У кишечнику гусениць з яєць виходять личинки, які проникають у порожнину тіла гусениці. Але якщо в гусениці немає личинки паразита іхневмона, яка є хазяїном личинки пецилогоналоса, вони не розвиваються. Остання проникає в кишечник жертви і, досягнувши четвертого віку, виходить з тіла хазяїна й доїдає його.

Плодючість їздців здається інколи фантастичною, але вона пояснюється трудністю знаходження хазяїна. Наприклад, еухариди (паразити мурашок) відкладають до 15 000 яєць у колоніях попелиць і просто на землю. Личинка чіпляється за волоски на лапках мурашки і так потрапляє в мурашник. Там личинка стає ектопаразитом личинок мурашок і вбиває їх.

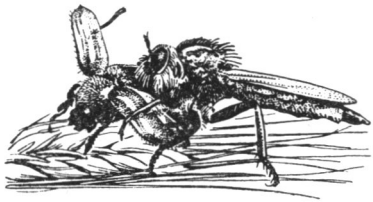
Більшість видів їздців відкладає від кількох десятків до кількох сотень яєць. Але для багатьох з них характерна *поліембріонія:* з одного яйця розвивається від 2 до 2 000 зародків. Плодючість переважної більшості їздців зумовлюється додатковим живленням на квітках рослин і гемолімфою (кров'ю) хазяїна. В останньому випадку їздець проколює яйцекладом шкіру комахи-хазяїна і злизує з ранки гемолімфу, або, встро-

мивши в тіло жертви, яка знаходиться у коконі всередині тканин рослини, яйцеклад, виділяє секрет додаткових статевих залоз, який застигає навколо нього. Витягнувши яйцеклад через трубочку, що утворилася із застиглого секрета, їздець живиться соками хазяїна (трубочка еластична і міцно тримається у тілі жертви). Додаткове живлення необхідне для переважної більшості паразитичних комах, тому в дорослій фазі вони — антофіли і кровососи. Лише небагато видів у дорослій фазі не живиться.

Ми розглянули лише деякі особливості життя паразитичних перетинчастокрилих з підряду стебельцевих або стебельцево-черевних. Величезна кількість видів їх входить у надродину їздці з родинами справжні їздці (іхневмони), браконіди, афідіїди (паразити попелиць). Їздці паразитують на найрізноманітніших комахах і павуках.

Хальциди — яйцеїди і паразити переважно дрібних комах; проктотрупіди — паразити яєць комах і дрібних видів їх; сколії паралізують личинок жуків родини пластинчатовусих, які потім стають їжею личинок сколій. Складчастокрилі оси вбивають комах і заготовляють їх для своїх личинок. Риючі, або сфекоїдні, оси паралізують комах та павуків і відкладають на них яйця. Личинки, що вийшли з яєць, живляться жертвою. Серед мурашок багато видів — хижаки, які знищують велику кількість відкритоживучих комах-фітофагів, особливо гусінь лускокрилих. Дуже багато видів мурашок, які живуть у симбіозі з попелицями, що виділяють падь (екскременти з великою кількістю цукру). Мурашки охороняють попелиць від їхніх ворогів, заносять самок на зиму в мурашник, переносять попелиць на соковиті молоді пагони. Тому колонії попелиць з мурашками розвиваються швидше, і чисельність таких видів попелиць значно вища, ніж видів без мурашок. У мурашниках живе багато видів комах. Серед них — стафіліни, які виділяють п'янкі речовини. Мурашки злизують ці речовини з тіла стафілін, а стафіліни поїдають яйця і личинок мурашок. Мурашники з великою кількістю стафілін швидко гинуть.

У житті тварин величезне значення комах з ряду двокрилих. Серед них особливо виділяються двокрилі кровососи з родин бабочниці (москіти), комарі, мошки,



Хижа муха ктир із жертвою (хрущем).

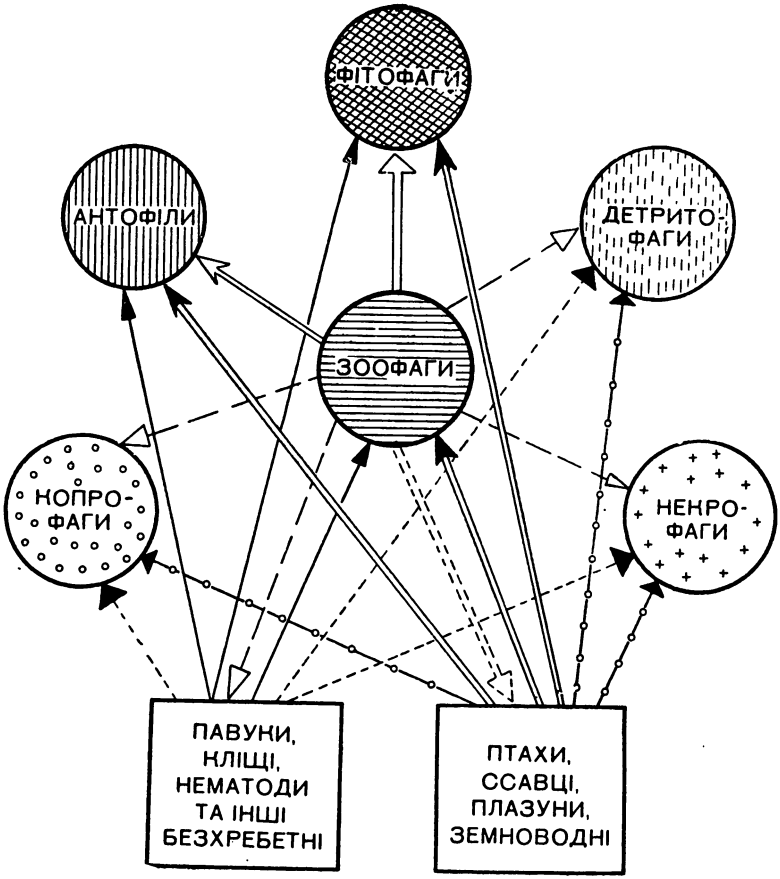
комарики жагучі й гедзі; хижі двокрилі з родин ктирі і дзюрчалки; двокрилі ендопаразити ссавців і комах з родин оводи, падлові мухи, сірі м'ясні мухи і тахіни. Ектопаразитами ссавців і птахів є мухи з родини кровососки. Під загальновідомою і влучною назвою «гнус» об'єднуються перші п'ять родин ряду двокрилих. У Сибіру і в європейській частині СРСР від мошок, комарів, жагучих комариків і гедзів страждають теплокровні тварини, на південному сході країни їм завдають шкоди ще й москіти. Усі види родин комплексу «гнус» — поширювачі тяжких захворювань тварин і людини. Численні укуси цих комах спричиняють тяжкі отруєння і набряки внутрішніх органів, що призводять до смерті. Виникають вогнища трансмісивних захворювань — туляремії, японського енцефаліту, вісцерального лейшманіозу (при якому тяжко уражаються печінка, селезінка, кістковий мозок), малярії, енцефаломіеліту коней та інших тяжких захворювань тварин і людини. Мухи-кровососки птахів і ссавців, бджолині мухи-воші, мухи-горбатки — паразити бджіл і мурашок, мухи-термітниці — паразити термітів. Комахи з рядів блохи, воші й пухоїди (кровососи і паразити теплокровних тварин) — усі вони, а також «гнус» та інші наведені двокрилі помітно впливають на динаміку чисельності тварин, на яких паразитують, і порушують життя біоценозів. Досить складні взаємозв'язки комах різних трофічних груп між собою і з іншими тваринами в різних біоценозах.

Серед безхребетних тварин важливе значення в житті комах мають павуки, кліщі й нематоди. Багато павуків — це їжа, яку заготовляють про запас для своїх личинок деякі перетинчастокрилі. Павуки ж регулюють чисельність комах-фітофагів. До ентомофагів належать павуки-тенетники, кругопряди (наприклад, хрестовики), павуки-вовки, листові павуки, павуки-бокоходи, павуки-скакуни, підстилкові павуки та павуки інших родин.

Жертвами павуків є жуки, злакові мухи, мухи-галиці, мухи інших родин, попелиці, хермеси, багато комах-антофілів і зоофагів, клопи, саранові, багато дрібних лускокрилих та інші комахи. Самі павуки — жертви багатьох шляхових ос. Чисельність павуків у біоценозах досить значна. Так, у брянських лісах на одному гектарі живе майже мільйон особин різних видів павуків, і якщо їх мінімальна здобич — 5—10 особин комах за добу (в окремих випадках у тенетах хрестовика налічувалося до 500 особин), з яких 3—5 фітофаги, то знищених виявлялось 3—5 мільйонів особин комах-фітофагів (за добу), а серед решти — добра половина кровососів і поширювачів тяжких захворювань теплокровних тварин і людини. На павуках паразитують їздці; їхні личинки знищують яйця павуків у коконах і самих павуків, але вони істотно не впливають на чисельність павуків. Значно небезпечніші для павуків оси помпіли, паразитичні мухи.

Кліщі фітосеїди живляться попелицями, листоблошками, кокцидами. Багатоїдні хижаки — носаті кліщі, що живуть під корою, у рослинних залишках, у мохові й у ґрунті, знищують багатьох дрібних комах. Червонотілкові бархатисті кліщі знищують попелиць, листоблошок, кокцид, яйця комах, дрібну гусінь, лускокрилих. У личинковій фазі ці кліщі — ектопаразити багатьох комах, особливо жуків, пов'язаних у циклі свого розвитку з грунтом. Самки червонотілкових кліщів відкладають у грунт понад 4000 яєць. Водяні кліщі гідрахнели — паразити водяних комах у личинковій фазі і хижаки личинок водяних комах у дорослій фазі.

