НАВЧАЛЬНІ ВИДАННЯ

Кава Л.П., Статкевич О.І., Коломієць Ю.В.

ЗАГАЛЬНА ЕНТОМОЛОГІЯ

Навчальний посібник



НАВЧАЛЬНІ ВИДАННЯ

Кава Л.П., Статкевич О.І, Коломієць Ю.В.

ЗАГАЛЬНА ЕНТОМОЛОГІЯ

Навчальний посібник

Частина 2. Біологія та екологія комах. Систематика комах.

Київ

2026

УДК: 595.7 (072)
К 47

Рекомендовано до друку вченою радою Національного університету біоресурсів і природокористування України (протокол №4 від 22 жовтня 2026 р.)

Рецензенти:

Лісовий М., доктор сільськогосподарських наук, професор кафедри екобіотехнології та біорізноманіття Національного університету біоресурсів і природокористування України;

Саблук В., доктор сільськогосподарських наук, професор, завідувач відділу ентомології і фітопатології інституту цукрових буряків і біоенергетичних культур НААН;

Ткаленко Г.М., доктор сільськогосподарських наук, старший науковий співробітник, заступник директора інституту захисту рослин НААН.

К 47 Загальна ентомологія : навчальний посібник / Л.П. Кава, О.І. Статкевич, Ю.В. Коломієць – Київ : НУБіП України, 2026. – 331 с.

*При підготовці навчального видання був використаний штучний інтелект (використовувалась програма Chat GPT для створення схем та рисунків)

ISBN

Зміст навчального посібника відповідає навчальній програмі дисципліни «Загальна ентомологія» для підготовки здобувачів рівня вищої освіти «Бакалавр» із спеціальності H1 «Агрономія» освітньої програми «Захист і карантин рослин» в аграрних вищих навчальних закладах. У навчальному посібнику висвітлено питання екології, біології та систематики комах.

Посібник буде корисний студентам, аспірантам та викладачам закладів вищої освіти.

УДК 595.7 (072)
© Кава Л.П., Статкевич О.І.,
Коломієць Ю.В. 2026
© НУБіП України, 2026

ISBN

ВІДОМОСТІ ПРО АВТОРІВ



Кава Людмила Павлівна
Кандидат сільськогосподарських наук, доцент кафедри ентомології, інтегрованого захисту та карантину рослин Національного університету біоресурсів і природокористування. Викладає дисципліни «Загальна ентомологія», «Агрозоологія», «Управління чисельністю комах-фітофагів», «Екологія комах». Наукові інтереси пов'язані з удосконаленням системи захисту ягідних культур, прогнозом розвитку основних шкідників зернобобових культур і ріпаку та розведенням ентомофагів та акарифагів.

Автор понад 130 науково-методичних праць, з яких 2 монографії, 2 підручники, 4 навчальних посібника і 1 патент.

Електронна адреса: kavalyudmila@nubip.edu.ua



Статкевич Ольга Ігорівна
Доктор філософії, старший викладач кафедри ентомології, інтегрованого захисту та карантину рослин Національного університету біоресурсів і природокористування України. Викладає дисципліни «Загальна ентомологія», «Агрозоологія». Основні напрями наукових досліджень в галузі ентомології, зокрема, масове вирощування перспективних лабораторних культур ентомофагів та використання їх в захисті рослин. Автор 28 наукових праць та методичних рекомендацій, в т.ч. співавтор патентів України та Республіки Казахстан на корисну модель.

Електронна адреса: zagaiko1990@gmail.com



Коломієць Юлія Василівна
Доктор сільськогосподарських наук, професор кафедри екобіотехнології та біорізноманіття Національного університету біоресурсів і природокористування України. Викладає дисципліни «Загальна біотехнологія», «Біоінженерія», «Молекулярна біотехнологія» та «Екологічна біотехнологія». Основні напрями наукових досліджень присвячені вивченню бактеріальних хвороб, розробці швидких і надійних біотехнологічних методів діагностики патогенів, скринінгу захисного потенціалу рослин томата Автор понад 170 наукових праць та методичних рекомендацій.

Електронна адреса: julyja12345@gmail.com

ЗМІСТ

ПЕРЕДМОВА…… 8
РОЗДІЛ 1. БІОЛОГІЯ ТА ЕКОЛОГІЯ КОМАХ ……... 11
Тема.1.1. Життєвий цикл комах: закономірності індивідуального розвитку та типи метаморфозу ……... 11
1.1.1. Ембріональний розвиток комах: запліднення, дроблення, формування зародка та ембріогенез……..... 11
1.1.2. Постембріональний розвиток комах: стадії онтогенезу, линяння, ріст і формування імаго……..... 28
1.1.3. Метаморфоз комах: біологічні особливості розвитку з неповним, повним перетворенням та гіперметаморфозом…….... 33
Питання для обговорення та самоперевірки……..…. 40
Тема 1.2. Фізіологічні механізми росту, линяння та гормональної регуляції розвитку комах…… 41
1.2.1. Особливості соматичного росту та формування морфометричних ознак комах……. 41
1.2.2. Линяння (екдизис): механізми, стадії та фізіологічне значення 45
1.2.3. Гормональна регуляція росту, линяння та метаморфозу……. 48
Питання для обговорення та самоперевірки…….. 50
Тема 1.3. Розмноження комах: механізми, форми та репродуктивні стратегії……. 51
1.3.1. Статеве та нестатеве розмноження комах: механізми та біологічні особливості……..... 51
1.3.2. Партеногенез, педогенез і поліембріонія: механізми та біологічне значення…….. 54
1.3.3. Репродуктивна стратегії розмноження комах……..... 56
Питання для обговорення та самоперевірки…… 61
Тема 1.4. Живлення комах і трофічна спеціалізація видів комах.... 62
1.4.1. Біологічні особливості живлення комах……..... 62
1.4.2. Трофічні групи комах за кормових ресурсів…….. 68
1.4.3. Адаптації ротового апарату та травної системи комах до різних типів живлення……. 71
Питання для обговорення та самоперевірки…… 73
Тема 1.5. Етологія комах: поведінкові адаптації, комунікація та соціальна організація…… 74
1.5.1. Форми поведінки комах: інстинктивна, набута та орієнтувальна діяльність……. 74
1.5.2. Комунікація комах: хімічні, акустичні, візуальні та тактильні сигнали……. 76
1.5.3. Соціальна поведінка комах та організація колоніальних угруповань…… 83
Питання для обговорення та самоперевірки…… 86

Тема 1.6. Екологічні фактори та їх вплив на життєдіяльність, поведінку, розвиток і поширення комах 87
1.6.1. Абіотичні фактори середовища та їх вплив на комах 87
1.6.2. Біотичні фактори та взаємодії комах з іншими організмами 91
1.6.3. Антропогенні фактори та їх вплив на популяції комах 97
Питання для обговорення та самоперевірки 100
Тема. 1.7. Екологічні адаптації комах до умов середовища існування та механізми їх забезпечення 101
1.7.1. Екологічна пластичність та сезонні адаптації комах 101
1.7.2. Діапауза та міграції як механізми адаптації комах 105
1.7.3. Захисні пристосування комах 107
Питання для обговорення та самоперевірки 109
Тема 1.8. Популяційна екологія комах: структура, динаміка чисельності та механізми регуляції популяцій в природних і агроекосистемах 110
1.8.1. Структура та організація популяцій комах 110
1.8.2. Динаміка чисельності та фактори смертності комах 113
1.8.3. Регуляція популяцій та спалахи масового розмноження 116
Питання для обговорення та самоперевірки 119
Тема 1.9. Комахи в екосистемах: трофічні взаємозв'язки, екосистемні функції та біологічна роль у природних і агроекосистемах 120
1.9.1 Трофічна роль комах у функціонуванні екосистем 120
1.9.2. Екологічні взаємодії комах з іншими організмами 122
1.9.3. Екологічне значення комах у агроекосистемах 127
Питання для обговорення та самоперевірки 127
Тема 1.10. Біорізноманіття комах та сучасні екологічні виклики: глобальні зміни, антропогенний вплив і заходи збереження ентомофауни 128
1.10.1. Вплив глобальних змін і урбанізації на біорізноманіття комах 128
1.10.2. Інвазійні види комах та їхній вплив на природні й агроекосистеми 129
1.10.3. Охорона біорізноманіття комах і збереження запилювачів 131
Питання для обговорення та самоперевірки 132
РОЗДІЛ 2. СИСТЕМАТИКА КОМАХ 133
Тема 2.1. Значення систематики комах для діагностики видів. Основні таксони. Надклас шестиногі (Hexapoda). Клас Entognatha 133
2.1.1. Ряд протури, або безсяжкові (Protura) 138
2.1.2. Ряд ногохвостки (Collembola) 140
2.1.3. Ряд двохвостки (Diplura) 142
Питання для обговорення та самоперевірки 146
Тема 2.2. Клас комахи (Insecta). Підклас безкрилі комахи Apterygota 147
2.2.1. Ряд Archaeognatha (= Microcoryphia) щетинохвостки 149

2.2.2. Ряд Zygentoma (= Thysanura) лусочниці…….... 151
Питання для обговорення та самоперевірки…….. 153
Тема 2.3. Клас комахи (Insecta). Підклас крилаті комахи Pterygota Комахи з неповним перетворенням (Hemimetabola)……..……. 154
2.3.1. Ряд Поденки (Ephemeroptera)……... 156
2.3.2.Надряд одонатоїдні (Odonatoidea). Ряд бабки (Odonata)…….... 158
Питання для обговорення та самоперевірки…….. 163
Тема 2.4. Група Полінеоптери (Polyneoptera) …….. 164
2.4.1. Ряд Веснянки (Plecoptera)……..... 165
2.4.2. Ряд Вуховертки (Dermaptera)……... 167
2.4.3. Ряд Паличники (Phasmatodea)…….…. 169
2.4.4. Ряд Ембії (Embioptera)……. 170
2.4.5. Ряд Богомоли (Mantodea)……. 171
2.4.6. Ряд Таргани та Терміти (Blattodea)……. 173
2.4.8. Ряд Грилоблатиди (Grylloblattodea …….. 176
2.4.8. Ряд Мантофазматиди (Mantophasmatodea)…… 177
2.4.9. Ряд Зороптери (Zoraptera)…… 178
2.4.10. Ряд Прямокрилі (Orthoptera)…….. 179
Питання для обговорення та самоперевірки…….. 190
Тема 2.5. Група Паранеоптери (Paraneoptera)……..……... 191
2.5.1. Psocodea……... 192
2.5.2. Паразитичні Psocodea Воші…….. 198
2.5.3.Thysanoptera……. 202
2.5.4. Hemiptera……. 206
Питання для обговорення та самоперевірки…… 238
Тема 2.6. Комахи з повним перетворенням Holometabola. Надряд Coleopteroidea……..... 239
2.6.1. Ряд Coleoptera Твердокрилі……. 240
2.6.2. Ряд Strepsiptera Віялокрилі……..…..... 259
Тема 2.7 Надряд Neuropteroidea…….. 260
2.7.1. Ряд Neuroptera Сітчастокрилі……... 261
2.7.2. Ряд Raphidioptera Верблюдки…….. 264
2.7.3. Ряд Megaloptera Великокрилі…… 264
Питання для обговорення та самоперевірки……
Тема 2.8. Надряд Mecopteroidea Мекоптероїдні…… 266
2.8.1. Ряд Mecoptera Скорпіонові мухи……..... 268
2.8.2. Ряд Trichoptera Волосокрильці……. 269
2.8.3. Ряд Siphonaptera (Aphaniptera) Блохи…… 270
2.8.4. Ряд Lepidoptera Лускокрилі…….. 271
2.8.5. Ряд Hymenoptera Перетинчастокрилі…….. 281
2.8.6. Ряд Diptera Двокрилі.. ……... 299
Питання для обговорення та самоперевірки…….. 314
Тема 2.9. Сучасні цифрові платформи та мобільні застосунки для ентомологічних досліджень…… 315
Список використаних джерел……... 318

ПЕРЕДМОВА

Систематика комах є одним із фундаментальних розділів ентомології, оскільки саме вона створює основу для вивчення різноманіття, еволюції, поширення, екології та практичного значення комах. Комахи становлять найбільшу за кількістю видів групу тварин на Землі, а їхнє різноманіття продовжує активно досліджуватися. Сучасне уявлення про систематичну структуру класу Insecta суттєво відрізняється від класифікацій, які використовувалися ще наприкінці XX – на початку XXI століття. Причиною цього є не лише відкриття нових видів, родів і навіть вищих таксонів, а й постійне вдосконалення методів дослідження та накопичення нових даних про спорідненість організмів.

Щороку науковці описують тисячі нових видів комах. При цьому значна частина світового ентомологічного різноманіття залишається недостатньо дослідженою. Особливо це стосується тропічних і субтропічних регіонів, ґрунтової фауни, паразитичних та мікроскопічних форм. Нові види виявляють не тільки під час дослідження маловивчених територій, але й серед уже відомих колекцій. Досить часто детальне морфологічне, молекулярно-генетичне або філогенетичне дослідження показує, що організми, які тривалий час вважали одним видом, насправді представлені кількома самостійними видами. Такий процес називають криптичним видоутворенням, і він має особливе значення для сучасної систематики.

Водночас систематика комах сьогодні перебуває у стані постійного перегляду. Якщо класичні класифікації ґрунтувалися переважно на зовнішній морфології, будові ротового апарату, крил, ніг, вусиків та інших структур, то сучасна систематика використовує комплексний підхід. До традиційних морфологічних ознак додалися дані молекулярної генетики, ДНК-баркодингу, геноміки, транскриптоміки, філогеноміки, ембріології та порівняльної морфології. Це дозволяє встановлювати еволюційні зв'язки між групами комах із значно більшою точністю.