Круглі черви — паразити комах, належать до трьох класів: нематоди, волосатики і скреблики. Нематод часто називають ентомогельмінтами (на відміну від паразитів рослин — фітогельмінтів). Понад 1000 видів комах — хазяїни цих червів і, очевидно, кількість видів комах-хазяїнів безперервно і швидко зростає. Одні види нематод живуть у кишечнику комах, інші — в усіх внутрішніх тканинах і органах — жировому тілі, мальпігієвих судинах, трахеях, гонадах, у навколосерцевій порожнині. Чимало нематод — ектопаразити, які живуть під крилами комах у міжсегментарних ділянках зовнішнього скелета, у ротовому апараті. Хазяїнами цих червів є багато твердокрилих (пластинчастовусі, короїд-



Зв'язки комах у світі тварин (спрощена схема).

Кола — функціонально-біоценотичні групи комах; прямокутники — інші тварини. Подвійні й одинарні стрілки — найважливіші зв'язки, пунктирні стрілки — другорядні; темні наконечники стрілок — зв'язки хребетних і безхребетних тварин з комахами; світлі — зв'язки у класі комах.

ди, вусачі, довгоносики), лускокрилі (білани, горностаєві молі, щиткохвости, п'ядуни), двокрилі, напівтвердокрилі, прямокрилі (саранові й капустянка), таргани. Волосатики паразитують на комахах, що живуть у прісноводних водоймах. Скреблики в личинковій фазі —

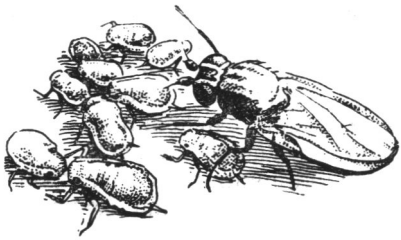
порожнинні паразити комах, дорослі — паразитують у кишечнику хребетних, остання (третя) личинкова стадія (акантелла) життєздатна 2—3 роки.

Річна біомаса комах, що досягає 0,5—1,5 т на гектар, переробляє тонни органічних речовин. Суть цього процесу — біотичний кругообіг речовин й енергії, який зовнішньо виявляється в різноманітності біогеоценозів і ландшафтів та функціонально-біоценотичних груп комах, що заселяють їх. Усі вони (фітофаги; зоофаги, антофіли, детритофаги, копрофаги, некрофаги та інші) як їжа багатьох безхребетних і хребетних (див. схему зв'язків комах у світі тварин, с. 84) формують тваринний світ різних ландшафтів.

Розглянемо зв'язки комах усередині класу та з іншими тваринами, за рядами, до яких належать різні форми паразитування і живлення тканинами тварин, використання тварин як «постачальників» їжі для комах-нахлібників.

Ряд блохи. Небезпечні кровососи і переносники чуми. Паразитують на гризунах, копитних, свійських тваринах. Кровосисною є доросла фаза, а личинка живиться органічним пилом. В СРСР відомо близько 250 видів бліх, переважно паразитів ссавців, але деякі види живуть і на птахах.

Ряд двокрилі, або мухи. У цьому великому за кількістю видів ряді чимало ендо- й ектопаразитів, кровососів і навіть хижаків. Багато з них у дорослій фазі — нешкідливі комахи і навіть корисні антофіли, інші — саме в цій фазі є ектопаразитами, кровососами і хижаками, а в личинковій — живляться органічними речовинами, що розкладаються, отже, корисні як санітари. Надзвичайно велике значення двокрилих кровососів у поширенні найнебезпечніших захворювань тварин. Три родини мух-кровососок паразитують на ссавцях, птахах і бджолах. Одна включає крилаті й безкрилі форми, що живуть на птахах і ссавцях. У родині бджолині воші — три види, які живуть на тілі бджіл. Вони живляться краплею їжі, що її бджола відригує у відповідь на подразнення, спричинювані вошами. Личинки браулід живляться медом і воском бджіл. Віск перетравлюється мікроорганізмами-симбіонтами, що живуть у кишечнику личинки. Три родини оводів у личинковій фазі є ендопаразитами ссавців.



Муха-сріблянка в колонії попелиць, виділеннями яких вона живиться; тут вона відкладає яйця; личинки мухи знищують попелиць.

Родина підшкірні оводи включає види, личинки яких розвиваються у підшкірних жовнах (здуттях) тварин. Особливо небезпечні овод-гачок, овод-травняк і овод-вусоклей, живородні види з родини носоглоткові оводи, самки яких «вибризкують» личинок у носову порожнину тварин, і личинки живуть у носоглотці. Одна самка може заразити 30—50 личинками 10—15 тварин. Тварини дуже виснажуються і часто гинуть. Родина тахіни налічує близько 5000 видів — переважно паразитів комах; небагато з них — паразити різних інших безхребетних, більшість видів — олігофаги, рідше — монофаги; дорослі мухи — антофіли; жертви — переважно лускокрилі, рідше — твердокрилі і клопи. Личинки тахін — ендопаразити. Вони виходять з яєць, відкладених мухами на тіло, рідко — в тіло хазяїна-жертви і на рослини, якими він живиться. У цьому випадку яйця проковтуються і розвиваються у кишечнику хазяїна. Родина сірі м'ясні мухи — споживачі органічних речовин, що розкладаються, але є і паразити тварин, наприклад вольфартова муха, яка відкладає личинки в очі, вуха, ніздрі й на тіло тварин. Родина падлові мухи об'єднує види з металево блискучим забарвленням синіх і зелених тонів. Це поширювачі небезпечних інфекційних захворювань тварин, паразити дощових червів, частина — паразити комах, жаб. Мухи — паразити жаб, після дозрівання яєць рухаються перед жабою доти, доки та не з'їсть їх. У кишечнику з яєць комахи виходять личинки, які проникають у носову порожнину жаби і там розвиваються. Деякі види мух — підшкірні паразити тварин, що спричиняють гнійні рани; інші — розвиваючись у гнійних ранах, швидко загоюють їх, виділяючи в рану алантоїн. У родині справжні мухи деякі види — хижаки й ендопарази-

ти в личинковій і кровососи — у дорослій фазах. Багато видів — поширювачі небезпечних захворювань тварин і людей (на тілі мух виявлено до 6 000 000, а в кишечнику — до 28 000 000 мікроорганізмів-збудників захворювань і яйця глистів). Личинок справжніх мух, осінньої жигалки і багатьох інших видів двокрилих знищують личинки звичайної зубоніжки з цієї ж родини. У тілі бджіл, ос і джмелів паразитують личинки мухи великоголовки.

До родини дзюрчалки, або квіткові мухи, входять мухи середнього розміру і великі з жовтим та іншим яскравим малюнком. Ці мухи часто схожі на ос, бджіл і джмелів, живляться нектаром та пилком і є запилювачами. Багато видів дзюрчалок — хижаки в личинковій фазі; вони знищують попелиць та личинок інших рівнокрилих хоботних; деякі види — нахлібники у гніздах гуртових комах. Горбатки — паразити гуртових бджіл і мурашок-деревогризів. Личинки їх розвиваються у голові цих комах. Деякі види горбаток живуть у мурашниках і термітниках. Мухи зеленушки і мухи товкунчики — хижаки в дорослій і личинковій фазах. Ктирі — степові й пустинні хижаки, які вбивають отрутою комах і павуків і висмоктують з них поживні речовини. Личинки ктирів живуть у грунті й полюють на личинок інших комах; личинки ктирів-ляфрій переслідують у деревині личинок вусачів. Мухи дзижчала в личинковій фазі паразитують у гніздах поодиноких бджіл і ос, у кубушках саранових, на гусеницях і в лялечках лускокрилих, деякі види їх — надпаразити (хазяїни — деякі їздці). Родина гедзі — великі й середньої величини мухи-кровососи і переносники збудників сибірки, туляремії, поліомієліту та інших тяжких захворювань. Самці живляться нектаром, соком дерев і солодкими виділеннями попелиць. Самки до запліднення живляться, як і самці, а після запліднення стають агресивними кровососами. Жертви їх — олені, лосі, козулі, гризуни, свійська худоба, птахи (особливо пташенята) і навіть ящірки.

Ряд перетинчастокрилі. У цьому найбільшому (вірогідно, не менш як 200 000 видів) ряді комах особливо багато видів з надродини мурашок.

Різноманітні зв'язки мурашок з іншими комахами і тваринами інших типів та класів. Жовта садова му-

Невід'ємна ланка біогеоценозу лісу — мурашки. Надземна частина гнізда рудих лісових мурашок.

рашка полює на комах у ґрунті й розводить кореневих попелиць; чорна садова — охороняє й розводить попелиць; бура лісова і червонощока мурашки — проміжні хазяїни ланцетовидної двоустки — небезпечного паразита копитних. Руда лісова мурашка — найважливіший регулятор чисельності хвоє- і листогризучих комах у лісах і парках. Мурашка-амазонка нападає на гнізда бурої лісової мурашки, переносить її личинки й лялечки у свій мурашник, де з них розвиваються робочі мурашки. Вони виконують у гнізді амазонок усі роботи, годують їх. Чорна дернова мурашка — проміжний хазяїн сисунів (паразитичних червів), що вражають птахів родини куриних. Мурашка-злодій оселяється біля гнізд видів мурашок більших розмірів і переносить яйця та личинок їх. Ці мурашки не можуть проникнути у вузькі ходи-гнізда мурашки-злодія. Самки рудої лісової мурашки засновують нові сім'ї у гніздах бурої лісової, самки волосистої жовтої — проникають у гнізда чорної садової мурашки і вбивають її самку: поступово нагромаджуються робочі особини волосистої жовтої мурашки, а робочі чорної садової — відмирають.

У надродині бджолині джмелі-зозулі вигодовуються в гніздах справжніх джмелів, бджоли-бродяжки паразитують у гніздах бджіл антофілів — андрен, галіктів та інших. Бджолиний вовк — представник надродини риючі оси, умертвляє бджіл. Оси амофіли паралізують гусениць совок і п'ядунів, сфекси — саранових і коників. У великій надродині осоподібних паразитами

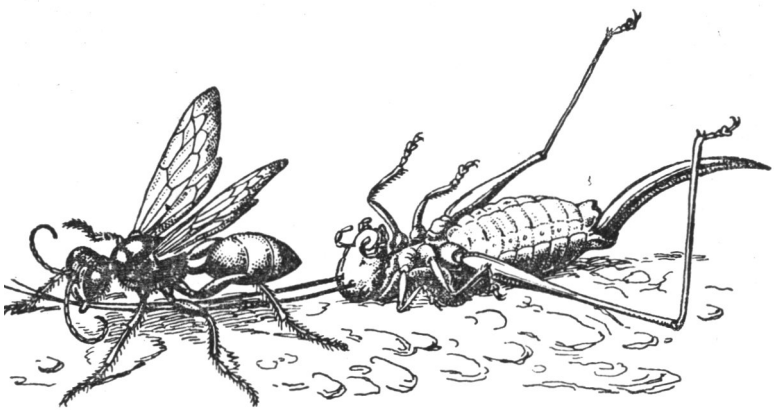
пластинчастовусих жуків є сколії. Шершні вигодовують личинок бджолами (особливо свійськими). Багато інших перетинчастокрилих — діяльні ентомофаги. Зокрема, оси бембекси полюють на мух: для вигодовування однієї личинки їх потрібно до 60 штук. Великоголові оси полюють на мух, трав'яних клопів, цикад, метеликів, жуків. Бугорчаті оси заготовляють для своїх личинок паралізованих ними златок, довгоносиків і листоїдів. Оси пелопеї вигодовують своїх личинок паралізованими павуками. Оси полісти добувають личинок мінуючих пильщиків з листкових мін. Оси сапіги розвиваються у гніздах поодиноких бджіл; личинка оси, що виходить з яйця, з'їдає яйце бджоли, а потім живиться медовим тістом, яке бджола заготовила для своєї личинки. Оси блистянки відкладають яйця у гнізда бджіл і ос, причому всі види блистянок — монофаги; личинки блистянок з'їдають личинок бджіл і ос та заготовлену для них їжу.

Оса калікург нападає на тарантула: його буде паралізовано, і калікург перенесе тарантула в свою нірку для живлення личинок.

Ряд волохокрильці. До нього належать молеподібні комахи, крила яких вкриті волосками. Гусеницеподібні личинки цих комах живуть у воді. Нейрекліпси, як і павуки, роблять різної форми тенета, в які потрапляють різні водяні членистоногі й навіть мальки риб. Гідропсихіди ловлять рачків і водяних комах також у тенета. У личинок плектрокнемій є ловильні мішечки, що нагадують сачки. В них потрапляють різні членистоногі й мальки риб. Ріакофіли поводяться по-хижацьки на дні водойм, ловлячи здобич сильними щелепами, що виступають уперед. Всеїдні личинки фриганей та стенофіл винищують комарів. Личинки волохокрильців, живлячись водяними членистоногими, у тому числі комахами й мальками риб, самі також є їжею риб.

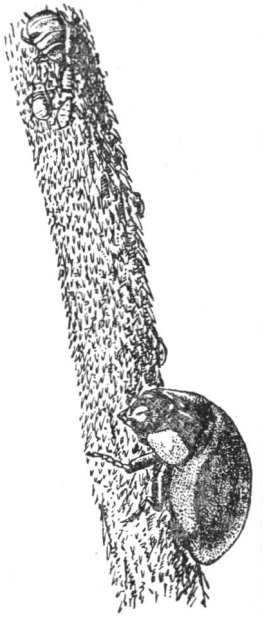
Ряд твердокрилі. Сюди належать хижаки, некрофаги і копрофаги. Вони відіграють велику роль у динаміці численності фітофагів, винищуючи їх на суші й у водоймах як тих, що живуть відкрито, так і всередині рослин.

Наривники, або майки,— напівпаразити поодиноких і гуртових перетинчастокрилих та яйцевих кубушок саранових. Кожна самка майки відкладає кілька тисяч яєць у землю, з яких виходять дуже рухливі личинки — триунгуліни. Вони чатують на квітках бджіл, чіпляються за них і потрапляють у їхні гнізда. Тут триунгуліни з'їдають яйця бджіл, линяють і перетворюються в коротконогих білих личинок з ложковидними щелепами, якими «сьорбають» мед. З'ївши мед, вони перетворюються в несправжніх лялечок, з яких з'являються товсті безногі личинки що швидко перетворюються у справжніх лялечок. Наривники у фазі личинки-триунгуліни розшукують кубушки саранових, з'їдають їхні яйця, багато разів линяють і зимують у стані несправжньої лялечки. Навесні вони перетворюються в справжню лялечку, з якої виходить жук. Так само поводяться шпанки епікаути. Триунгуліни й інші форми личинок ясеневої шпанки розвиваються в гніздах поодиноких бджіл.



Оса сфекс тягне паралізованого нею коника в свою нірку, де личинки оси з'їдять його.

Сонечка за невеликим винятком— родина хижих жуків, які винищують попелиць, хермесів, білокрилок, червчиків, павутинових кліщів, рідше — личинок і лялечок листоїдів, яйця і личинок клопів, маленьких гусениць метеликів. Хижаками є і жуки, і личинки. Семикрапкове сонечко поїдає за день до 300 штук попелиць, коровка стеторус — 140—150 кліщів, а за весь період свого розвитку — від 900 до 2000; коровка сцимнус знищує хермесів на хвойних. На Україні живе понад 70 видів цих маленьких корисних жуків.



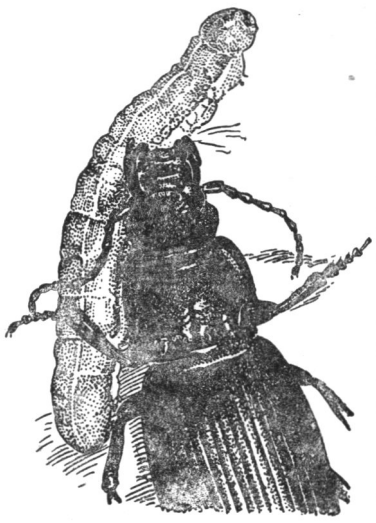
Сонечко закінчує очищати рослину від попелиць.

Личинки жуків-водолюбів — небезпечні хижаки, які знищують мальків риб, полюють на личинок водяних комах. Жуки і личинки родини вертячки — хижаки, які полюють на дрібних мешканців водойм. Жуки-плавунці — ненажерливі хижаки, що знищують у водоймах не тільки безхребетних, а й нападають на пуголовків, жабенят і дрібних риб. У пошуках їжі плавунці можуть перелітати на значні відстані від водойми до водойми.

Родина туруни, за винятком небагатьох видів,— діяльні хижаки, що знищують комах-фітофагів, детритофагів, копрофагів і некрофагів, дощових червів і молюсків. Є серед них види (туруни лебії), личинки яких паразитують на лялечках жуків-листоїдів, а жуки живляться попелицями та іншими комахами з ніжним покривом.

Ряд скорпіонниці. Усі, крім хижих видів родини бітаки, живляться нектаром, трупами тварин і молодим мохом.

Рід сітчастокрилі. Хижаки як в імагінальній, так і в личинковій фазах. Золотоочки — діяльні винищувачі попелиць. Добовий раціон однієї личинки —300—400 попелиць. Ці комахи знищують також медяниць і клі-



Турун карабус з улюбленою їжею — гусеницею метелика нічниці.

щів. Близькі до золотоочок гемеробії — винищувачі попелиць, кокцид і кліщів. Личинки осмілів, що бігають по вологому берегу і на дні водойми, знищують личинок мух і інших комах, які живуть у вологих місцях. Личинки диларів, що живуть у грунті, полюють на різноманітних личинок з ніжними покривами, особливо — на личинок довгоносиків.

Ряд верблюдки. Личинки і дорослі комахи цього ряду — ненажерливі хижаки. Полюють на попелиць, гусениць, личинок двокрилих і короїдів. В окремі роки верблюдки знищують у лісах величезну кількість шкідників, зокрема, яйцекладки непарного шовкопряда, підкорових клопів.

Ряд напівтвердокрилі, або клопи. Багато видів цього ряду — хижаки-кровососи, які живляться гемолімфою членистоногих і кров'ю теплокровних тварин. Клопи-паразити — ектопаразити. Вони смокчуть кров птахів, гризунів, кажанів. Водяні гребляки висмоктують личинок комарів. Хребтоплави — ненажерливі водяні хижаки, що висмоктують різних водяних комах і маленьких рибок. Плавти знищують багатьох личинок водяних комах, висмоктують молюсків і дрібних рибок. У наших водоймах поширені водяний скорпіон і ранатра. Вони нападають на комах, рибок, молюсків, червів та інших невеликих тварин водойм. Водомірки живляться дрібними комахами, що потрапляють на поверхню води.

Клопи-стрибуни і шипоноски, які живуть на берегах водойм.— хижаки-ентомофаги. Клопи-антокориди смокчуть попелиць, кліщів, червчиків, трипсів, дрібних гусениць, личинок жуків дрібних видів. Багато видів

сліпняків — винищувачі кліщів-фітофагів. Щитники — переважно фітофаги, але деякі з них висмоктують личинок комах (наприклад, перил, що знищують личинок колорадського жука).

Ряд воші. У фауні СРСР понад 40 видів цього ряду об'єднані в 15 родів, 5 родин. Ці комахи вивчені недостатньо. Паразитують вони на тюленях, моржах; парно- і непарнокопитних — свинях, конях, верблюдах, слонах, оленях, козах та ін.; на приматах — людині, шимпанзе, гібоні, горилі; на гризунах і комахоїдних — білках, бурундуках, сонях, мишах, полівках, піщанках, ховрахах, хом'яках, зайцях, тушканчиках, пацюках, землерийках; на хижих — собаці, вовкові. Воші — переносники чуми свиней, сибірки, висипного і поворотного тифу, туляремії та інших захворювань. Мабуть, лише на сумчастих (кенгуру та інших) вошей немає.