Саме тому систематичні положення, які ще донедавна вважалися усталеними, можуть змінюватися. Переглядаються межі родин, підрядів і надродин, змінюється положення окремих груп у системі, уточнюються родові та видові межі, встановлюються синоніми й відновлюються раніше об'єднані таксони. Показовими є сучасні зміни у систематиці Blattodea, Orthoptera, Odonata, Plecoptera, Mantophasmatodea та багатьох інших рядів. Наприклад, термітів нині розглядають не як окремий від тарганів ряд, як це було традиційно, а як високо спеціалізовану групу всередині Blattodea. Подібні зміни демонструють, що систематика – це не статичний перелік назв, а наукова система, яка постійно уточнюється відповідно до нових доказів.

Особливо важливу роль у цьому процесі відіграють міжнародні електронні бази даних, зокрема Catalogue of Life, GBIF, iNaturalist, Orthoptera Species File, Blattodea Species File та спеціалізовані таксономічні каталоги. Вони дозволяють оперативно відстежувати зміни номенклатури, сучасні назви таксонів,

синонімію, поширення видів і нові публікації. Для майбутнього фахівця із захисту рослин уміння працювати із сучасними таксономічними джерелами є не менш важливим, ніж знання класичної морфології комах.

Вивчення систематики має не лише теоретичне, а й безпосереднє практичне значення для захисту рослин. Правильне визначення виду є першою умовою правильного діагностування шкідника. Близькоспоріднені види можуть істотно відрізнятися за кормовими рослинами, кількістю поколінь, сезонною динамікою, зимівлею, стійкістю до несприятливих умов і чутливістю до засобів захисту. Помилка у визначенні виду може призвести до неправильно вибраних строків обстеження, прогнозування чисельності або проведення захисних заходів.

Не менш важливим є вивчення екології та поведінки комах. Сучасний захист рослин уже не може обмежуватися лише розпізнаванням шкідника та вибором інсектициду. Для ефективного управління чисельністю шкідливих організмів необхідно розуміти, де, коли і чому вони з'являються, якими є їхні кормові зв'язки, як вони реагують на температуру, вологість, освітлення, структуру рослинного покриву та діяльність людини.

Екологія комах дає можливість пояснити формування їхньої чисельності в агроценозах. На популяції впливають абіотичні фактори: температура, вологість, опади, тривалість світлового дня, ґрунтові умови, також біотичні фактори: наявність кормових рослин, конкуренція, хижацтво, паразитизм, хвороби та внутрішньопопуляційні взаємодії. Наприклад, температура безпосередньо визначає швидкість розвитку багатьох комах. Саме тому накопичення суми ефективних температур використовується для прогнозування строків появи окремих фаз розвитку шкідників і планування моніторингу.

Поведінка комах також має безпосереднє значення для захисту рослин. Добові та сезонні ритми активності визначають оптимальний час проведення обліків і застосування препаратів. Реакція на запахи та леткі речовини рослин лежить в основі пошуку кормової рослини, партнера або місця відкладання яєць. Феромони дозволяють виявляти та контролювати популяції окремих шкідників за допомогою феромонних пасток. Візуальна орієнтація, фототаксис, звукова комунікація та реакції на механічні подразники також можуть використовуватися для моніторингу або розроблення методів регуляції чисельності.

Особливе значення має знання поведінки корисних комах – запилювачів, хижаків і паразитоїдів. У сучасному інтегрованому захисті рослин необхідно не тільки знищити шкідника, а й максимально зберегти природний комплекс його ворогів. Наприклад, хижі клопи, сонечка, золотоочки, сирфіди, паразитичні перетинчастокрилі та інші ентомофаги можуть істотно знижувати чисельність фітофагів. Ефективність такого природного регулювання залежить від структури агроценозу, наявності укриттів і додаткових джерел їжі, строків застосування пестицидів та їхньої токсичності для нецільових організмів.

За оцінками FAO, до 40 % світового врожаю може втрачатися через шкідників і хвороби рослин, що підкреслює масштаб проблеми та необхідність ефективних систем захисту. Водночас сучасна концепціяінтегрованого захисту

рослин передбачає насамперед моніторинг, визначення економічного порогу шкодочинності, прогнозування розвитку популяцій та використання комплексу методів, а не автоматичне застосування хімічних препаратів.

Таким чином, систематика, екологія та поведінка комах є взаємопов'язаними складовими професійної підготовки фахівця із захисту рослин. Систематика відповідає на питання «хто це?», екологія – «де, коли і за яких умов він існує?», а етологія – «як він поводиться і чому?». Поєднання цих знань дозволяє перейти від простого визначення шкідника до розуміння механізмів формування його популяції та розроблення обґрунтованої системи контролю.

Саме тому запропонований посібник озглядає систематику комах не як сукупність назв і таксономічних категорій, а як динамічну наукову систему, що постійно розвивається. Наведена класифікація відображає сучасний рівень знань, але має сприйматися як результат поточного етапу досліджень. Нові види продовжують відкриватися, нові молекулярні та морфологічні дані уточнюють філогенетичні зв'язки, а отже, окремі таксономічні положення в майбутньому неминуче будуть переглядатися. Саме розуміння цієї динамічності є однією з головних умов сучасного ентомологічного мислення.

З огляду на обсяг посібника детальний розгляд усіх родин комах не передбачається. Основну увагу приділено родинам, представники яких поширені в Україні та мають практичне значення для сільського господарства – як шкідники рослин, ентомофаги та інші корисні організми.

У навчальному посібнику «Загальна ентомологія. Ч. 2. Біологія та екологія комах. Систематика комах» авторський внесок розподілено наступним чином:

- Кава Л. П. – підготовлено передмову та розділ 2 «Систематика комах» (теми 2.1 – 2.9).
- Статкевич О. І. – підготовлено розділ 1 «Біологія та екологія комах» (теми 1.1 – 1.5).
- Коломієць Ю. В. – підготовлено розділ 1 «Біологія та екологія комах» (теми 1.6 – 1.10).

.

РОЗДІЛ 1. БІОЛОГІЯ ТА ЕКОЛОГІЯ КОМАХ

Тема.1.1. Життєвий цикл комах, закономірності індивідуального розвитку та типи метаморфозу

1.1.1. Ембріональний розвиток комах: запліднення, дроблення, формування зародка та ембріогенез

Ембріональний розвиток є першою стадією індивідуального розвитку (онтогенезу) комах, під час якої із заплідненої яйцеклітини формується повністю розвинений зародок, здатний до самостійного існування після виходу з яйця. Саме в ембріональний період закладаються всі основні органи і системи майбутнього організму, визначається просторова організація тіла, встановлюються передньо-задня, дорзовентральна та ліво-права осі симетрії, а також формується сегментарна будова, характерна для представників класу Insecta. Особливості перебігу ембріогенезу є результатом тривалої еволюції комах і тісно пов'язані з їхньою високою екологічною пластичністю, різноманітністю життєвих циклів та здатністю освоювати різні екологічні ніші [1–3].

У переважної більшості комах, які розмножуються статевим шляхом, запліднення відбувається внутрішньо і, як правило, незадовго до відкладання яйця. Після копуляції сперматозоїди певний час зберігаються у спеціальному органі самиці – сперматеці, що дозволяє використовувати їх для запліднення протягом тривалого періоду. У момент проходження зрілого яйця через яйцепровід один, а інколи декілька сперматозоїдів проникають до яйцеклітини через мікропіле – спеціальний отвір у хоріоні яйця. Проте лише один сперматозоїд бере участь у злитті чоловічого і жіночого пронуклеусів, тоді як проникненню інших перешкоджають фізіологічні механізми блокування поліспермії [1, 4].

Після завершення процесу запліднення утворюється диплоїдна зигота, яка є початком розвитку нового організму. На відміну від соматичних клітин, перші етапи розвитку яйця комах мають специфічний характер. Спочатку відбувається багаторазовий поділ ядра без утворення міжклітинних перегородок, тобто цитокінез на ранніх стадіях відсутній. Унаслідок цього формується багатоядерний синцитій, характерний для більшості представників класу комах [1, 3, 5].

Під час послідовних мітотичних поділів дочірні ядра разом із невеликими ділянками цитоплазми рівномірно розподіляються в масі жовтка. Комплекс ядра з навколишньою цитоплазмою називають енергідою. На ранніх етапах розвитку енергіди розташовуються хаотично в центральній частині яйця, однак у міру збільшення їх кількості вони поступово мігрують до периферичної зони – периплазми. Саме цей процес становить початковий етап ембріонального дроблення [1, 5].

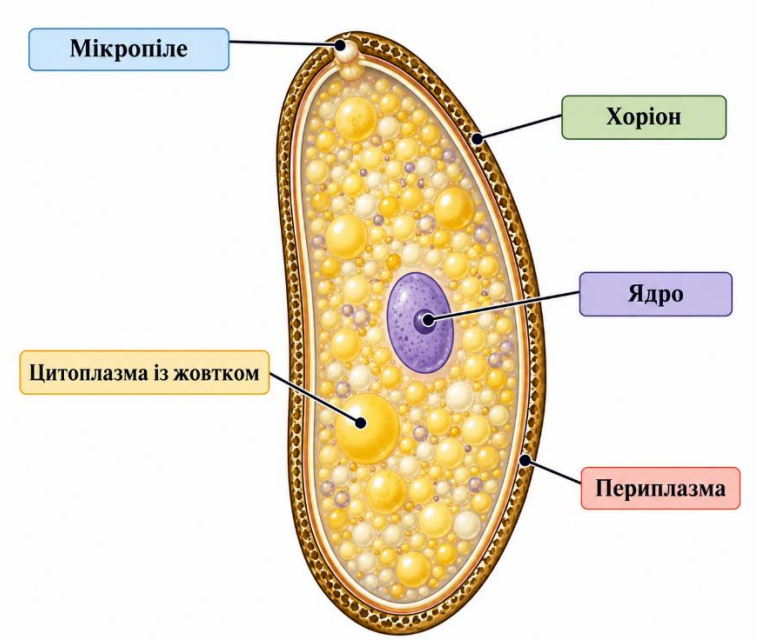


Рисунок. 1.1. Будова типового яйця комахи: мікропіле; хоріон; ядро; периплазма; цитоплазма з жовтком (адаптовано за Donoughe S., 2022; доопрацьовано автором із використанням ChatGPT)

Після завершення міграції навколо кожної енергіди формується клітинна мембрана, унаслідок чого відбувається клітинізація поверхневого шару яйця. Таким чином утворюється суцільний одношаровий епітелій із численних клітин – бластодерма, тоді як центральна частина яйця залишається заповненою жовтком, який не зазнає поділу. Подібний тип ембріонального розвитку отримав назву поверхневого (мобластичного) дроблення і є характерною ознакою переважної більшості сучасних комах [1, 3, 5, 7].

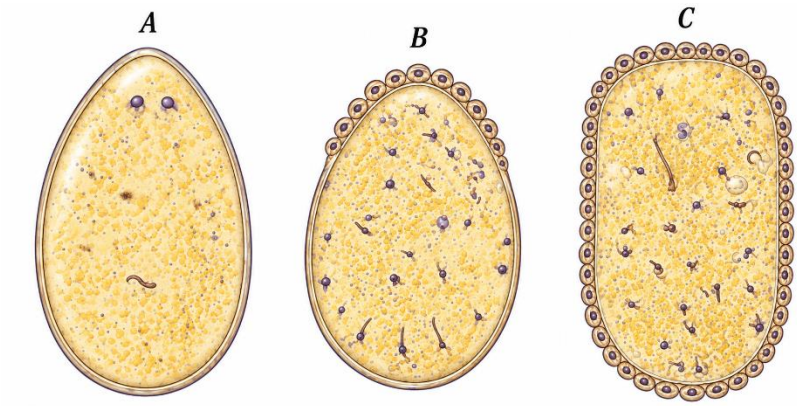


Рисунок. 1.2. Поверхневе дроблення яйця комахи (*Pieris crataegi*). А – послідовні мітотичні поділи ядра зиготи без цитокінезу (стадія синцитіального дроблення); Б – міграція дочірніх ядер до периферичної цитоплазми (периплазми) та формування синцитіальної бластодерми; В – клітинізація бластодерми й утворення одношарового клітинного епітелію, що оточує жовткову масу (адаптовано за Nation J. L., 2022, доопрацьовано автором із використанням ChatGPT) [6].

Формування бластодерми є одним із ключових етапів ембріогенезу, оскільки саме з її клітин у подальшому розвиваються всі тканини й органи майбутньої особини. Після завершення клітинізації в одній із ділянок бластодерми, зазвичай на вентральному боці яйця, починається інтенсивний поділ клітин. У результаті виникає ділянка потовщеного клітинного шару, яку називають вентральною пластинкою, зародковою смужкою або гермінальною смужкою (germ band). Саме вона є початком формування зародка [3, 5].

Розміри та форма зародкової смужки значною мірою залежать від систематичного положення комах. У багатьох видів вона займає майже всю вентральну поверхню яйця, тоді як у інших представників має вигляд невеликої овальної пластинки, яку називають зародковим диском. Надалі клітини зародкової смужки активно диференціюються, утворюючи три зародкові листки — ектодерму, мезодерму та ентодерму, з яких формуються всі органи майбутньої комахи [3, 5].

Поверхневе дроблення є важливою адаптацією до великої кількості жовтка в яйцях комах. Значний запас поживних речовин забезпечує розвиток зародка до моменту вилуплення, однак одночасно перешкоджає рівномірному поділу всієї цитоплазми. Саме тому клітинні поділи локалізуються лише в периферичній частині яйця, тоді як центральний жовток використовується як джерело енергетичних і пластичних речовин [1, 2].

Винятком серед комах є представники ряду Collembola, яйця яких містять порівняно невелику кількість жовтка. За таких умов дроблення охоплює весь об'єм яйця, і кожен поділ супроводжується повним розділенням цитоплазми на окремі клітини. Такий тип розвитку називають голобластичним (повним) дробленням. Його розглядають як примітивніший варіант ембріогенезу, який зберігся лише у небагатьох груп шестиногих і суттєво відрізняється від поверхневого дроблення, характерного для більшості представників класу Insecta [1, 3].