Клоп-хижак ринокорис із своєю жертвою.

Ряд пухоїди. Дуже дрібні комахи, які паразитують на птахах і ссавцях. Одні види живуть на пір'ї і шерсті, інші — на шкірі, а деякі пташині пухоїди — усередині стрижня пера і в ротовій порожнині птахів. Хазяїни — усі курині, голуби, горобині, гусині, хижаки денні і нічні, мартини, журавлі й багато інших. Із ссавців від пухоїдів страждають примати, копитні, гризуни, порожнисторогі, хижаки, сумчасті й багато інших. Розмножуються комахи на ослаблених тваринах. Такі тварини гинуть від хижаків у першу чергу, вони нестійкі проти інфекційних захворювань. Таким чином, пухоїди — істотний біотичний фактор у житті біоценозів.

Ряд бабки. Ці давні комахи — хижаки, як у личинковій фазі у водоймах, так і в дорослій на суші, у повітрі,— діяльні винищувачі різноманітних комах і мальків риб. Личинки бабок — добрий корм риб. Жертвами крилатих бабок найчастіше бувають комахи-фі-

тофаги і кровососи. Личинки бабок нападають на всіх водяних комах та їх личинок. Бабки сприяють поширенню небезпечного захворювання птахів, особливо водоплавних, простогонімозу, що спричиняється паразитичними червами-сисунами — трематодами. Личинки бабок — проміжний хазяїн цих небезпечних паразитів. Не дивлячись на велике значення бабок у житті водойм і на суші, функціонально-біоценотичну роль їх дуже мало вивчено.

Ряд одноденки — другий давній ряд комах. Деякі види його в личинковій фазі — хижаки; жертви — дрібні личинки водяних комах. Дорослі (крилаті) комахи і личинки — основна їжа риб, у тому числі промислових. Одноденки дуже плодючі: самка відкладає кілька тисяч яєць. Нерідко після відкладання яєць тіла відмерлих комах укривають береги водойм і поверхню води. Живуть дорослі одноденки від кількох годин (більшість видів) до кількох днів.

Ряд богомолові. Це «підстерігаючі хижаки». Жертви у дорослих комах — найрізноманітніші комахи, у личинок — попелиці. Богомоли — дуже ненажерливі хижаки. За період свого життя (близько 3 місяців) вони з'їдають велику кількість комах, серед яких не тільки фітофаги, а й багато антофілів і ентомофагів. З'ївши здобич, богомол займає нерухому «молитовну позу» в чеканні нової жертви. На Україні відомо 4 види (з 20 поширених в СРСР): богомол звичайний живе в лісостеповій і степовій зонах, інші три види — богомол-емпуза, богомол кримський і богомол-ірис — поширені в Криму.

Велика кількість видів комах становить важливі в житті ландшафтів біосфери функціонально-біоценотичні групи некрофагів і копрофагів. Вони відіграють у природі значну роль: без них поверхня нашої планети за короткий строк укрилася б значним шаром трупів хребетних і безхребетних тварин, перемішаних з їхніми екскрементами. Ці групи комах — необхідна ланка у біологічному зв'язку від продуцентів (ті, що виробляють органічну речовину) до редуцентів (мікроорганізмів розпаду і мінералізації органічної речовини), яка забезпечує біотичний кругообіг. Діяльність цих груп комах значною мірою обумовлює і грунтоутворення. І не тільки тим, що закопують або з'їдають і потім повер-

тають у грунт органічні речовини, які розкладаються. Личинки й дорослі комахи розпушують грунт і забезпечують доступ води й повітря у її глибинні шари. У ряді двокрилі особливо багато видів некрофагів (табл. 4) і копрофагів у родинах: квіткові мухи, або дзюрчалки; справжні мухи; падлові мухи, або каліфори; сірі м'ясні мухи, або саркофаги; львинки; горбатки; гнійні мухи, або скатофаги. Личинок цих двокрилих завжди буває багато в субстратах, якими вони живляться. Некрофаги і копрофаги з ряду твердокрилі, або жуки, є в родинах: стафіліни, мертвоїди, пластинчастовусі (у підродинах гнойовики і жуки-носороги), шкіроїди і трокси. Копрофаги є в ряді подури, або ногохвостки; багато з них «беруть участь» у руйнуванні трупів тварин. Некрофаги є й у ряді диплури, або двохвостки. Навіть серед лускокрилих у родині справжніх молей є велика кількість видів, гусениці яких живляться тваринними залишками і відходами (шкірою, рогами, сухим м'ясом, шерстю, перами і т. п.); багато їх з природних місць життя поступово перейшли у первісне житло людини і разом з еволюцією житла і заселенням територій поступово стали синантропами.

Скарабеї священні котять гнойові кулі — їжу для личинок.

Тваринними залишками, що розкладаються, і екскрементами тварин живиться багато видів термітів. Але екскременти термітів ще мають поживні речовини і з'їдаються іншими термітами. Отже, їжа проходить через кілька кишечників, доки повністю не засвоїться колонією термітів.

Велике значення комах у ландшафтах біосфери як їжі хребетних. Для прикладу розглянемо живлення птахів — найважливіших споживачів комах. Комахоїдні птахи вагою до 17—20 г (плиска, мухоловка, синиця) за період живлення в теплу пору року (із середини квітня до середини вересня), одноразового вигодовування пташенят і самостійного живлення пташенят, що оперилися, знищують усією сім'єю близько 1 500 000 комах; птахи завбільшки з шпака або дрозда білобрового — удвоє більше. Комахами, що їх приносять шпаки своїм пташенятам за час від їх виходу з яйця і до того, як вони залишають гніздо, можна щільно набити три шпаківні. Пара великих синиць за період гніздування очищає від комах 40 яблунь. Рожевий шпак за день згодовує своїм пташенятам 360 г саранових, а за гніздовий місяць — понад 10 кг, тобто близько 30 000 комах. Уся сім'я шпаків за місяць знищує 120 000 комах. Така маленька пташка, як мухоловка строката, приносить у гніздо пташенятам за 15—16 днів їх вигодовування понад 1 кг комах (близько 100 000), а великі синиці знищують комах удвоє більше. Ластівка годує своїх пташенят понад 500 раз на день. За кожний приліт до гнізда вона приносить кілька десятків дрібних комах (комарів, мошок, мінуючих мушок та інших двокрилих, попелиць, цикадок, дрібних жуків — не менше 10 тисяч за добу). У шлунку однієї зозулі було знайдено 173 великих гусениці, в іншої — 12 хрущів і 137 гусениць шовкопрядів. Молода зозуля в неволі з'їла за день 18 маленьких ящірок (7—10 см завдовжки), 39 зелених коників, 3 великих лялечок метелика мертва голова, 43 дорослих гусениць білана капустяного, 5 великих личинок хруща, 4 павуків-хрестовиків, 5 борошняних червів і велику кількість мурашиних лялечок. Багато птахів спеціалізується на певних групах комах: крутиголовка живиться мурашками, зяблики віддають перевагу жукам, мухоловка строката вигодовує пташенят переважно дрібними гусеницями, сіра мухоловка споживає головним чином мух; у «меню» великої синиці майже завжди є гусениці різних лускокрилих; дятли спеціалізуються на прихованоживучих стовбурових комахах (особливо короїдах); зозуля полює на волохатих гусениць; іволга живиться головним чином великими голими гусеницями. Але чимало птахів — багатоїдні,

Комахи — основна їжа птахів:

1 — славка годує пташенят; *2* — дятел з їжею у дзьобі; *3* — вівчарик весняний оглядає місце полювання; *4* — біла плиска з гусеницею.

наприклад, воронові (сойка, ворона, галка), горобець домовий.

Комахами живиться переважна більшість видів птахів, у тому числі й зерноїдні та дрібні хижі птахи. З наземних (не водяних) птахів неможливо назвати такого, який би відмовився проковтнути комах. Існування птахів і комах у біосфері — один з найбільших зв'язків (одне з найважливіших зіткнень) у тваринному житті на Землі і одне з найцікавіших явищ за своєю грандіозністю. У комах дивовижні плодючість, засоби і темп розмноження. Потомство однієї пари маленьких цикадок, що дає шість поколінь у рік, могло б досягти на кінець теплої пори 500 000 000 особин. Якби не було умов, що обмежують це збільшення чисельності, комахи давно б укрили планету своїми трупами, пригнітивши усе живе у біосфері. В обмеженні кількості комах значною мірою беруть участь птахи.

Риби, земноводні, плазуни також знищують велику кількість комах. Серед ссавців живляться тільки комахами кажани і деякі прихованоживучі комахоїдні (землерийки, їжаки, кроти). Охоче поїдають комах гризуни.

Одним з могутніх факторів, що спричиняли (і спричиняють) різноманітність форм, кольорів і поведінки комах, було безперервне удосконалення їх у системі трофічних зв'язків у тваринному світі: «здобич — мисливець», або «жертва — хижак», або «об'єкт споживання — споживач». Першому співчлену цих зв'язків обов'язково необхідний свій продуцент — рослина або інший об'єкт живлення. Тому найпростіша форма зв'язків живлення — три компоненти, наприклад, рослина — комаха — птах. У популяції другого співчлена (або першого — у системі «жертва — хижак») обов'язково виявляться особливості, що охороняють його від винищення. Вони удосконалюються й посилюються від покоління до покоління і домінують. Це у свою чергу сприяє виживанню популяції споживача (хижака, мисливця). Захисне, застережне і загрозливе забарвлення, форма тіла і рух, інстинктивна поведінка, пов'язана з ними, це ті особливості комах (жертви), які поширені й еволюціонували у взаємозв'язках з іншими тваринами.

Форма тіла, нерідко й завдяки забарвленню, або нагадує щось нерухоме і неїстівне — гілочку, послід

птахів, листя, уламки кори, насіння рослин, або маскує комах-хижаків.

Часто тіло буває вкрите різними колючими відростками і шипами, нерідко — отруйними або обпікаючими, що попереджають про неїстівність або незручність проковтування подібної істоти. Застережні забарвлення і форма тіла майже завжди пов'язані із здатністю виділяти речовини, які відштовхують «споживача».

Особливо впливають на хижаків застережні забарвлення, форма тіла й органи виділення, коли жертва несподівано з'являється перед ними внаслідок певних рухів. Нарешті, формою тіла і забарвленням комахи наслідують непридатних для живлення форм або тих, хто захищається від ворогів. Завдяки захисному забарвленню лише десяту частину видів комах, що населяють біотопи і біоценози, можна помітити. Серед тих, що виявляють себе,— третина з помітними «одягом» і «поведінкою». Це, зокрема, метелики-строкатки — яскраво забарвлені неїстівні лускокрилі; склівки, що сприймаються як жалкі перетинчастокрилі; прозорокрилі джмелеподібні маленькі метелики бражники; отруйні гусениці золотогузки; мухи, схожі на джмелів, ос і бджіл; червоні, чорносмугасті з чорними плямами неїстівні клопи-солдатики і клопи-щитники; яскраві жуки — ясенова шпанка і майки, огидні на пташиний смак, як і сонечка. Несподівано виявляються (тільки під час злітання) яскраво забарвлені метелики, які залишаються невидимими, доки їх не зігнали з місця. А підстилка (особливо напровесні і пізно восени) наповнена десятками видів комах, які майже не відрізняються зовні від усього того, що опало з дерев, і від відмерлих трав'янистих рослин. У серпні починає опадати листя беріз і разом з ним падають (не злітають, а падають!) стривожені чим-небудь метелики серпокрилки березової. Їх важко відрізнити від цього листя. Метелик вуглуватого п'ядуна осіннього літає у вересні, а в спокої імітує осіннє листя. Зеленою лялечкою перебував він у нещільно згорнутих зелених листках, гусениця його схожа на гілочку. Над квітучими трав'янистими рослинами і кущами літають джмелі і тут же повисають у повітрі й п'ють хоботком нектар комахи, дуже схожі на джмелів. Це мухи — дзижчало велике і дзижчало

строкате. На квітках зонтичних можна побачити муху дзюрчалку осовидну, яка чорно-жовтим забарвленням схожа на осу. Звичайний у нас метелик п'ядун березовий теж має захисне забарвлення. Його гусениці на березі завжди жовтувато-зелені, на в'язі — жовтувато-бурі, на дубі — попелясті. Ці приклади свідчать про взаємозв'язок комах з іншим тваринним світом.

Взаємозв'язок комах з іншим тваринним світом спричинив до виникнення мімікрії і до різноманітності форм комах. Мімікрія — зовнішній вияв пристосованості організму до середовища, відповідь на інформацію, яка надходить зовні й переробляється організмом у внутрішню інформацію. Цей вияв пристосованості організму і відповідь на інформацію завжди пов'язані з нервовою та ендокринною системами і зумовлені ними. Явища мімікрії виникали, закріплювалися і вдосконалювалися природним добором. Популяції виду і навіть особини всередині популяції відрізняються багатьма ознаками. Ці відмінності мають вирішальний вплив на еволюційні адаптивні можливості виду. Тому завдяки природному добору зберігаються популяції й особини, які навіть незначною мірою змінюються у «вигідному» для них напрямі. А більш пристосований генотип має більше шансів залишити потомство, ніж менш пристосований. Проте, якщо «вигідні» відмінності не виявляються у фенотипі, вони не підлягають дії добору. Переважна більшість фенотипних відмінностей є результатом рекомбінацій, а не нових мутацій (хоча останні не виключаються). Зовнішні взаємозв'язані ознаки (фенотип) взаємодіють з внутрішніми системами організму і свідчать про його пристосованість до середовища. До таких ознак належить і мімікрія в комах.

5

КОМАХИ І ЛЮДИНА

Рослини і тварин планети людина використовує понад мільйон років. Господарська діяльність її порушила сталість багатьох ландшафтів і біоценозів. Вторгнення людини в установлені відносини видів супроводжувалось і супроводжується «вибухами» чисельності популяцій окремих (часто багатьох) видів, особливо небезпечних у її господарстві й житті. Частіше такими видами були і є комахи та фіто- і зоопатогенні мікроорганізми, у поширенні яких комахи також відіграють значну роль.

Прогресуюче збільшення чисельності людей на Землі й різко зростаючі потреби в їжі, одязі, житлі, різних видах енергії ведуть і до зростаючого значення комах у житті людини, усіх їх функціонально-біоценотичних груп, насамперед фітофагів, антофілів, зоофагів (кровососів, ендо- й ектопаразитів) і ентомофагів (паразитів та хижаків), а в районах з домінуючим у господарстві тваринництвом — копрофагів.

Комахи — конкуренти людини у використанні рослинного світу: оброблювані землі займають $^2/_3$ грунтів земної кулі, а в країнах з високою цивілізацією — до $^4/_5$ їх територій. На цих просторах до 30% рослинної продукції споживають комахи. Саме на оброблюваних землях масово розмножуються окремі види фітофагів, оскільки при монокультурах у рільництві, садівництві і лісокультурі створюються умови для

нагромадження резервних речовин в організмі комах для зимування і розмноження небагатьох їх видів.

Так звані амбарні шкідники до людини жили в норах і гніздах рослиноїдних ссавців, птахів та інших тварин. Частина цих видів переселились у перші зерносховища доісторичної людини і стали шкідниками. Торгівля хлібом у середні віки між багатьма країнами сприяла розселенню цих шкідників.

Комахи були й залишаються екто- й ендопаразитами, кровососами і поширювачами найнебезпечніших захворювань свійських, промислових тварин та трансмісивних захворювань людини (малярії, тифів, енцефаліту, туляремії, чуми тощо).

Концентрація в садах на великих площах рослин з родини розоцвітих також спричинила масове розмноження й адаптацію до нових умов комах, що широковідомі тепер як небезпечні шкідники плодових дерев. Навіть найефективніші засоби не знищують повністю їх вогнищ, тому за короткий строк чисельність шкідників відновлюється. Умови плодових садів пригнічують розвиток хижих і паразитичних комах, які впливають на динаміку чисельності цих видів — фітофагів у природному середовищі.

Будь-яка господарська діяльність людини дуже впливає на існування і чисельність комах. Сприятливі умови для масового розмноження створюються при тривалій монокультурі рослин, особливо швидко тоді зростає чисельність (біомаса) комах моно- й олігофагів. До них належать такі першорядні шкідники, як бавовниковий рожевий черв'як, рисова вогнівка, злакові мухи, білан капустяний, плодожерка яблунева, хлібний турун, стеблові совки, хлібні жуки та багато інших видів.

Найбільш небезпечний шкідник зернових злаків клоп черепашка шкідлива у природних біоценозах живе на диких злаках і чисельність його там ніколи не буває значною. Висока чисельність цього виду у монокультурі злаків зумовлюється оптимальним живленням, зимівлею в деревних насадженнях і наступним додатковим живленням у весняний період на полях. Поля культурних злаків, особливо з полезахисними лісосмугами, надзвичайно збільшили запаси високоякісної їжі, змінили поведінку клопів черепашок, різко послабили конкуренцію

і пригнітили ворогів та паразитів, які живуть у степовому й луговому різнотрав'ї. Перетворення цього виду в небезпечного шкідника — наслідок нових взаємозв'язків між видом і середовищем, що створюється людиною.

Використання лісів, розорювання степів та інших цілинних земель під монокультури, масове розведення худоби і концентрація її на пасовищах супроводжуються масовим розмноженням комах-фітофагів на всіх рослинах, які вирощує людина, і кровососів, екто- та ендопаразитів — на тваринах. Антропогенні фактори спричиняють появу нових біоценотичних комплексів комах, нових взаємозв'язків у ланцюгах живлення, нових взаємозв'язків із зміненим середовищем, що виражаються в динаміці чисельності популяцій небезпечних видів. Особливо змінюється середовище існування комах усіх функціонально-біоценотичних груп, коли вирубуються та створюються деревні насадження, оводнюються й осушуються землі, освоюються території промисловими підприємствами і забруднюється та змінюється середовище відходами їх виробництва, змінюється поверхня грунту під час розробок і добування корисних копалин. Для населених територій характерні фауна дендрофільних світло- й сухолюбних комах та змінені поведінка й цикли розвитку їх.

За допомогою лісокультурних заходів (санітарні вирубки, убирання сухостою, вирубки-догляду) досягається значне зниження чисельності шкідників і збільшення виходу деревини; але знищення дуплистих і придатних для видовбування дупел дерев різко зменшує кількість видів і чисельність птахів — найважливіших винищувачів лісових шкідників. Лісові пожежі, що призводять до сильного ослаблення деревостанів, які вижили після пожежі,— причина корінних змін лісової ентомофауни. Формування фауни і збільшення чисельності лісових шкідників після пожеж відбуваються значно швидше, ніж лісових ентомофагів — птахів і комах. Після вирубок і лісових пожеж на місці згарищ закономірно змінюється рослинність, а за нею і населення комах-фітофагів. Ці комахи обумовлюють формування фауни ентомофагів. З рослин першими з'являються бур'яни, за ними — багаторічні трави та кущі, потім поросль листяних дерев, що швидко ростуть (берези, осики та ін.). Змикання крон дерев пригнічує кущі й

спричиняє регресію їх ентомофауни та фауни комах-світлолюбів. Березово-осикові ліси через 60—80 років замінюються, звичайно, хвойними, і слідом за ними з'являються комахи хвойних порід, а ентомофауна листяних регресує.