Сучасні ембріологічні дослідження свідчать, що вже на стадіях дроблення та формування бластодерми відбувається активація складних генетичних програм, які контролюють просторове розташування клітин, сегментацію тіла та закладання основних органів. Використання методів конфокальної мікроскопії, транскриптомного аналізу, секвенування РНК та функціональної геноміки дозволило значно поглибити розуміння механізмів раннього ембріогенезу у модельних видів комах, насамперед Drosophila melanogaster та Tribolium castaneum. Отримані результати свідчать про високий ступінь консервативності молекулярних механізмів розвитку серед різних рядів комах, хоча окремі етапи ембріогенезу можуть істотно відрізнятися залежно від особливостей їхньої біології та еволюційної історії [3–5].

Формування зародкової смужки, сегментація тіла та розвиток кінцівок. Після завершення процесу дроблення та формування бластодерми в ембріоні комах розпочинається один із найважливіших етапів онтогенезу – формування зародкової смужки (germ band). Саме на цій стадії визначається загальний план будови майбутньої особини, закладаються осі симетрії тіла, відбувається

сегментація та починається диференціація тканин і органів. Формування зародкової смужки є результатом інтенсивної проліферації клітин бластодерми, що супроводжується їх активною міграцією, зміною просторового положення та початком морфогенетичних процесів [11].

На ранніх етапах розвитку зародкова смужка має вигляд суцільної пластинки клітин, яка поступово збільшується внаслідок мітотичних поділів. У більшості представників класу Insecta спочатку переважає ріст у довжину та ширину, що забезпечує збільшення площі зародкової смужки. У подальшому відбувається її видовження вздовж передньо-задньої осі, після чого починається послідовне формування сегментів тіла.

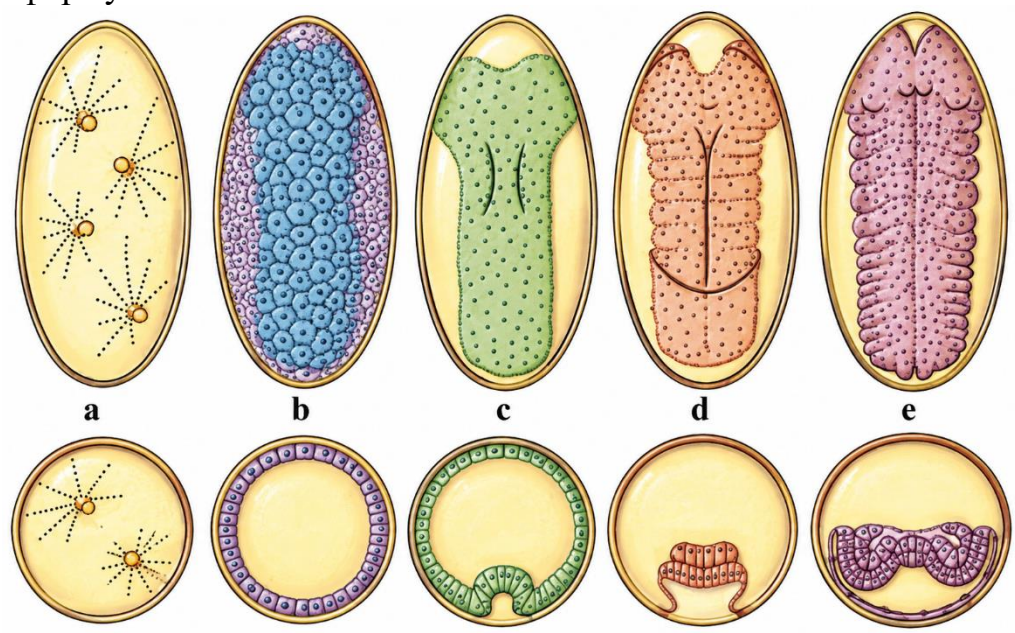


Рисунок. 1.3. Основні стадії раннього ембріонального розвитку комах: a – синцитіальне дроблення; b – утворення синцитіальної бластодерми; c – клітинізація та формування клітинної бластодерми; d – початок гаструляції й утворення зародкової смужки; e – подовження зародкової смужки, сегментація та початок органогенезу. У нижньому ряду наведено поперечні зрізи відповідних стадій розвитку ембріона (адаптованно за Dyby S., 2009, доопрацьовано автором із використанням ChatGPT (ChatGPT))[8].

Зародкові листки, гаструляція та детермінація тканин. Після завершення процесів дроблення, формування бластодерми та зародкової смужки ембріогенез комах переходить до наступного фундаментального етапу – *гаструляції,* під час якої відбувається утворення зародкових листків, закладаються основні осі майбутнього організму та визначаються напрями подальшої спеціалізації клітин. Саме на цьому етапі формується загальний план будови комахи, виникають передумови для розвитку всіх органів і систем, а клітини набувають певної морфогенетичної форми. Гаструляція є однією з найважливіших подій онтогенезу, оскільки визначає перехід від відносно однорідної клітинної маси до просторово організованого багатоклітинного організму [12].

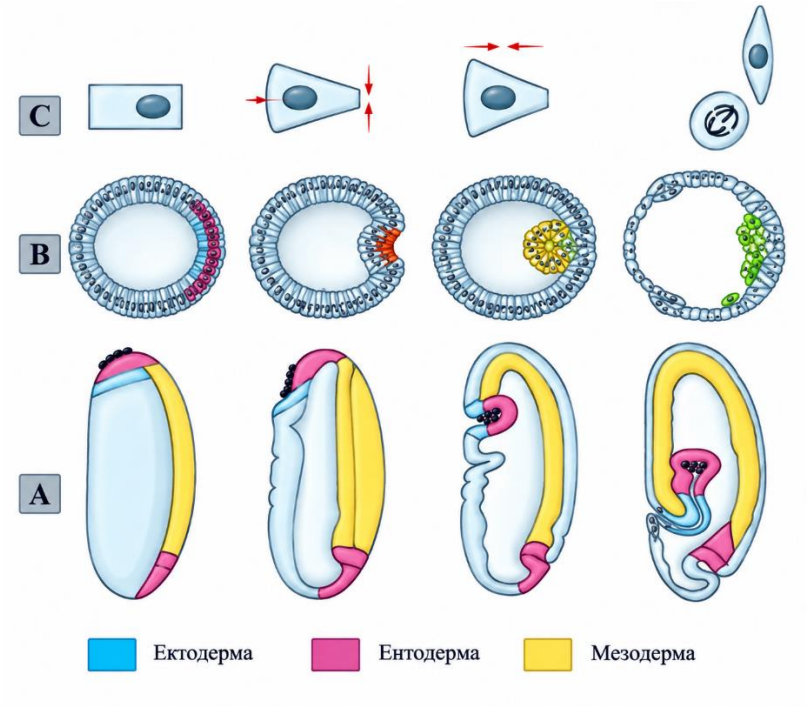


Рисунок 1.4. Гаструляція у комах:
А – послідовні морфологічні зміни зародка під час гаструляції та формування трьох зародкових листків; В – поперечні зрізи зародка, що демонструють інвагінацію клітин, утворення мезодерми та ентодерми; С – клітинні механізми гаструляції, зокрема апікальне скорочення клітин, формування вентральної борозни та інвагінацію клітин (адаптовано за Leptin M., 1999, доопрацьовано автором із використанням ChatGPT) [10].

На початкових стадіях ембріогенезу зародкова смужка представлена одношаровим пластом клітин, які утворюють ектодермальний епітелій. Незважаючи на зовнішню однорідність, клітини вже мають різний генетичний потенціал, що визначається експресією регуляторних генів розвитку. Під впливом сигнальних молекул окремі ділянки зародкової смужки починають активно перебудовуватися, внаслідок чого відбувається переміщення клітин усередину зародка та формування нових клітинних шарів.

У більшості комах гаструляція розпочинається з утворення *поздовжньої вентральної борозни* (ventral furrow), яка виникає в середній частині зародкової смужки. Клітини цієї ділянки поступово змінюють форму, видовжуються у напрямку апікально-базальної осі та починають інвагінувати, тобто впинатися всередину зародка. Завдяки координованому скороченню актиново-міозинових комплексів відбувається глибоке заглиблення вентральної борозни, а її краї поступово зближуються і змикаються. У результаті формується внутрішній шар клітин – *мезодерма*, тоді як зовнішній шар зберігає положення на поверхні зародка і стає *ектодермою*.

Сучасні дослідження свідчать [13], що процес гаструляції є не лише морфологічним явищем, а й складною молекулярною програмою, яка контролюється численними сигнальними шляхами. У модельного виду *Drosophila melanogaster* ключову роль відіграють гени *twist, snail, folded*

gastrulation, fog, concertina, а також сигнальні системи BMP, Toll та Wnt. Вони забезпечують синхронне скорочення клітин, перебудову цитоскелета та координують інвагінацію мезодермальних клітин. Подібні механізми виявлені й у представників інших рядів комах, що свідчить про високу еволюційну консервативність гаструляційних процесів.

Після завершення інвагінації мезодерма розташовується під ектодермою у вигляді суцільного шару клітин. На передньому та задньому кінцях зародка одночасно формуються групи клітин, які занурюються всередину ембріона та утворюють *ентодерму*. На відміну від мезодерми, ентодермальні клітини походять із двох окремих зачатків – переднього та заднього кишкових зачатків, які згодом з'єднуються між собою, формуючи епітелій середньої кишки. Таким чином завершується формування трьох зародкових листків, характерних для всіх тришарових тварин.

Після гаструляції кожний зародковий листок набуває власної програми розвитку та спеціалізації. *Ектодерма* утворює зовнішні покриви тіла, нервову систему, трахейну систему, передню та задню кишки, органи чуття, а також більшість екзокринних залоз. Саме з ектодерми формується кутикулярний покрив, який у подальшому забезпечує механічний захист організму, запобігає втраті води та бере участь у взаємодії комах із навколишнім середовищем.

Мезодерма є джерелом розвитку більшості внутрішніх органів. Із її клітин утворюються скелетні та вісцеральні м'язи, серце і спинна судина, статеві залози, жирове тіло, гемоцити, окремі елементи видільної системи та сполучнотканинні структури. Особливе значення має формування жирового тіла, яке виконує функції проміжного обміну речовин, накопичення поживних резервів, синтезу білків гемолімфи та участі в імунних реакціях.

Ентодерма бере участь у формуванні середньої кишки – основного відділу травної системи, де здійснюються процеси ферментативного розщеплення їжі, всмоктування поживних речовин та синтезу низки травних ферментів. Хоча ентодерма формує порівняно невелику кількість органів, її функціональне значення надзвичайно велике, оскільки саме середня кишка забезпечує енергетичні потреби організму протягом усього життя [12].

Паралельно з формуванням зародкових листків відбувається один із найскладніших процесів ембріогенезу – *детермінація клітин*. Під детермінацією розуміють незворотне визначення подальшої долі клітини, коли вона втрачає здатність розвиватися за іншими напрямами та набуває потенціалу до формування певної тканини або органа. На цьому етапі клітини ще можуть не відрізнятися морфологічно, однак їхня генетична програма вже визначає подальший напрям розвитку.

Основою детермінації є диференційована експресія генів. Під впливом материнських факторів, сигнальних білків і міжклітинних взаємодій активуються певні групи транскрипційних факторів, які послідовно запускають експресію генів, відповідальних за розвиток окремих структур організму. Особливе значення мають *гомеозисні гени (Нох-гени)*, що визначають ідентичність сегментів тіла. Саме вони забезпечують розвиток антен на головних

сегментах, ніг на грудних сегментах та відповідну спеціалізацію черевних сегментів. Порушення експресії Hox-генів може призводити до формування кінцівок у невластивих місцях або до інших грубих аномалій розвитку [14].

У процесі детермінації формуються так звані *зачатки органів (primordia)* – локальні групи клітин, кожна з яких дає початок певному органу або тканині. На ранніх стадіях розвитку вже можна виділити зачатки центральної нервової системи, кінцівок, серця, трахейної системи, кишечника, статевих залоз та інших органів. Подальший розвиток цих структур відбувається шляхом проліферації, диференціації та морфогенезу.

Сучасні молекулярно-генетичні дослідження показали, що детермінація тканин не є одноразовою подією. Навпаки, вона відбувається поетапно та супроводжується численними регуляторними взаємодіями між клітинами. Використання методів одноклітинного секвенування РНК (single-cell RNA sequencing), просторової транскриптоміки, CRISPR/Cas9 та флуоресцентного мічення клітин дозволило простежити долю окремих клітин від ранніх стадій гаструляції до формування зрілих органів. Отримані результати свідчать, що навіть сусідні клітини можуть активувати різні програми розвитку залежно від концентрації морфогенів, положення в ембріоні та характеру міжклітинних контактів [15].

Особливий інтерес викликає дослідження процесів детермінації у представників різних рядів комах. Незважаючи на значне різноманіття життєвих циклів, типів метаморфозу та екологічних адаптацій, загальні принципи формування зародкових листків і тканин залишаються надзвичайно подібними. Це свідчить про те, що основні механізми ембріогенезу сформувалися ще на ранніх етапах еволюції комах і збереглися практично без істотних змін упродовж сотень мільйонів років.

Після завершення гаструляції та детермінації тканин ембріон переходить до наступного етапу розвитку – інтенсивного органогенезу. У цей період відбувається формування більшості органів і систем, диференціація клітин різних тканин, розвиток нервової, травної, кровоносної, дихальної та статевої систем, а також підготовка зародка до завершення ембріонального розвитку і виходу з яйця [13].