Розчищання лісових масивів і поява полів серед них значно подовжують лінію лісових узлісь, де розвиваються сухолюбні з позитивним фототаксисом комахи — паркова ентомофауна сисних (попелиці, хермеси, цикади, листоблошки), мінуючих (метелики), галоутворюючих (горіхотворки, галиці) комах і комах-листокрутів (багато метеликів, попелиць, деякі жуки), а деревостан узлісь заселяється стовбуровими шкідниками.

Полезахисні лісосмуги значною мірою змінюють мікроклімат полів. Умови в самих лісосмугах і в зміненому кліматі між ними спричиняють значні зміни у фауні комах. Крім того, лісосмуги концентрують на полях комахоїдних птахів — важливий фактор чисельності комах, і водночас створюють оптимальні умови для зимівлі деяких небезпечних шкідників польових культур. Міжсмуговий мікроклімат виявляється сприятливим для шведської мухи на південному сході СРСР, де вона пошкоджує від 12 до 30% стебел злаків; навпаки значно знижується тут чисельність небезпечних шкідників бобових (гороху, конюшини) — бульбочкових довгоносиків. Довгоносик люцерновий скосар до появи лісосмуг був «кочівником» у пошуках кормових рослин. Тепер він живиться в лісосмугах жовтою акацією і веде «осілий» спосіб життя.

При непродуманій зміні пасовищ часто створюються сприятливі умови для розмноження багатьох видів саранових, виникнення вогнищ кровососів (гедзів) та екто- й ендопаразитів тварин (оводів). На пасовищах збагачується фауна копрофагів, без яких грунт, що витоптується худобою і вкритий її екскрементами, загубив би придатність для використання (як це було в Австралії на великих територіях до переселення туди жуків-гнойовиків). Ущільнення верхнього шару грунту внаслідок випасання худоби і руйнування його структури, різке погіршення аерації і гідротермічного режиму збіднюють грунтову фауну комах, і її значення у грунтоутворенні знижується.

Розвиток транспорту (розширення мережі шляхів сполучення на суші, у морях і океанах, повітряних трас і значні переміщення із країни в країну, із зони в зону вантажів органічного походження) посилює і прискорює розселення комах. Причому комахи розселяються на великі відстані за короткий строк. Наприклад, амбарні шкідники стали космополітами внаслідок поширення їх людиною. Значну роль відіграв транспорт вантажів у розселенні виноградної філоксери, колорадського жука, кров'яної яблуневої попелиці, американського білого метелика, непарного шовкопряда, стеблового метелика, східної плодожерки, середземноморської вишневої мухи, багатьох червчиків та інших небезпечних видів. У США понад 2500 видів комах, що проникли з інших материків під час торговельних та інших зв'язків, стали серйозними шкідниками.

Окрему групу становлять комахи заселених територій, які живляться продуктами і відходами господарської діяльності людини, паразитують на свійських тваринах і самій людині, використовуючи житла людини і створювані нею насадження. Це комахи-синантропи. До них насамперед належать синантропні мухи (домова, базарна, кімнатна, жигалка, мала кімнатна); мухи каліфори (міська, зелена торгова, городня зелена формія, синя м'ясна, зелена м'ясна); сірі м'ясні мухи (саркофаги); плодова мушка дрозофіла; чорний і рудий таргани; шубна міль; амбарно-складські шкідливі комахи; ентомофауна рудеральної рослинності (наприклад, метелик кропив'янка). До фауни синантропів належать і комахи — ектопаразити свійських тварин та людини: воші, волосоїди, пухоїди, блохи, комарі, блощиця та інші, екологічно пов'язані з житлом людини і тваринницькими приміщеннями.

Наведемо ще кілька прикладів, що характеризують зв'язки і зіткнення людини з комахами в галузі охорони здоров'я. Малярія, енцефаліти, жовта пропасниця, холера, чума, туляремія, сибірка, висипний тиф, багато інших інфекційних захворювань та деякі гельмінтози поширюються комахами — комарами, мухами, москітами, вошами, блохами тощо. Наявність у природі вогнищ інфекцій (хворих тварин) і виникнення умов для масового розмноження і розселення зазначених комах — основні причини епідемій і пандемій.

Великі території з родючими ґрунтами в Італії, Індії, царській Росії (на Мугані, в Колхіді, на Кавказі, у Середній Азії) залишались незаселеними у зв'язку з вимиранням населення від тяжких форм малярії. У період першої світової і громадянської війн малярія в Росії, на Україні, у Білорусії і на інших територіях європейської частини СРСР і в Середній Азії спалахнула з великою силою. Систематичний нагляд за місцями виплоду малярійних комарів у природних і штучних водоймах, ліквідація непридатних для використання водойм, осушення заболочених територій, очищення водойм від водоплавної рослинності, нагляд при раціональній системі зрошення земель, що враховує можливості заселення їх малярійними комарами, затінення водойм деревною рослинністю — все це змінило умови існування комарів і ліквідувало вогнища їх виплоду.

Мухи сприяють поширенню холери. Крім синантропних мух, холерний вібріон поширюється копробіонтними (гнойовими) мухами; таргани і мурашки розносять його механічно (на лапках) і виділяють із своїм калом. Епідеміологічне значення синантропних мух дуже велике: в екскрементах і на поверхні тіла тільки кімнатних мух виявлено збудників паратифів, гастероентеритів, дитячих проносів, дизентерії, холери, поліомієліту, туберкульозу, дифтерії, туляремії, кон'юнктивіту, прокази, сапу — понад 44 видів патогенних мікроорганізмів. Мухи-саркофаги є розповсюджувачами яєць паразитичних червів.

Висипний тиф відомий з давніх-давен. Тяжкі порушення економіки країни, побуту і санітарного стану, голод і масові переміщення населення супроводжувалися спустошливими епідеміями тифу; так було у роки Вітчизняної війни 1812 року, російсько-турецької (1877—1878), російсько-японської (1904—1905), першої світової (1914—1917), громадянської (1918—1922) воєн. Збудник захворювання (рікетсія) живе у клітинах кишечника платяної воші (дуже рідко — головної воші). Масове розмноження вошей спричиняє епідемії тифу. З перших днів Радянської влади було організовано боротьбу з тифом. Це дало блискучі результати: санітарний стан країни був доведений до такого рівня, що навіть у суворі роки Великої Вітчизняної війни епідемії тифу не виникали ні в армії, ні в тилу.

Чума — захворювання, яке спричиняє високу смертність; внаслідок пандемії чуми в XIV ст. загинуло понад $^1/_4$ населення Євразії та Африки. Епідемії тривали до кінця XVIII ст. Поширюється чума з природного вогнища захворювання диких гризунів блохами байбаків, ховрахів, сірого і чорного пацюків, піщаного земляного зайця і, меншою мірою, мишей. Особливо небезпечний переносник чуми — блоха пацюків. Блоха людини також може заражатись чумою, зберігати і передавати її. Епідеміологію чуми добре дослідили Д. К. Заболотний і І. І. Клодницький.

Сибірка багато разів поширювалась майже на всіх континентах планети і призводила до масової загибелі худоби і уражала людей. Сильна епідемія була в 1864—1866 рр. у Сибіру, звідси і назва захворювання. Переносниками (крім інших контактів) бактерії сибірки є кровосисні комахи, особливо різні види гедзів; механічно переносять спори бактерій кімнатні мухи.

У процесі використання природних багатств людина не могла не зіткнутися з комахами, що виявилися придатними або для одомашнення або для використання продуктів їх життєдіяльності. Таких видів поки що небагато: шовковичний, айлантовий, рициновий, асамський, китайський і японський дубові шовкопряди, медоносна бджола, яка використовується здавна, деякі червчики (кошенілі, восковий червчик, червчики кермеси середземноморського дуба).

Специфіка й особливості формування ентомофаун у різних умовах (поле і степ, овочеві плантації і луки, ліс і парк, заселені території і відкриті простори, суша і водойми), трансмісивні захворювання і природні вогнища їх спричинили виникнення і розвиток сільськогосподарської, лісової, паркової, медичної і ветеринарної ентомології, розробку захисних ефективних заходів знищення окремих небезпечних видів. Нині настав час інтегрального дослідження фаун конкретних малих територій, щоб зрозуміти механізм чисельності виду в досить ізольованих групах комах.

Пізнання світу комах, законів, що керують життям популяцій видів, і знання структури біогеоценозів та антропобіоценозів — єдина надійна основа керування шкідливою і корисною ентомофаунами конкретних територій. Терміни «користь і шкода» виникли як оцінка

явищ з точки зору людини. На всіх рослинах живуть комахи, і всі вони корисні доти, поки людина не використовує цих рослин. Інтродукована в Австралію кактусова вогнівка виявилась корисною комахою, яка знищила бур'янові види кактуса опунції, що перетворили в першій чверті XX ст. майже 50 млн. га у пустинні малородючі землі. Ця ж вогнівка при культурі кормових кактусів — небезпечний їх шкідник. Тому поняття шкідливості завжди конкретне.

Ступінь ослабленості рослин і насаджень — основні показники «діяльності» комах-фітофагів. Для зоофагів такими показниками є зниження продуктивності тварин, у тому числі й ріст поголів'я, і працездатність свійських тварин. Захворювання населення на інфекційні трансмісивні хвороби також входить у поняття шкідливості комах — переносників і збудників цих захворювань.

Зростання практичного значення шкідників у землеробстві й тваринництві, у лісовому господарстві й зеленому будівництві, в усій господарській діяльності людини пов'язане із створенням умов для процвітання небагатьох, але небезпечних видів. Такими умовами виявились: монокультура рослин на великих площах, що зумовила різке підвищення плодючості й виживання порівняно небагатьох небезпечних видів фітофагів; ослаблення природної стійкості рослин проти рослиноїдних комах у процесі вирощування їх у неприродних умовах (у лісокультурах, у зелених насадженнях заселених територій і їх зелених зон). Надзвичайно небезпечною виявилась концентрація шкідників і наступне їх поширення людиною з насінням і садивним матеріалом, з плодами і квітками, з різними матеріалами органічного походження (деревина, борошно, шкіра та ін.). Руйнування взаємозв'язків, що склалися у біогеоценозі внаслідок перебудови його в антропобіоценоз, ослабило міжвидову конкуренцію і діяльність ентомофагів. Види, які збереглися в нових умовах, мали прискорену пристосувальну мінливість. Це зумовило їх процвітання.