Таким чином, гаструляція та формування зародкових листків є центральними процесами ембріогенезу комах, що забезпечують просторову організацію зародка, закладають основу всіх тканин і органів та визначають подальший напрям індивідуального розвитку. Саме на цьому етапі реалізується генетична програма розвитку, від точності якої залежить нормальне формування життєздатного організму.

Утворення зародкових оболонок та їх функціональне значення. Після завершення гаструляції, формування зародкових листків та початку органогенезу навколо ембріона комах утворюються спеціалізовані позазародкові структури – *зародкові оболонки (extraembryonic membranes)*. Їх поява є однією з найважливіших еволюційних адаптацій наземних членистоногих, оскільки саме вони забезпечують механічний захист зародка, підтримання оптимального

водного режиму, участь у газообміні, ізоляцію ембріона від зовнішнього середовища та координацію його розвитку. На відміну від тканин зародка, зародкові оболонки не входять до складу організму личинки або німфи після вилуплення, а виконують свої функції лише протягом ембріогенезу [16].

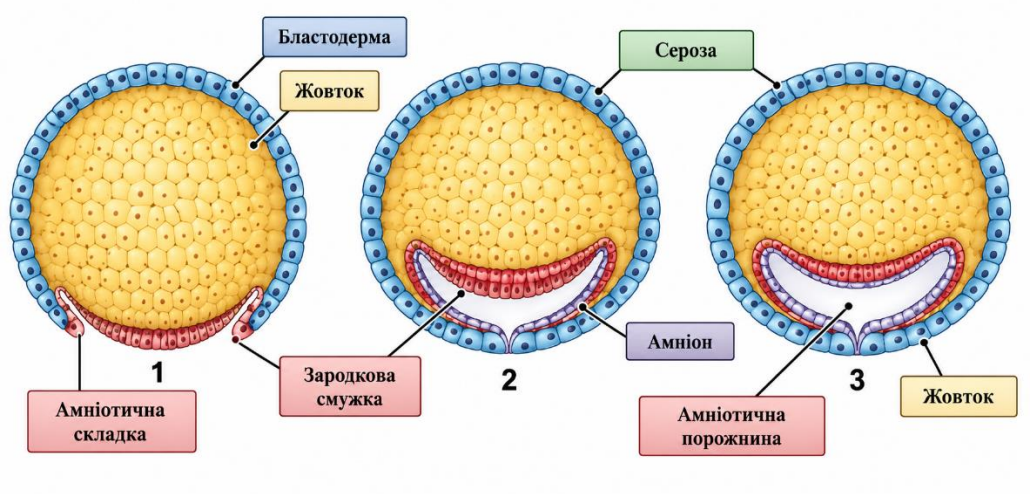


Рисунок 1.5. Послідовні етапи утворення позазародкових оболонок комах. 1 – початок формування амніотичних складок по краях зародкової смужки; 2 – зближення амніотичних складок і формування амніона, серози та амніотичної порожнини; 3 – завершення утворення позазародкових оболонок, які повністю оточують зародок. Бластодерма формує зовнішній клітинний шар яйця, а жовток забезпечує ембріон поживними речовинами протягом розвитку (адаптовано за Zhurov V., 2014, доопрацьовано автором із використанням ChatGPT) [9]

У більшості представників класу *Insecta* формуються дві позазародкові оболонки – *сероза (serosa)* та *амніон (amnion).* Вони виникають із клітин бластодерми ще на ранніх етапах розвитку та є характерною особливістю більшості комах. Формування цих оболонок відбувається синхронно з ростом зародка і супроводжується складними морфогенетичними перебудовами, які контролюються численними сигнальними системами та регуляторними генами.

Після формування зародкової смужки клітини периферичної бластодерми, які не входять до складу власне ембріона, починають інтенсивно ділитися та мігрувати. У результаті цього процесу навколо зародка формується подвійна система оболонок, що відокремлює його від жовткової маси. Незважаючи на різноманітність ембріогенезу серед різних рядів комах, загальні закономірності утворення амніона та серози залишаються подібними.

У сучасній ембріології описано два основних варіанти формування зародкових оболонок інвагінаційний (анамеричний) та . обростаючий [17, 18]**.**

*Інвагінаційний (анамеричний) тип формування оболонок***.** Перший механізм характерний для багатьох представників комах із добре розвиненими позазародковими оболонками. На початковому етапі каудальна частина зародка поступово занурюється у товщу жовтка. Разом із зародком усередину яйця втягується ділянка бластодерми, яка поступово охоплює ембріон. У міру

поглиблення інвагінації краї оболонки зближуються та змикаються над вентральною поверхнею зародка. У результаті утворюються дві окремі оболонки.

Зовнішня оболонка – сероза – прилягає до хоріона і вистилає майже всю внутрішню поверхню яйця. Внутрішня оболонка – амніон – безпосередньо оточує зародок, утворюючи навколо нього замкнуту порожнину, заповнену амніотичною рідиною.

*Обростаючий тип формування оболонок***.** Другий спосіб характеризується тим, що зародок поступово занурюється у жовткову масу без вираженої інвагінації. Позазародкові клітини бластодерми розростаються з боків над вентральною поверхнею ембріона. Поступово їх краї зближуються і зливаються по середній лінії, формуючи спочатку амніон, а зовні від нього – серозу [17, 18].

Обидва механізми приводять до одного результату — утворення подвійної системи позазародкових оболонок, яка забезпечує нормальний перебіг ембріонального розвитку.

*Будова та функції серози***.** Сероза є зовнішньою позазародковою оболонкою і безпосередньо контактує з хоріоном яйця. Вона складається з одного шару плоских епітеліальних клітин, які характеризуються високою секреторною активністю. Тривалий час вважалося, що сероза виконує лише механічну функцію. Проте сучасні дослідження останнього десятиліття значно розширили уявлення про її роль у розвитку комах.

Однією з найважливіших функцій серози є захист зародка від висихання. Клітини серози синтезують спеціальну кутикулярну оболонку – *серозну кутикулу (serosal cuticle)*, яка значно зменшує випаровування води через оболонки яйця. Саме ця структура забезпечила комахам можливість відкладати яйця в умовах суходолу, де ризик дегідратації є значно вищим, ніж у водному середовищі [16, 17].

Крім того, сероза бере активну участь у формуванні природного імунного захисту ембріона. Сучасні транскриптомні дослідження показали, що клітини серози здатні синтезувати антимікробні пептиди, лізоцими, дефензини та інші фактори природженого імунітету. Завдяки цьому навіть нерозвинений ембріон може ефективно протистояти бактеріальним і грибним інфекціям.

Важливою функцією серози є також участь у газообміні. Хоча кисень надходить через мікропори хоріона, саме сероза регулює інтенсивність транспорту газів між зовнішнім середовищем і тканинами зародка. Це особливо важливо під час інтенсивного органогенезу, коли швидкість клітинного дихання значно зростає.

Останні молекулярно-біологічні дослідження свідчать, що сероза є активним регуляторним центром ембріогенезу. Її клітини продукують сигнальні молекули, які координують розвиток сусідніх тканин, впливають на темпи росту ембріона та забезпечують узгодженість морфогенетичних процесів.

Будова та функції амніона. Амніон є внутрішньою позазародковою оболонкою, яка безпосередньо оточує зародок. Він складається з одношарового

епітелію та формує амніотичну порожнину, у якій протягом майже всього ембріогенезу перебуває зародок.

Основною функцією амніона є створення стабільного мікросередовища для розвитку ембріона. Амніотична рідина підтримує постійний водний баланс, зменшує механічний тиск на тканини зародка та забезпечує його вільні рухи під час росту. Амніон також виконує захисну функцію. Він амортизує механічні впливи, запобігає пошкодженню ніжних ембріональних тканин і створює бар'єр між зародком та залишками жовткової маси. Крім цього, амніон бере участь у транспорті поживних речовин, продуктів обміну та сигнальних молекул між жовтком і тканинами зародка. Завдяки цьому підтримуються оптимальні умови для розвитку внутрішніх органів [16, 18].

Взаємодія зародкових оболонок із жовтком. Протягом більшої частини ембріогенезу зародок частково або повністю занурений у жовткову масу. Жовток є основним джерелом білків, ліпідів, вуглеводів, вітамінів та мінеральних речовин, необхідних для росту ембріона.

Зародкові оболонки не лише ізолюють ембріон від жовтка, а й забезпечують регульований транспорт поживних речовин. Спеціалізовані транспортні білки клітин амніона та серози контролюють надходження амінокислот, жирних кислот, іонів та інших компонентів до тканин зародка.

У міру розвитку запаси жовтка поступово виснажуються. Одночасно активно формується середня кишка, клітини якої починають засвоювати залишки жовткової маси. Таким чином здійснюється перехід від позаембріонального живлення до функціонування власної травної системи [17, 18].

*Руйнування зародкових оболонок***.** Наприкінці ембріонального розвитку функції амніона та серози поступово втрачають своє значення. Перед вилупленням зародок починає активно рухатися, що супроводжується механічним розривом позазародкових оболонок.

Одночасно клітини серози та амніона зазнають програмованої клітинної смерті (апоптозу), після чого їх залишки руйнуються ферментативними системами ембріона або використовуються як додаткове джерело поживних речовин. У момент виходу личинки або німфи з яйця позазародкові оболонки повністю деградують і більше не беруть участі в розвитку організму.

Поява амніона та серози стала одним із ключових етапів еволюції комах. Формування цих оболонок забезпечило надійний захист ембріона від висихання, механічних пошкоджень, інфекцій та коливань температури, що значно підвищило виживання яєць у наземних екосистемах. Саме розвиток позазародкових оболонок вважають однією з передумов надзвичайного еволюційного успіху комах і їхнього заселення практично всіх природних зон Землі.

Новітні дослідження із застосуванням методів транскриптомного аналізу, просторової геноміки, конфокальної мікроскопії та CRISPR/Cas9 показали, що зародкові оболонки є не пасивними структурами, а високоорганізованими тканинами, які активно регулюють перебіг ембріогенезу. Вони беруть участь у

міжклітинній сигналізації, забезпечують адаптацію ембріона до умов середовища та координують розвиток багатьох органів і тканин [16 – 18].

Таким чином, зародкові оболонки є невід'ємною складовою ембріогенезу комах. Вони виконують комплекс захисних, трофічних, фізіологічних, імунологічних і регуляторних функцій, забезпечуючи оптимальні умови для розвитку зародка та успішне завершення ембріонального періоду. Для сучасної ембріології комах дослідження будови, функцій і молекулярних механізмів розвитку амніона та серози залишається одним із найперспективніших напрямів, оскільки поглиблює розуміння еволюції комах і відкриває нові можливості для використання цих знань у фундаментальній та прикладній ентомології.

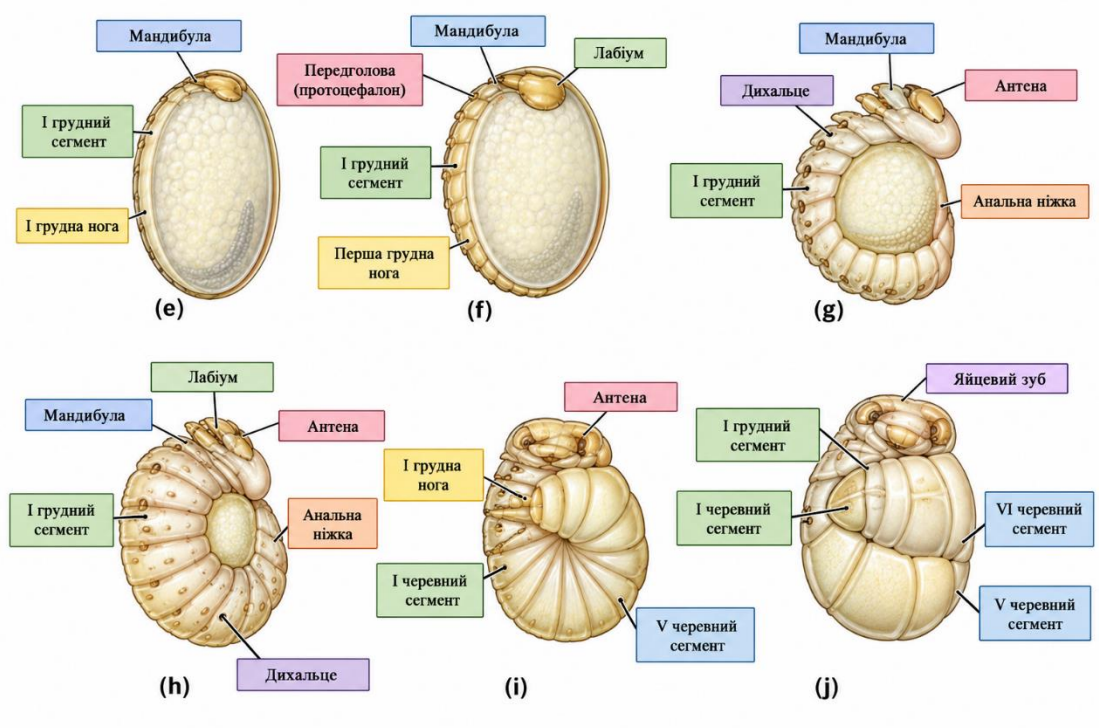


Рисунок 1.6. Формування сегментованої будови тіла комахи під час ембріогенезу: (e) початок сегментації тіла. З'являються перші чітко виражені сегменти; (f) Сегментація стає більш вираженою; (g) подальша диференціація сегментів; (h) завершення сегментації; (i) початок згортання зародка всередині яйця. Зародок набуває характерної С-подібної форми; (j) передвилупна стадія. Ембріон повністю сегментований (адаптовано за Dyby S., 2008; доопрацьовано автором із використанням ChatGPT) [8]

Однією з найважливіших етапів цього періоду є сегментація, тобто процес поділу тіла зародка на окремі метамерні ділянки. Спочатку на поверхні зародкової смужки з'являються поперечні перетяжки або борозни, які поступово розмежовують окремі сегменти. Ці морфологічні зміни є зовнішнім проявом складних молекулярно-генетичних процесів, що контролюються каскадом генів сегментації. Сучасні дослідження свідчать, що формування сегментів регулюється координованою експресією материнських генів, генів полярності,

pair-rule-генів та сегмент-полярних генів, які забезпечують просторову організацію майбутнього тіла комахи [19].

Першими диференціюються сегменти головного відділу, хоча на початкових стадіях вони ще практично не відрізняються від сегментів грудей або черевця. Лише в процесі подальшого розвитку мандибулярний, максилярний та лабіальний сегменти поступово інтегруються у склад головної капсули, формуючи єдиний функціональний комплекс. Така послідовність розвитку підтверджує спільність походження всіх сегментів тіла комах і відображає основні закономірності еволюції членистоногих [19].

Практично одночасно із сегментацією розпочинається формування кінцівок. На вентральній поверхні грудних сегментів виникають парні вирости – зачатки майбутніх ніг, які інтенсивно ростуть і швидко диференціюються. На ранніх стадіях ембріогенезу подібні зачатки формуються також на більшості сегментів черевця, однак у переважної більшості комах вони мають рудиментарний характер і зникають ще до завершення ембріонального розвитку [19, 20].

Виняток становлять окремі представники примітивних рядів та деякі личинкові форми, у яких окремі абдомінальні придатки можуть зберігатися після вилуплення. Наприклад, церки, що розвиваються на останніх сегментах черевця, залишаються функціональними органами в багатьох груп комах і виконують механорецепторну або захисну функцію [20].

Розвиток сегментів тіла відбувається нерівномірно [19]. Передні відділи зародка формуються швидше, ніж задні, тому на проміжних стадіях ембріогенезу голова та грудний відділ уже добре диференційовані, тоді як каудальна частина ще продовжує сегментуватися. Подібна закономірність характерна для більшості комах із повним і неповним перетворенням та пояснюється особливостями експресії генів, що контролюють розвиток передньо-задньої осі.

Сучасні методи молекулярної біології, зокрема CRISPR/Cas9, секвенування РНК нового покоління та просторова транскриптоміка, значно розширили уявлення про механізми сегментації ембріона. Встановлено, що ключову роль у формуванні сегментів відіграють гени *engrailed, wingless, hedgehog, even-skipped, paired, Krüppel, hunchback* та інші регуляторні елементи, які забезпечують точну координацію морфогенетичних процесів [19]. Порівняльні дослідження *Drosophila melanogaster*, *Tribolium castaneum*, *Oncopeltus fasciatus* та інших модельних видів показали, що попри значне різноманіття комах загальні принципи сегментації залишаються висококонсервативними, що свідчить про їх давнє еволюційне походження.

Таким чином, формування зародкової смужки, сегментація тіла та розвиток кінцівок є взаємопов'язаними процесами, які визначають загальний план будови майбутньої комахи. Саме на цьому етапі закладаються основні морфологічні ознаки виду, формується метамерна організація тіла та створюються передумови для подальшого розвитку внутрішніх органів і функціональних систем організму.

Формування форми тіла зародка та замикання ембріона. Після завершення сегментації тіла та закладання основних зачатків кінцівок ембріогенез комах переходить до наступного важливого етапу – формування просторової організації зародка. На цьому етапі відбувається інтенсивне морфогенетичне ремоделювання, у результаті якого плоска зародкова смужка поступово перетворюється на тривимірний організм із чітко сформованими головою, грудьми, черевцем та замкнутою порожниною тіла [20, 21].

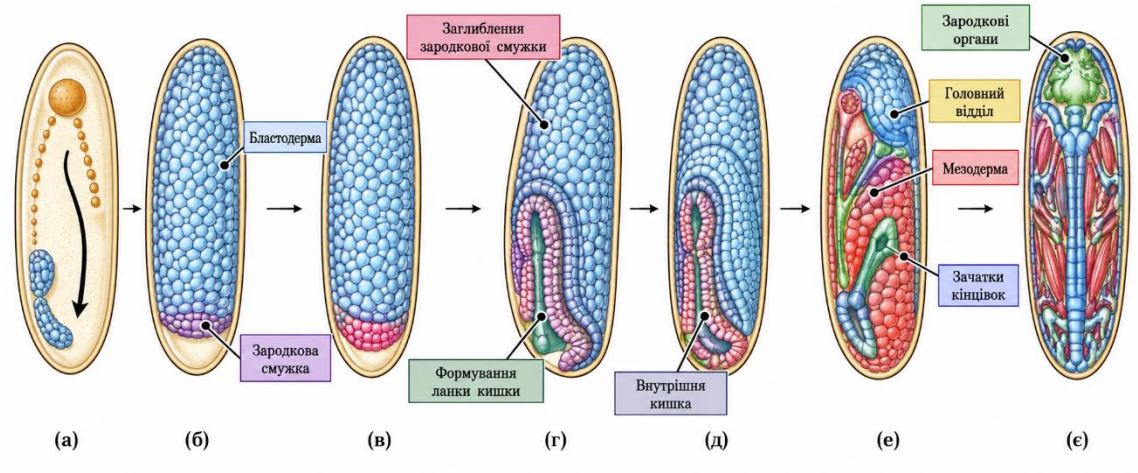


Рисунок 1.7. Послідовні стадії ембріонального розвитку комах: формування зародкових оболонок, ріст зародка, органогенез і завершення ембріогенезу (за Zhurov V., 2004; доопрацьовано автором із використанням ChatGPT) [9]

На ранніх стадіях розвитку зародок являє собою переважно вентральну пластинку клітин. Саме вентральна сторона є морфологічно найбільш диференційованою, тоді як дорсальна частина ще тривалий час залишається відкритою. У цей період добре помітні лише зачатки кінцівок, сегменти тіла та стернальна поверхня, тоді як бокові та спинні покриви ще не сформовані. Центральну частину яйця, як і раніше, займає жовток, який забезпечує зародок поживними речовинами протягом усього ембріонального розвитку [20].

У міру росту ембріона відбувається інтенсивне розростання латеральних ділянок ектодерми. Бічні краї зародкової смужки поступово піднімаються догори, охоплюючи жовткову масу з обох боків. Цей процес відбувається синхронно у передній і задній частинах тіла, а згодом поширюється на середні сегменти. У результаті краї тіла зближуються над дорсальною поверхнею та зливаються між собою, завершуючи формування суцільної стінки тіла зародка [20, 21].

Таке дорсальне замикання (dorsal closure) є одним із ключових морфогенетичних процесів ембріогенезу комах. Воно забезпечує остаточне формування цілісного тіла, ізолює внутрішні органи від жовткової маси та створює передумови для подальшого розвитку внутрішніх систем органів. У модельного виду *Drosophila melanogaster* механізми дорсального замикання детально вивчені [21]. Встановлено, що цей процес здійснюється завдяки координованій міграції епітеліальних клітин, перебудові цитоскелета,

ремоделюванню міжклітинних контактів та скороченню актоміозинових комплексів. Важливу роль у регуляції цього процесу відіграють сигнальні шляхи JNK, Dpp (Decapentaplegic), Jun та Fos, які координують рух клітин і забезпечують правильне змикання дорсальних покривів [21].

Паралельно із замиканням тіла відбувається інтенсивний розвиток зовнішніх придатків. Грудні кінцівки видовжуються, у них поступово виділяються окремі членики, закладаються майбутні суглоби, м'язи та нервові елементи. Одночасно формуються зачатки антен, мандибул, максил, лабіума та інших ротових придатків, які в подальшому визначають тип ротового апарату конкретного виду комах [19].

На цьому етапі ембріогенезу також відбувається активна диференціація головної капсули. Окремі сегменти голови поступово зливаються між собою, формуючи єдину міцну структуру. Одночасно закладаються фасеткові очі, прості вічка (оцелі), мозкові ганглії та інші елементи центральної нервової системи. Формування голови є надзвичайно складним процесом, що контролюється експресією численних гомеозисних генів (Hox genes), які визначають ідентичність окремих сегментів та їх подальшу спеціалізацію.

У грудному відділі одночасно з розвитком кінцівок закладаються майбутні крилові диски у голометаболічних комах або зачатки крил у представників із неповним перетворенням. Хоча зовнішньо вони ще майже непомітні, саме в цей період визначаються основні напрямки формування літального апарату [20].

Не менш важливі зміни відбуваються і в черевному відділі. У більшості сучасних комах ембріональні зачатки черевних кінцівок швидко редукуються. Водночас на останніх сегментах зберігаються церки, а у деяких таксонів – зачатки статевих придатків, які завершують свій розвиток уже після вилуплення або під час метаморфозу.

У процесі формування замкнутого тіла відбувається інтенсивне використання запасів жовтка. Поживні речовини активно транспортуються до клітин зародка, забезпечуючи високу інтенсивність біосинтетичних процесів. Одночасно починає функціонувати середня кишка, яка поступово охоплює залишки жовткової маси та забезпечує її подальше засвоєння [19, 20].

Завершення дорсального замикання є переломним моментом ембріогенезу. Саме після нього зародок набуває характерної видової форми, а основні органи вже мають чітко визначене взаємне розташування. Надалі розвиток полягає переважно у рості, гістогенезі, диференціації тканин, дозріванні органів та підготовці до вилуплення.

Сучасні дослідження із застосуванням методів тривимірної конфокальної мікроскопії, світлолистової флуоресцентної мікроскопії (light-sheet microscopy) та просторової транскриптоміки дозволили детально простежити динаміку формування тіла ембріона в режимі реального часу[19, 20]. Отримані результати свідчать, що навіть незначні порушення регуляції клітинної міграції, міжклітинної адгезії або експресії генів морфогенезу можуть призводити до аномалій розвитку, несумісних із життям. Це підкреслює виняткову важливість

точного генетичного контролю ембріогенезу та високий рівень консервативності механізмів формування тіла серед різних рядів комах. [19 – 21].

Таким чином, формування форми тіла зародка є завершальним етапом раннього ембріогенезу, упродовж якого плоска зародкова смужка трансформується у просторово організований організм із замкнутою порожниною тіла, сформованими сегментами, кінцівками та основними системами органів. Цей процес забезпечує підготовку ембріона до наступних етапів розвитку, які пов'язані з диференціацією тканин, функціональним дозріванням органів і виходом личинки або німфи з яйця.

Диференціація тканин, функціональне дозрівання органів та вихід личинки або німфи з яйця. Після завершення основних морфогенетичних процесів, формування сегментованого тіла та замикання зародка ембріон комахи вступає в заключний період ембріонального розвитку. На цьому етапі відбувається інтенсивна диференціація тканин, остаточне формування органів і систем, їх функціональне дозрівання та підготовка молодої особини до самостійного існування після виходу з яйця. Якщо на попередніх етапах переважали процеси закладання загального плану будови тіла, то тепер основним напрямом розвитку стає спеціалізація клітин і тканин та набуття органами функціональної компетентності [22].

Диференціація є процесом, у результаті якого морфологічно та функціонально відносно однорідні клітини набувають специфічних властивостей і перетворюються на спеціалізовані клітинні типи. У ході ембріогенезу комах цей процес відбувається під контролем складної системи генетичних програм, міжклітинних сигналів та взаємодії клітин із навколишнім мікросередовищем. Важливе значення мають регуляторні гени, транскрипційні фактори та сигнальні шляхи, які координують проліферацію, міграцію, диференціацію і функціональне дозрівання клітин.

На завершальних етапах ембріогенезу відбувається остаточна спеціалізація основних тканин. *Ектодермальне походження* мають покриви тіла, нервова система, трахейна система, передній і задній відділи кишечника, а також низка органів чуття та залоз. Клітини ектодерми поступово набувають різних морфологічних властивостей залежно від їхнього положення та майбутньої функції. Особливо важливим є формування епідермісу, який у подальшому продукує кутикулу – зовнішній скелет комахи [22].

Кутикула виконує комплекс функцій: забезпечує механічний захист, зменшує втрати води, підтримує форму тіла та створює поверхню для прикріплення м'язів. У міру завершення ембріогенезу клітини епідермісу формують компоненти майбутньої кутикули, хоча її остаточні властивості значною мірою визначаються вже після вилуплення та під час наступних линянь.

З *мезодерми* диференціюються м'язові тканини, елементи гемоцелю, дорсальна судина, жирове тіло, статеві структури та інші похідні. Особливо важливим є дозрівання м'язової системи, оскільки безпосередньо перед виходом із яйця личинка або німфа повинна мати достатню рухову активність для здійснення вилуплення [22].

Жирове тіло формується як важливий метаболічний орган. Воно накопичує ліпіди, глікоген та інші резервні речовини, які використовуються як джерело енергії під час завершальних етапів ембріогенезу та після вилуплення. Крім того, жирове тіло бере участь у синтезі білків гемолімфи та забезпеченні організму метаболітами.

Ентодермальні похідні представлені насамперед середньою кишкою. У міру дозрівання травної системи клітини її епітелію набувають спеціалізованих функцій, пов'язаних із перетравленням їжі та всмоктуванням поживних речовин. У деяких видів до моменту вилуплення травна система вже достатньо сформована для переходу до живлення одразу після виходу з яйця.

Одночасно з диференціацією тканин відбувається *функціональне дозрівання органів і систем.* Важливо підкреслити, що морфологічне формування органа не завжди означає його повну функціональну готовність. Орган може бути сформований структурно, але його клітини продовжують диференціюватися, встановлювати міжклітинні контакти та набувати необхідної фізіологічної активності [22, 23].

Однією з перших систем, що набуває функціональної готовності, є *нервова система*. У процесі нейрогенезу формуються нейрони та гліальні клітини, відбувається утворення нервових гангліїв і встановлення функціональних зв'язків між ними. Наприкінці ембріонального розвитку нервова система вже забезпечує координацію найважливіших рухових реакцій, необхідних для виходу з яйця.