У боротьбі з комахами-шкідниками провідну роль відіграють хімічні речовини — інсектициди. Це зумовлене не тільки доступністю широкого їх застосування і високою ефективністю, а й напрямом науково-технічного прогресу в цілому, в якому хімія займає провідне місце. Але інсектициди знищують не тільки шкідників, а й

багатьох їхніх ворогів та інших корисних безхребетних (антофілів, копрофагів, некрофагів, детритофагів) і хребетних тварин (птахів, комахоїдних ссавців), що може призвести до нових спалахів розмноження шкідників.

Тому головне завдання охорони господарства і здоров'я людини від небезпечних видів фітофагів і зоофагів — підвищувати витривалість організмів до травмування і не допускати виникнення вогнищ небезпечних видів в умовах антропобіоценозів, створюючи певну екологічну ситуацію. Раціональна агротехніка, відбір кращих сортів рослин і порід тварин, меліорація земель, ліквідація вогнищ шкідників і профілактична санація територій, карантин та інші нехімічні засоби повинні стати головними в системі заходів боротьби з комахами. Прогноз вірогідних наслідків розмноження небезпечних видів комах на досить тривалий період для умов конкретного ландшафту і в межах мікротериторії (полів сівозміни, плодових садів, довговічних насаджень конкретного населеного пункту) — найважливіша умова ефективності цих заходів.

В основі системи лежить три методи: екологічний — керування середовищем, яке пригнічує шкідливі види і збільшує витривалість корисних; біологічний — використання ентомофагів та ентомопатогенних мікроорганізмів і створення стійких організмів; хімічний — застосування вибірково діючих інсектицидів. До неї входять також використання таксисів комах, гормонів, телергонів, атрактантів і репелентів, використання ультразвуку і променевої енергії; хімічна і променева стерилізація небезпечних видів і деякі генетичні засоби ослаблення популяції виду.

Боротьба з небезпечними комахами буде успішною, якщо система захисту об'єднуватиме методи і засоби, необхідні для конкретних біотопів і місцезнаходжень комах.

6

ВИВЧЕННЯ КОМАХ

Сільськогосподарська, лісова, медична, ветеринарна ентомології досягли значних успіхів за 60 років Радянської влади. Соціалістичне сільське господарство створило умови для розв'язання проблеми пригнічення масових розмножень саранових, лучного метелика, хлібних жуків, багатьох шкідників овочевих і плодових рослин, що завдають величезної шкоди рослинництву. Цього було досягнуто переважно організаційно-господарськими заходами.

Колгоспне і радгоспне господарства потребують розробки і застосування зональних та локальних систем заходів. Це спричинило розвиток екологічних досліджень у рільництві, садівництві й інших галузях соціалістичного рослинництва.

У розробку й екологічне обґрунтування системи заходів боротьби з шкідливими комахами значний вклад внесли вчені Г. Я. Бей-Бієнко, М. М. Богданов-Катьков, В. Ф. Болдирєв, М. С. Гіляров, О. С. Данилевський, М. М. Кулагін, С. О. Предтеченський, П. О. Положенцев, В. М. Щоголєв і багато інших.

Досягнуто значних успіхів у вивченні шкідливих комах лісів СРСР. Специфіка лісового господарства, де тривале оптимальне або, навпаки, песимальне поєднання умов існування обумовлюється кліматом і лісогосподарськими роботами, вимагає біоценологічних досліджень для побудови довготривалих систем заходів.

Провідну роль у створенні біоценологічно обгрунтованих методів захисту лісу від шкідливих комах відіграли О. І. Воронцов, В. І. Гусєв, М. М. Плавильщиков, Д. Ф. Руднєв, М. М. Римський-Корсаков, В. М. Старк, Д. Н. Фролов, І. Я. Шевирьов і ряд інших.

У 20-ті роки XX ст. потреба якнайшвидшої ліквідації ряду епідемій стимулювала розвиток медичної та ветеринарної ентомології. Було вивчено кровососів, двокрилих і повністю ліквідовано поширювані ними інфекційні захворювання, зокрема малярію. Багато було зроблено в галузі епідеміології, екології і фауни мух у місцях проживання людини, спинено поширення небезпечних захворювань людей і тварин — сибірки, сапу, бактеріальної дизентерії, гастроентеритів тощо. Дослідження фауни й екології бліх та їх епідеміологічного значення дали змогу локалізувати природні вогнища чуми і запобігти поширенню її серед людей.

Ліквідовано або зведено до безпечного мінімуму захворювання, поширювані вошами (висипний і поворотний тиф, пароксизмальна пропасниця), пухоїдами й іншими екто- та ендопаразитами людей і тварин. Вивчено видовий склад, біологію, епідеміологію і географію москітів, природні вогнища і види, які є носіями збудників лейшманіозу і пропасниці папатачі.

Одне з блискучих досягнень радянської біології і медицини — це вчення про природні вогнища трансмісивних хвороб людини. Його обгрунтував і розвинув Є. Н. Павловський та його учні. На основі цього вчення розроблено принципи класифікації природних вогнищ цих хвороб на ландшафтній основі, що дає можливість прогнозувати концентрацію комах — зберігачів і переносників збудників захворювань. У медичній ентомології значну роль відіграли праці В. М. Беклемішева і його учнів, О. С. Мончадського, І. А. Рубцова, М. Г. Олсуф'єва, О. О. Штакельберга, М. О. Оленєва, Є. С. Калмикова. На Україні у розвиток сільськогосподарської й лісової ентомології значний вклад внесли такі вчені, як В. Г. Аверін, І. Д. Белановський, В. П. Васильєв, З. С. Голов'янко, Є. В. Зверезомб-Зубовський, М. В. Курдюмов, О. Г. Лебедєв, С. І. Медведєв, В. П. Поспєлов.

Серед нових напрямів у боротьбі з шкідливими комахами-паразитами особливого значення набувають

стерилізація комах і застосування гормональних препаратів. Променева і хімічна стерилізація дає змогу майже повністю знищити небезпечних видів на тривалий час. Вивчення гормонів комах привело до виявлення у них ювенільного гормону, що регулює метаморфоз. Синтезовано десятки сполук з аналогічною до гормону структурою, які спричиняли відродження з яєць нежиттєздатних личинок і зупиняли розвиток комах на різних фазах онтогенезу. Виявлено також і синтезований гормон, який прискорює розвиток, тобто порушує синхронність у розвитку комахи і її жертви (рослини, хозяїна).

Значний практичний інтерес становлять дослідження атрактантів — речовин, які приваблюють комах. Вивчено багато природних атрактантів і на цій основі синтезовано атрактанти для багатьох видів комах. Успішно проводяться дослідження телергонів (феромонів) — біологічно активних хімічних збудників і регуляторів фізіологічних процесів. Телергони комах, діючи на хеморецептори особин свого виду (популяції) або ж виконуючи роль видових хемосигналізаторів, спричиняють концентрацію особин або зворотну їх реакцію, стимулюють або гальмують фізіологічні процеси й обумовлюють разом з іншими впливами поведінку комах. Синтез телергонів дасть можливість спрямовано впливати на поведінку комах: епагони (статеві телергони) допоможуть приваблювати комах у відповідні пастки; одміхніони (спрямовуючі й обмежуючі позначками телергони) — створювати несправжню заборонну зону або спрямовувати шкідників на несправжній слід (під час вибору своєї жертви, на неїстівну рослину або отруєну біоцидами); торібони (телергони тривоги) — спричиняти рефлекс виходу із цього біоценозу небезпечних видів; гонофіони — пригнічувати розвиток гонад (статевих залоз) у шкідливих комах.

Керування чисельністю комах у будь-якій галузі господарства, у будь-якому біоценозі вимагає екологічно обгрунтованого прогнозу, який враховував би біологічну специфіку нових форм відомих видів. Часто популяція виду стає настільки специфічною, що вже має інший цикл розвитку, інші трофічні зв'язки й особливості. У прогнозі має бути врахована і така закономірність, як перехід раніше нешкідливих видів, наприклад бага-

тьох сисних комах, з лісових біоценозів у першорядних шкідників (ті ж сисні) паркових біоценозів.

Важливими науковими завданнями стають розробка теорії оптимізації ландшафту в ноосфері, встановлення типу ландшафту для різних природних зон. Оптимальний біотичний кругообіг[1] на урбанізованих територіях, розораних землях, у лісокультурах, що заміняють вирубані природні ліси, на землях, які оводнюються і осушуються,— це енергійний фотосинтез, висока продуктивність організмів, різноманітність органічної продукції і прискорений біотичний кругообіг. У цьому кругообігу важливою ланкою є комахи. Фітофаги, антофіли й ентомофаги, копрофаги і сапрофаги, синантропи і гемофаги та інші комахи нині вимагають великої уваги. Геохімічні особливості оптимального культурного ландшафту і прямо і посередньо пов'язані з комахами: агротехніка і зоотехніка з видаленням надмірних та внесенням дефіцитних елементів і вплив комах на рослини й тварин з умовами живлення, що змінилися; створення оптимального кругообігу води і діяльність водяної і грунтової ентомофауни та динаміка чисельності видів, пов'язаних у своєму розвитку з грунтом та водою; припинення забруднення води, повітря і грунту за допомогою замкнутого циклу в промисловості і комахи, як індикатори змін, що спричиняють нові взаємовідношення в антропобіоценозах, наприклад у зелених насадженнях.