Важливі зміни відбуваються і в *трахейній системі*. У комах газообмін здійснюється через систему трахей і трахеол, які безпосередньо доставляють кисень до тканин. У міру розвитку зародка трахейні трубки розгалужуються, формуючи складну мережу, що охоплює різні ділянки тіла. Ступінь функціональної готовності трахейної системи до моменту вилуплення залежить від виду та умов розвитку.

Завершується формування *травної системи*. Передня і задня кишка мають ектодермальне походження, тоді як середня кишка формується з ентодермальних зачатків. На заключних стадіях ембріогенезу відбувається диференціація епітелію кишечника, формування його просвіту та встановлення функціональних зв'язків із травними залозами [22, 23].

Паралельно формується *видільна система*. У більшості комах її основними органами є мальпігієві трубочки, які забезпечують видалення продуктів азотистого обміну та підтримання водно-сольового балансу. Їхня морфологічна диференціація відбувається ще в ембріогенезі, а функціональна активність поступово зростає в міру розвитку молодої особини.

Важливим завершальним процесом є дозрівання *сенсорних систем*. Формуються органи механорецепції, хеморецепції та фоточутливі структури. У личинок і німф різних груп ступінь розвитку органів чуття неоднаковий і визначається способом життя після вилуплення. Наприклад, у видів, личинки яких відразу активно пересуваються та шукають їжу, сенсорні системи повинні бути функціонально готовими вже на момент виходу з яйця[22, 23].

Завершення ембріонального розвитку супроводжується комплексом фізіологічних змін, які забезпечують **п***ідготовку личинки або німфи до виходу з яйця*. Ембріон поступово використовує значну частину запасів жовтка, збільшується його рухова активність, завершується формування покривів, кінцівок, ротового апарату та органів чуття.

Перед вилупленням зародок займає більшу частину внутрішнього простору яйця. Його тіло набуває характерної для виду форми, а сегменти та придатки стають морфологічно чітко вираженими. У багатьох комах перед виходом із яйця спостерігаються характерні рухи тіла, які сприяють механічному руйнуванню оболонок.

Важливу роль у цьому процесі відіграють *ферменти, що послаблюють оболонки яйця.* У деяких комах перед вилупленням формується спеціалізована структура – яйцевий зубець або інший тимчасовий виріст, за допомогою якого ембріон механічно пошкоджує оболонку. В інших видів її послаблення забезпечується переважно ферментативним шляхом. Конкретний механізм залежить від морфології яйця та особливостей виду [22, 23].

Процес виходу молодої особини з яйця називають *вилупленням (еклозією).* Він є завершальною подією ембріонального розвитку. У цей момент зародок переходить від відносно ізольованого існування в яйці до безпосередньої взаємодії з навколишнім середовищем.

У комах із *неповним перетворенням* з яйця виходить німфа. Вона загалом подібна до дорослої особини, але відрізняється меншими розмірами, недорозвиненими статевими органами та, залежно від групи, неповністю сформованими крилами. Подальший розвиток відбувається через низку линянь, під час яких німфа поступово збільшується і набуває ознак імаго.

У комах із *повним перетворенням* із яйця виходить личинка, яка морфологічно значно відрізняється від дорослої особини. Личинкова стадія виконує переважно функції живлення та росту. Після завершення личинкового розвитку організм переходить до стадії лялечки, під час якої відбувається глибока перебудова тіла та формування імаго [23].

Отже, характер молодої особини, яка виходить із яйця, безпосередньо пов'язаний із типом постембріонального розвитку. У німфи значна частина основних структур дорослої особини вже сформована, тоді як у личинки голометаболічних комах значна частина органогенезу та перебудови тіла відбувається вже після вилуплення.

Таким чином, заключний період ембріонального розвитку комах характеризується переходом від переважно морфогенетичних процесів до *функціонального становлення організму*. Диференціація тканин забезпечує спеціалізацію клітин, дозрівання органів формує функціональні системи, а комплекс фізіологічних змін готує ембріон до виходу з яйця.

Після вилуплення організм уже здатний виконувати основні життєві функції – рухатися, сприймати подразнення, здійснювати газообмін і, залежно від виду, живитися. Водночас його розвиток ще не завершений. Саме тому вихід із яйця

розглядають як *межу між ембріональним і постембріональним періодами онтогенезу*, а не як завершення індивідуального розвитку.

Подальший розвиток визначається типом метаморфозу та включає ріст, линяння, диференціацію та остаточне формування ознак імаго. У такий спосіб ембріогенез створює структурно-функціональну основу для всіх наступних етапів життєвого циклу комахи.

1.1.2. Постембріональний розвиток комах: стадії онтогенезу, линяння, ріст і формування імаго

Постембріональний розвиток є важливим етапом індивідуального розвитку комах, який розпочинається після завершення ембріогенезу та виходу молодої особини з яйця і завершується формуванням статевозрілої дорослої комахи – *імаго*. На цьому етапі відбуваються інтенсивні процеси росту, диференціації та перебудови тканин, дозрівання внутрішніх органів, формування зовнішніх структур і статевої системи. На відміну від ембріонального періоду, коли переважно закладається загальний план будови організму, постембріональний розвиток характеризується його подальшим ускладненням, функціональним дозріванням і пристосуванням до самостійного існування [24].

Початок постембріонального періоду пов'язаний із виходом молодої особини з яйця. Вона вже має основні структурні компоненти організму, сформовані під час ембріогенезу, однак багато органів і систем ще не досягли остаточного рівня морфологічної та функціональної зрілості. Молоді особини активно живляться, ростуть, накопичують поживні речовини та проходять послідовні вікові періоди. Упродовж цього часу відбуваються закономірні зміни розмірів тіла, його пропорцій, будови придатків, внутрішніх органів та фізіологічних процесів.

Постембріональний розвиток комах характеризується значним різноманіттям. Його конкретний перебіг залежить від систематичного положення виду, особливостей його життєвого циклу, типу розвитку, характеру живлення, умов навколишнього середовища та сезонності. Водночас для більшості комах характерною є загальна послідовність: вихід із яйця → серія ювенільних вікових періодів → завершення росту та диференціації → формування імаго → статеве дозрівання [25].

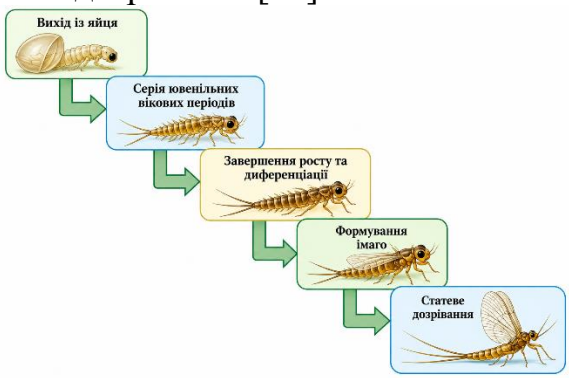


Рисунок 1.8. Схема послідовності постембріонального розвитку (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT))

Стадії та віки розвитку комах. Однією з характерних особливостей постембріонального розвитку комах є його поділ на послідовні вікові періоди. Стадією розвитку називають проміжок часу між двома послідовними линяннями, тоді як віком – стан особини протягом певної стадії. Наприклад, період між виходом молодої особини з яйця та її першим линянням відповідає першому віку. Після першого линяння починається другий вік, після наступного – третій і т. д.

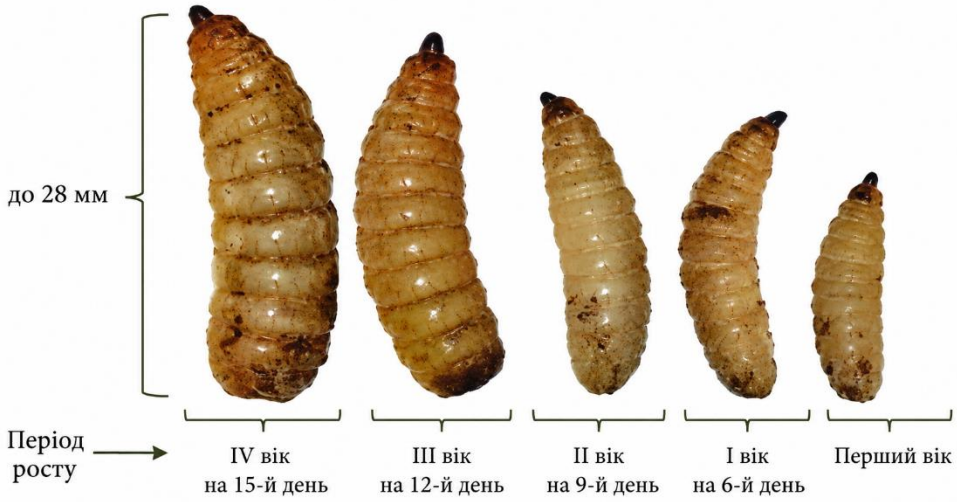


Рисунок 1.9. Послідовні вікові стадії розвитку личинки (рисунок автора Статкевич О., 2024)

Такий поділ має важливе практичне значення для ентомології, оскільки різні віки однієї й тієї самої комахи можуть істотно відрізнятися за розмірами тіла, забарвленням, будовою окремих органів, характером живлення та чутливістю до факторів навколишнього середовища. Визначення віку комах часто використовується під час фенологічних спостережень, прогнозування розвитку шкідників, проведення фітосанітарного моніторингу та вибору оптимальних строків застосування засобів захисту рослин [26].

Кількість вікових періодів не є однаковою для всіх комах. Вона може змінюватися як між різними видами, так і в межах одного виду залежно від температури, якості корму, вологості, фотоперіоду та інших умов. Для багатьох видів характерними є кілька послідовних віків, тоді як у деяких комах кількість линянь може бути значно більшою.

Важливо враховувати, що тривалість вікових періодів також не є сталою величиною. За сприятливих умов розвиток може прискорюватися, тоді як дефіцит корму, несприятлива температура або інші стресові фактори здатні його уповільнювати. Таким чином, календарний вік особини не завжди точно відповідає її біологічному віку. Для характеристики розвитку тому доцільно враховувати не лише час, що минув після виходу з яйця, а й морфологічні ознаки конкретної стадії.

Ріст організму в постембріональний період. Ріст є одним із центральних процесів постембріонального розвитку комах. Він забезпечує збільшення маси

та розмірів тіла, розвиток внутрішніх органів і формування структур, необхідних для переходу до наступного вікового періоду. Однак ріст комах має специфічні особливості, пов'язані з наявністю твердого зовнішнього покриву – кутикули [24, 25].

Кутикула виконує важливі захисні та механічні функції, проте водночас обмежує безперервне збільшення розмірів тіла. Тому ріст комах відбувається не плавно, а періодично. У проміжках між линяннями організм накопичує речовини, збільшує масу та розміри внутрішніх органів, тоді як безпосередньо під час линяння відбувається зміна старого покриву на новий, що забезпечує можливість подальшого збільшення тіла.

Збільшення розмірів тіла в різних видів відбувається неоднаково. У деяких комах значно збільшуються довжина та ширина тіла, в інших суттєві зміни стосуються переважно окремих придатків. Поряд із загальним збільшенням розмірів змінюються пропорції тіла. Наприклад, у молодих особин окремі частини тіла можуть бути відносно меншими або більшими порівняно з дорослою особиною. У процесі розвитку ці співвідношення поступово наближаються до характерних для імаго [26].

Важливе значення для росту має живлення. Надходження білків, ліпідів, вуглеводів, мінеральних речовин та інших компонентів корму забезпечує синтез нових тканин і накопичення енергетичних резервів. Особливо важливими є періоди інтенсивного живлення, коли організм накопичує речовини, необхідні для подальшого розвитку.

На темпи росту істотно впливають абіотичні фактори. Температура визначає швидкість більшості біохімічних і фізіологічних процесів, тому в межах оптимального діапазону її підвищення зазвичай прискорює розвиток. Водночас надмірно висока або низька температура може пригнічувати ріст і навіть спричиняти загибель. Значення також мають вологість, тривалість світлового дня, доступність води та якість кормового субстрату.

Линяння як механізм забезпечення росту. Унаслідок наявності жорсткої кутикули ріст комах супроводжується періодичною її заміною. Линяння, або екдизис, забезпечує можливість збільшення розмірів тіла та переходу особини до наступного віку. Під час цього процесу старий покрив відокремлюється від нового і скидається у вигляді екзувію [25].

Кількість линянь залежить від виду та особливостей його розвитку. У багатьох комах протягом постембріонального періоду відбувається кілька послідовних линянь. Кожне з них супроводжується певними морфологічними та фізіологічними змінами.

Линяння є складним скоординованим процесом, у регуляції якого беруть участь гормональні механізми. Його детальна характеристика, послідовність етапів та роль гормонів будуть розглянуті в окремому розділі підручника.

Диференціація та формування органів у постембріональний період. Поряд із ростом у постембріональний період відбувається інтенсивна диференціація тканин і органів. Вона полягає у набутті клітинами спеціалізованих структурних і функціональних властивостей. Навіть після завершення ембріогенезу багато

органів продовжують розвиватися та набувати остаточної функціональної організації.

Особливо активно розвивається нервова система. Відбувається диференціація нейронів, формування нервових центрів і вдосконалення зв'язків між ними. У міру розвитку підвищується здатність комахи сприймати сигнали зовнішнього середовища та координувати рухову активність [25].

Продовжується формування травної системи. Змінюються розміри та функціональна активність окремих відділів кишечника, розвиваються травні залози, удосконалюються процеси перетравлення та всмоктування поживних речовин. Ці зміни тісно пов'язані з характером живлення на різних етапах онтогенезу.

Значні перебудови відбуваються у дихальній системі. Трахейна система росте разом з організмом, збільшується площа її внутрішньої поверхні, формуються та диференціюються трахеї й трахеоли. Це забезпечує ефективніше постачання тканин киснем у міру збільшення їхньої метаболічної активності.

Паралельно розвивається видільна система. У процесі росту збільшується функціональне навантаження на мальпігієві судини, які беруть участь у регуляції водно-сольового балансу та виведенні кінцевих продуктів обміну.

Особливе значення має розвиток статевої системи. У молодих особин статеві органи ще не мають повної функціональної зрілості. У процесі подальшого розвитку відбувається формування та дозрівання гонад, статевих клітин і зовнішніх структур, пов'язаних із розмноженням. Завершення цих процесів є однією з основних ознак переходу до імагінальної стадії.

Формування імаго. Завершальним результатом постембріонального розвитку є формування дорослої особини – імаго. Імаго характеризується найбільш високим рівнем морфологічної та функціональної організації. У нього повністю сформовані основні органи, розвинена статева система та сформовані структури, необхідні для розмноження.

У крилатих комах на завершальних етапах розвитку формуються та функціонально дозрівають крила. Їх розвиток включає збільшення розмірів, диференціацію жилок, формування мембран і структур, необхідних для польоту. Після завершення розвитку крил комаха набуває здатності до активного переміщення в повітряному середовищі.

Одночасно завершують розвиток антени, очі, ротові придатки, кінцівки та інші зовнішні структури. Їхня будова визначається видовими особливостями та способом життя дорослої комахи. Зокрема, характер ротового апарату пов'язаний із типом живлення, а будова ніг – із характером пересування.

У процесі формування імаго відбувається остаточна диференціація статевих органів. У самців дозрівають сім'яники та структури, пов'язані з передаванням сперматозоїдів, у самиць – яєчники та яйцепроводи. Формуються також зовнішні статеві структури, необхідні для спарювання та відкладання яєць.

Перехід до імагінальної стадії супроводжується не лише морфологічними, а й фізіологічними змінами. Активізуються процеси, пов'язані з пошуком

партнера, живленням, розселенням, вибором місць для відкладання яєць та іншими формами поведінки, характерними для дорослих особин.

Особливості імагінальної стадії. Імаго є завершальною стадією розвитку більшості комах і виконує передусім функції розмноження та розселення. На відміну від молодих особин, головним біологічним завданням дорослої комахи є забезпечення продовження існування виду [26].

Тривалість життя імаго дуже різниться. Вона може становити від декількох годин або діб до декількох місяців чи навіть років у окремих груп. Така різниця пов'язана зі специфікою життєвого циклу, особливостями живлення, сезонністю, температурою, наявністю природних ворогів та іншими екологічними чинниками.

У частини комах доросла стадія активно живиться та накопичує ресурси, необхідні для розмноження. В інших видів імаго живиться обмежено або взагалі не живиться, використовуючи запаси, накопичені на попередніх стадіях. Особливо характерним це є для деяких комах із короткотривалим імагінальним періодом.

Важливою функцією імаго є розселення. Крила, добре розвинені органи чуття та складні поведінкові реакції забезпечують пошук кормових ресурсів, партнерів для розмноження та придатних місць для відкладання яєць. Таким чином, доросла стадія поєднує репродуктивну та дисперсійну функції [24].

Субімаго одноденок як особлива стадія. Особливий варіант постембріонального розвитку спостерігається у представників ряду Ephemeroptera – одноденок. У них перед появою статевозрілої дорослої особини існує специфічна крилата стадія – субімаго. Стадія зовні подібна до імаго та має функціональні крила, проте ще не є повністю статевозрілим. Після короткого періоду існування воно линяє і перетворюється на справжнє імаго. Таким чином, одноденки є унікальними серед сучасних крилатих комах, оскільки линяння відбувається навіть після появи крил. Ця особливість має важливе значення для розуміння різноманіття шляхів постембріонального розвитку комах та демонструє, що формування крил і досягнення статевої зрілості не завжди відбуваються одночасно.

Постембріональний розвиток забезпечує поступовий перехід від молодої особини, яка лише починає самостійне існування, до повністю сформованого організму. Упродовж цього періоду збільшуються розміри тіла, відбувається диференціація тканин, удосконалюється робота органів і систем, формуються структури, необхідні для розмноження та розселення.

Важливою особливістю є тісний зв'язок між ростом і розвитком. Збільшення розмірів тіла супроводжується якісними змінами його організації. Тому постембріональний розвиток не можна розглядати лише як механічне збільшення розмірів молодої особини. Це складний комплекс взаємопов'язаних процесів, що включає проліферацію клітин, диференціацію тканин, морфогенез, функціональне дозрівання органів та формування репродуктивної системи.

Темпи цих процесів значною мірою залежать від умов навколишнього середовища. Саме тому температура, вологість, фотоперіод, якість корму та інші

екологічні фактори мають велике значення для тривалості розвитку комах. Знання закономірностей постембріонального розвитку є основою для прогнозування появи окремих вікових груп, визначення строків проведення фітосанітарних заходів та оцінювання сезонної динаміки чисельності шкідливих видів [25].

Таким чином, постембріональний розвиток комах являє собою послідовний комплекс процесів росту, вікових змін, диференціації та функціонального дозрівання організму, результатом якого є формування імаго. Кожний віковий період характеризується певним комплексом морфологічних і фізіологічних ознак, а завершення розвитку супроводжується формуванням статевозрілої особини, здатної до розмноження та розселення. Особливості перетворень, що відбуваються між молодими та дорослими стадіями, визначаються типом розвитку і будуть детально розглянуті в наступному підрозділі, присвяченому метаморфозу комах.

1.1.3. Метаморфоз комах: біологічні особливості розвитку з неповним, повним перетворенням та гіперметаморфозом

Метаморфоз є сукупністю закономірних морфологічних, анатомічних і фізіологічних змін, які відбуваються в організмі комахи протягом постембріонального розвитку та забезпечують поступовий перехід від молодої особини до статевозрілої форми – *імаго.* Особливістю комах є надзвичайне різноманіття способів постембріонального розвитку. У різних систематичних групах молоді особини можуть бути подібними до дорослих або, навпаки, істотно відрізнятися від них за будовою тіла, способом живлення, середовищем існування та характером руху [27].

В основі такого різноманіття лежить ступінь перебудови організму під час переходу від молодої стадії до імаго. У найпростішому випадку молода особина поступово збільшується в розмірах, удосконалює будову окремих органів і набуває статевої зрілості без різкої зміни загального плану будови. За більш складного розвитку між молодою та дорослою особинами виникають значні морфологічні відмінності, а формування імагінальних структур відбувається поступово або концентрується на пізніх етапах розвитку.

Залежно від характеру цих змін у комах розрізняють розвиток із *неповним* та *повним перетворенням*, а також *гіперметаморфоз*. Кожен із цих типів характеризується специфічним співвідношенням личинкової, німфальної, лялечкової та імагінальної стадій, особливостями формування крил, ротового апарату, кінцівок, статевої системи та інших органів [28].

Важливе значення у постембріональному розвитку має линяння. Оскільки зовнішній покрив комахи утворений кутикулою, яка обмежує збільшення розмірів тіла, ріст супроводжується її періодичним скиданням. Процес скидання старої кутикули називають екдизисом, а залишок покривів, що залишається після нього, - екзувієм. Період між двома послідовними линяннями називають віком,

а відповідний часовий проміжок – стадією розвитку. Кількість линянь залежить від виду, статі, умов середовища та фізіологічного стану особини.

Саме через послідовність линянь відбувається збільшення розмірів тіла, зміна пропорцій його частин і поступове формування ознак дорослої комахи. У більшості крилатих комах після переходу до імагінальної стадії линяння припиняються, оскільки імаго вже має сформовані зовнішні покриви та органи, необхідні для розмноження.

Розвиток комах із неповним перетворенням. *Неповне перетворення*, або *геміметаболічний* тип розвитку, характеризується відсутністю лялечкової стадії. Життєвий цикл таких комах загалом включає три основні фази: яйце → німфа → імаго [27].

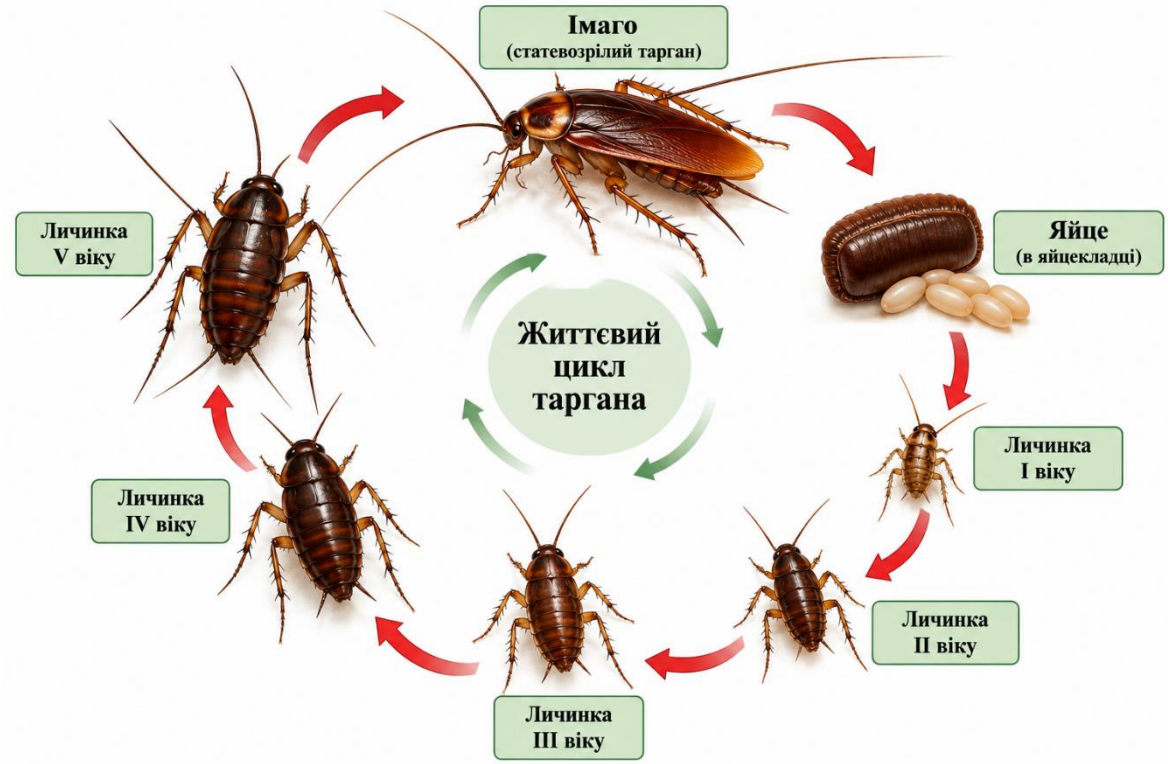


Рис. 1.10. Життєвий цикл таргана за неповного перетворення (геміметаморфозу): яйце (оотека), послідовні німфальні віки та імаго (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT))

Молода особина, яка виходить із яйця, називається німфою. На ранніх етапах вона вже має основні морфологічні ознаки, характерні для дорослої комахи: голову, груди, черевце, вусики, ротовий апарат і кінцівки. Водночас німфа зазвичай має менші розміри, недорозвинені статеві органи та відсутні або недостатньо розвинені крила.

У процесі послідовних линянь німфа збільшується в розмірах, змінюються пропорції її тіла, поступово формуються крилові зачатки та відбувається розвиток репродуктивної системи. Кожен наступний вік характеризується більшим ступенем морфологічної зрілості. Таким чином, перехід від німфи до імаго відбувається поступово, без різкої перебудови всього організму [28].

Особливо характерним є розвиток крил. У німф крилові зачатки виникають зовні на грудних сегментах і збільшуються після кожного наступного линяння. У ранніх віках вони можуть бути майже непомітними, проте з віком стають дедалі більшими. Перед останнім линянням крилові зачатки досягають значного розвитку, а після переходу до імаго формуються повноцінні крила.

Для німф характерна загальна подібність способу життя до імаго. Як правило, вони живуть у тому самому середовищі, що й дорослі особини, використовують подібні джерела їжі та мають схожі способи пересування. Відмінності переважно пов'язані зі ступенем розвитку окремих органів.

Типовими представниками комах із неповним перетворенням є таргани (Blattodea), прямокрилі (Orthoptera), богомоли (Mantodea), терміти (Blattodea), клопи (Hemiptera), цикади та інші групи. Наприклад, німфа саранових має будову, подібну до імаго, однак позбавлена функціональних крил і статевої зрілості. З кожним линянням крилові зачатки збільшуються, а тіло набуває пропорцій, характерних для дорослої особини.