Велика кількість видів комах пов'язана у своєму розвитку з грунтом і навіть може використовуватися для діагностики грунтів. Як, наприклад, утворюється гумус у грунтах на різних материнських породах з різною фауною, як цей процес змінюється із застосуванням грунтових інсектицидів і гербіцидів? Як довго формується, стабілізується і руйнується фауна різних грунтів і які фактори обумовлюють її динаміку? Ці знання важливі для створення грунтів під довговічні насадження, газони і галявини у парках, під квіткові культури, лікарські рослини, а також під час рекультивації відвалів і териконів після добування корисних копалин і на інших ландшафтах промислових і урбанізованих територій.

---

[1] Створення всебічних сприятливих умов життя на різних територіях суші Землі.

Розвиваються дослідження про вплив на життя популяції фітофага ентомофагів (безхребетних і хребетних), зокрема, павуків і гельмінтів, інсектицидів, різних добрив і позакореневих підживлень рослин у різних біотопах і біоценозах. Величезне значення у розвитку, розмноженні й поведінці комах має світло, тому вивчення впливу відхилення від норми у біотопах змінених людиною територій (нічне освітлення парків, скверів, вулиць, перехід від світла до темряви) має серйозне практичне значення. Велика відмінність у фауні й чисельності популяцій видів цієї фауни на схилах південної і північної експозицій на зайнятих і незайнятих деревною і трав'янистою рослинністю територіях. Тому еколого-фауністичні дослідження конкретних біотопів — одне з найважливіших завдань сучасної ентомології. Розмноження і діяльність ентомопатогенних мікроорганізмів у різних погодних умовах, у різних біотопах і ландшафтах і багато інших питань набувають важливого практичного значення у побудові системи заходів для оптимізації ландшафтів ноосфери.

Селекція і насінництво — найважливіший шлях оновлення корисних рослин. Але на цьому шляху людина зіткнулася з комахами-насіннєїдами і з великою нестачею комах-антофілів. Фауна і екологія їх в конкретних біотопах і ландшафтах майже не вивчені.

Інтродукція й акліматизація рослин іноземних флор не можуть рекомендувати їх до розведення без ентомологічної оцінки нових рослин, без прогнозу можливої заселеності й пошкодженості їх у різних зонах аборигенними і завезеними комахами.

Вивчення комах має значення для науково-технічного прогресу. Нині приділяється багато уваги пошукам «патентів» природи, яка створила живі системи, набагато економічніші від механізмів сучасної техніки. Біоніка запозичує у природи найбільш досконалі «схеми і механізми» біологічних систем насамперед комах. За багато мільйонів років ці тварини пристосувались до змін у біосфері і удосконалювались. Величезна кількість комах — живі барометри, термометри, гігрометри й інші «прилади», чутливіші до змін фізичного середовища, ніж створені людиною. Вивчаються «біологічні сейсмографи» комах, які заздалегідь прогнозують землетруси; «біологічний годинник» — ритми фізіологічних процесів, спад-

ково закріплених і пов'язаних з ритмами планети та інших живих організмів (наприклад, рослин): добовим, сезонним, річним, сонячним. Дивовижними штурманськими здібностями і «приладами» володіють комахи для орієнтування у магнітному полі Землі: вони «запам'ятовують» сонячний азимут. Природа наділила комах локаторами — мікроорганами дистанційного сигнального виявлення, які за різноманітністю «конструкцій» і надійністю в роботі займають перше місце серед тварин. У комах різноманітна мова жестів і звуків. Уже добре відомі зв'язки між комахами за допомогою електромагнітних хвиль. У біоніці приділяється багато уваги вивченню зорових рецепторів і аналізаторів комах: їхні очі розрізняють ступінь освітлення, ультрафіолетову частину спектра, надзвичайно чутливі до контрастів, здатні до сильної адаптації. Очам багатьох комах властивий надзвичайно ширококутовий просторовий зір. Там, де інші тварини бачать тільки тінь, комахи чітко розрізняють розміри і форму предмета. Очі мухи стали прототипом приладу, що вимірює миттєву швидкість літака. Перспективне використання принципу гідродинамічних властивостей водяних комах — ковзання на поверхні води, плавання у її товщі, пересування на дні водойми й у її відкладах. Панцир комах за своєю конструкцією, міцністю й економічністю «будівельного» матеріалу настільки досконалий, що став моделлю для сучасних будівельних конструкцій типу «конструкція шкаралупи». Біоніки й інженери виявили надзвичайну міцність і граничну містськість конструкцій стільників бджіл. У Цілиноградіі збудовано елеватор «стільникової конструкції». На нього витрачено на 30% менше будівельних матеріалів.

Вивчення зовнішньої будови личинок комах, які живуть у грунті, у деревині й воді підкаже оптимальні конструкції механізмів, що пересуваються у подібних середовищах. Встановлено, що в комах одні типи інформації можуть трансформуватися в інші, наприклад дотикова у зорову. Інженери-біоніки вважають, що у створенні автоматів для переробки інформації неоціненну допомогу нададуть комахи.

Уся специфіка поведінки комах свідчить про досконалість їх механізмів інформації про навколишнє середовище і блискавичної переробки її в поведінку.

Тому спостереження за поведінкою комах багато дадуть для вдосконалення техніки в усіх галузях господарства. Вивчення поведінки комах дасть змогу керувати нею і розмноженням шкідливих та корисних видів. Вже можливо порушити фотоперіодичну реакцію комах, успішні спроби порушити гормональний ритм розвитку комах — їх біологічний годинник. Звукові аналізатори комах такі досконалі, що їх вивчення дасть можливість розробити ряд важливих технічних приладів для приваблювання або віднаджування комах.

Пізнаючи світ комах, людина створює прилади і машини, речовини для керування рухом біомаси, рухом, що вдосконалює життя нашої планети.

Список рекомендованої літератури

Банников А. Г., Рустамов А. К. Охрана природы. М., Колос, 1977.

Бей-Биенко Г. Я. Общая энтомология. М., Высшая школа, 1966.

Благосклонов К. Н. Охрана и привлечение птиц. М., Просвещение, 1972.

Воронцов А. И., Харитонова Н. З. Охрана природы. М,. Высшая школа, 1971.

Вредители сельскохозяйственных культур и лесных насаждений. Под ред. В. П. Васильева. К., Урожай, 1973—1975, т. 1—3.

Горностаев Г. Н. Насекомые СССР. М., Мысль, 1970.

Гусєв В. І., Єрмоленко В. М., Свищук В. В., Шмиговський К. А. Атлас комах України. К., Радянська школа, 1962.

Дмитриев Г. В. Основы защиты зеленых насаждений от вредных членистоногих. К., Урожай, 1969.

Добровольский Б. В. Фенология насекомых. М., Высшая школа, 1969.

Жизнь животных. Под ред. Л. О. Зенкевича М., Просвещение, 1969, т. 3.

Злотин Р. И., Ходашова К. С. Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М., Наука, 1974.

Иоганзен Б. Г., Городецкая Н. А. Сельская школа и охрана природы. М., Просвещение, 1976.

Кришталь О. П. Методика проведення ентомологічних екскурсій у школі. К., Радянська школа, 1973.

Мамаев Б. Н., Медведев Л. Н., Правдин Ф. Н. Определитель насекомых европейской части СССР. М., Просвещение, 1976.

Мариковский П. И. Насекомые защищаются. М., Наука, 1977.

Перельман А. И. Геохимия биосферы. М., Наука, 1973.

Підоплічко І. Г., Сокур І. Т. Людина і біосфера. К., Радянська школа, 1973.

Пресман А. С. Идеи В. И. Вернадского в современной биологии. М., Знание, 1976.

Фарб Питер. Насекомые. М., Мир, 1976.

Фасулати К. К.. Полевое изучение наземных беспозвоночных. М., Высшая школа, 1971.

Халифман И. Муравьи. М., Молодая гвардия, 1963.

Шовен Р. Мир насекомых. М., Мир, 1970.

Яхонтов В. В. Экология насекомых. М., Высшая школа, 1969.

ЗМІСТ

ВСТУП 3

1

СВІТ КОМАХ І ЙОГО ОСОБЛИВОСТІ . . 7

2

КОМАХИ І СЕРЕДОВИЩЕ 36

3

КОМАХИ І РОСЛИНИ 65

4

КОМАХИ У СВІТІ ТВАРИН 79

5

КОМАХИ І ЛЮДИНА 101

6

ВИВЧЕННЯ КОМАХ 110

СПИСОК РЕКОМЕНДОВАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ 117

ГЕОРГИЙ ВЛАДИМИРОВИЧ ДМИТРИЕВ

НАСЕКОМЫЕ В БИОСФЕРЕ
Пособие для учителей

(на украинском языке)

Издательство «Радянська школа» Государственного комитета Совета Министров Украинской ССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли

Редактор *Л. Г. Кульчицька*
Літредактор *К. М. Лашко*
Художній редактор *В. Ф. Монжеран*
Обкладинка художника *О. І Петрушко*
Технічний редактор *З. С. Бурдейна*
Коректор *О. В. Іванова.*

Інформ. бланк № 289

Здано до набору 23.01.78. Підписано до друку 20.07.78 БФ 10317. Формат 84×108/32. Папір № 1, Гарнітура літературна. Спосіб друку високий. Умовн. арк. 6,3+0,21 вкл. Обл.-видавн. арк 6,11+0,21 вкл. Тираж 29 000. Видавн. № 23636. Зам. 8-58. Ціна 45 к.

Видавництво «Радянська школа» Державного комітету Ради Міністрів Української РСР у справах видавництв, поліграфії і книжкової торгівлі, 252053. Київ, вул. Юрія Коцюбинського, 5. Темплан 1978 р.

Харківська книжкова фабрика «Комуніст» республіканського виробничого об'єднання «Поліграфкнига» Держкомвидаву УРСР. 310012, Харків-12, Енгельса, 11.

45 коп.

Радянська школа