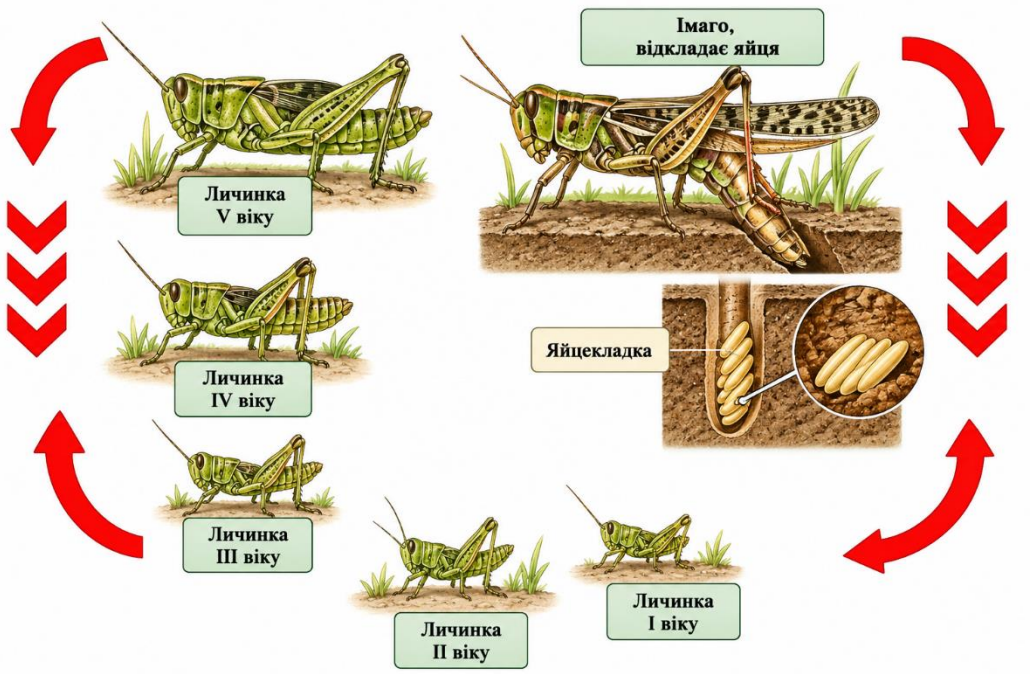


Рисунок. 1.11. Життєвий цикл саранових за неповного перетворення (геміметаморфозу) (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT))

Особливий варіант неповного перетворення характерний для одноденок (Ephemeroptera) та бабок (Odonata). Їхні молоді стадії розвиваються у водному середовищі та морфологічно значно відрізняються від наземних крилатих імаго. Такі молоді форми традиційно називають наядами. Вони мають спеціалізовані пристосування до життя у воді – трахейні зябра, змінену будову ротового апарату, особливості форми тіла та кінцівок [28].

У бабок наяди є активними хижаками. Їхня нижня губа перетворена на спеціалізований хапальний орган – маску, за допомогою якої вони захоплюють здобич. У процесі останнього линяння водна наяда виходить на субстрат, після чого з її покривів формується наземна крилата особина.

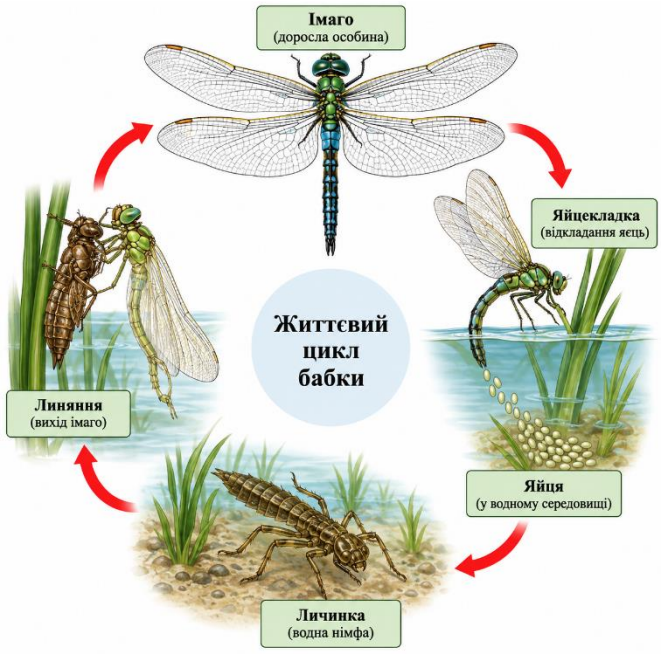


Рисунок 1.12. Життєвий цикл бабки за неповного перетворення (геміметаморфозу): яйце → личинка (наяда) → линяння → імаго (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT))

У поденок існує ще одна характерна особливість – *субімаго*. Це крилата стадія, яка зовні нагадує імаго, але ще не є повністю статевозрілою. Після додаткового линяння субімаго перетворюється на справжнє імаго. Наявність субімаго є унікальною особливістю розвитку Ephemeroptera.

Таким чином, при неповному перетворенні основні риси дорослої комахи формуються поступово. Німфа не проходить через різку перебудову організму, а її розвиток відбувається шляхом послідовного збільшення розмірів і дозрівання окремих структур.

Розвиток комах із повним перетворенням. *Повне перетворення*, або *голометаболія*, є складнішим типом постембріонального розвитку. Для нього характерна наявність чотирьох послідовних стадій: яйце → личинка → лялечка → імаго [27].

На відміну від німфи, личинка комах із повним перетворенням істотно відрізняється від дорослої особини. Вона може мати іншу форму тіла, інший тип ротового апарату, спосіб пересування, характер живлення та навіть зовсім інше середовище існування.

Головна функція личинкової стадії полягає у живленні та накопиченні поживних речовин, необхідних для подальшого розвитку. Тому личинки багатьох голометаболічних комах мають добре розвинений травний тракт і активно споживають їжу. Водночас органи, характерні для імаго, на цій стадії можуть бути відсутні або представлені внутрішніми зачатками.

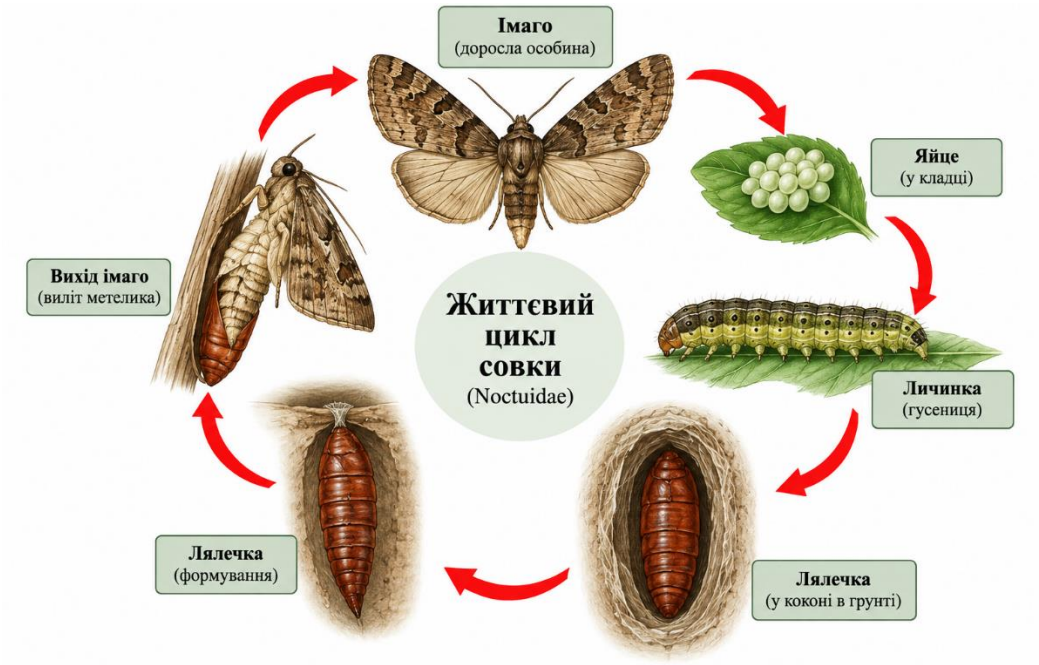


Рисунок 1.13. Життєвий цикл метелика за повного перетворення (голометаморфозу): імаго → яйце → личинка → лялечка → імаго (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT))

До комах із повним перетворенням належать жуки (Coleoptera spp.), метелики (Lepidoptera spp.), двокрилі (Diptera spp.), перетинчастокрилі (Hymenoptera spp.), сітчастокрилі (Neuroptera spp.), блохи (Siphonaptera spp.) та низка інших груп.

Личинки цих комах демонструють значне морфологічне різноманіття. У метеликів вони мають видовжене тіло та добре розвинений гризучий ротовий апарат; у двокрилих личинки багатьох видів характеризуються червоподібною формою та редукцією кінцівок; у жуків личинки можуть мати добре розвинену голову та грудні ноги [27].

Принципова особливість голометаболії полягає в тому, що організм личинки не просто поступово перетворюється на дорослу особину. Значна частина імагінальних структур формується з особливих груп клітин – імагінальних зачатків (імагінальних дисків), які закладаються ще на ранніх етапах розвитку личинки.

Імагінальні диски є локальними ділянками клітин, що зберігають здатність до інтенсивної проліферації та диференціації. У процесі личинкового розвитку вони збільшуються, а під час переходу до лялечки дають початок різним структурам імаго. З них формуються крила, частини кінцівок, антени, очі та низка інших органів.

Особливо добре цей процес досліджений у *Drosophila melanogaster*, де імагінальні диски слугують класичною моделлю вивчення морфогенезу та диференціації тканин. Під час личинкової стадії вони залишаються відносно

компактними структурами, тоді як у період лялечки швидко диференціюються та формують відповідні органи дорослої комахи [27].

Лялечка є специфічною стадією голометаболічного розвитку, під час якої відбувається масштабна перебудова організму. На цій стадії формуються структури дорослої комахи, відбувається диференціація тканин, розвиток крил, кінцівок, антен, очей, статевої системи та інших органів.

Лялечкова стадія у більшості комах характеризується обмеженою рухливістю та відсутністю активного живлення. Проте твердження про повну нерухомість лялечки не є універсальним. У деяких груп вона може активно рухатися або здійснювати захисні реакції.

Тривалість лялечкової стадії залежить від виду, температури, вологості, фотоперіоду та інших факторів середовища. Саме в цей період відбувається найбільш масштабна перебудова організму, яка завершується формуванням імаго.

Після завершення лялечкової стадії відбувається вихід дорослої комахи. Щойно сформоване імаго часто має м'які покриви, світліше забарвлення та ще не повністю функціональні крила. Після виходу з лялечкової оболонки крила розправляються, кутикула поступово твердне, відбувається формування остаточного забарвлення та завершення функціонального дозрівання організму.

Повне перетворення має важливе біологічне значення, оскільки личинка та імаго можуть використовувати різні ресурси й займати різні екологічні ніші. Це зменшує конкуренцію між молодими та дорослими особинами одного виду. Наприклад, личинка метелика живиться рослинною тканиною, тоді як імаго може споживати нектар. Подібна диференціація способу життя сприяє ефективнішому використанню ресурсів середовища [27].

Гіперметаморфоз як спеціалізований тип розвитку. Окремим і значно рідкіснішим варіантом постембріонального розвитку є гіперметаморфоз. Його характерною ознакою є наявність у межах одного життєвого циклу личинок, які істотно відрізняються одна від одної за морфологією, способом життя та функціональним призначенням [28].

На відміну від звичайного голометаболічного розвитку, за якого личинки різних віків переважно зберігають загальний план будови, при гіперметаморфозі перша личинка може бути рухливою та морфологічно спеціалізованою для пошуку місця розвитку або господаря, тоді як наступні личинкові віки стають менш рухливими й набувають іншої форми.

Особливо характерний гіперметаморфоз для деяких жуків-наривників (Meloidae) та паразитичних представників перетинчастокрилих. У жуків-наривників личинка першого віку, яку називають тріунгуліном, має добре розвинені кінцівки та пристосована до активного пересування. Її основним завданням може бути пошук господаря або місця, де відбуватиметься подальший розвиток.

Після потрапляння до відповідного середовища личинка проходить подальші линяння та набуває зовсім іншої будови. Наступні личинкові стадії

стають менш рухливими, змінюється форма тіла, характер живлення та функціональна роль окремих органів.

Гіперметаморфоз особливо характерний для комах, життєвий цикл яких пов'язаний із паразитизмом, використанням специфічних господарів або зміною середовища існування на різних етапах розвитку. У таких випадках кожна личинкова форма виконує певну біологічну функцію. Рухлива личинка першого віку забезпечує розселення та пошук необхідного середовища, тоді як наступні стадії спеціалізуються на живленні та накопиченні ресурсів.

Своєрідний варіант розвитку спостерігається також у деяких віялокрилих (Strepsiptera). Їхні личинки першого віку є рухливими та мають добре розвинені кінцівки, що дозволяють їм залишати місце виходу та знаходити відповідного господаря. Після проникнення до господаря личинка переходить до іншого морфологічного стану, стає малорухливою та набуває червоподібної форми.

Отже, при гіперметаморфозі зміна личинкових форм має не випадковий, а адаптивний характер. Вона забезпечує виконання різних функцій на послідовних етапах життєвого циклу та є результатом спеціалізації розвитку в умовах складних взаємозв'язків із середовищем [27].

Неповне перетворення, повне перетворення та гіперметаморфоз є різними стратегіями постембріонального розвитку, кожна з яких має власні біологічні переваги. При неповному перетворенні молоді особини від початку мають загальний план будови, близький до імаго, а їх розвиток відбувається поступово. Це забезпечує безперервне формування дорослих структур і поступове вдосконалення функцій організму.

Повне перетворення, навпаки, дає змогу максимально розмежувати функції личинки та імаго. Личинка спеціалізується переважно на живленні та рості, лялечка – на перебудові та формуванні імагінальних структур, а імаго – на розселенні та розмноженні. Така спеціалізація є однією з причин надзвичайного еволюційного успіху голометаболічних комах.

Гіперметаморфоз являє собою ще більш спеціалізовану стратегію, за якої різні личинкові форми виконують принципово різні функції. Особливо важливо це для паразитичних і комах із складними життєвими циклами, яким необхідно змінювати поведінку, спосіб живлення або середовище існування на різних етапах розвитку [28].

Таким чином, метаморфоз комах є складним і генетично контрольованим процесом постембріонального розвитку, у ході якого відбувається не лише збільшення розмірів тіла, а й формування, диференціація та функціональне дозрівання органів. Неповне перетворення характеризується поступовим формуванням ознак імаго без лялечкової стадії; повне перетворення включає принципово відмінні личинкову, лялечкову та імагінальну стадії; гіперметаморфоз супроводжується зміною кількох морфологічно різних типів личинок. Сукупність цих стратегій демонструє надзвичайну пластичність онтогенезу комах та їх здатність пристосовувати різні етапи життєвого циклу до конкретних умов існування.

Питання для обговорення та самоперевірки:

1. Які основні етапи ембріонального розвитку комах від запліднення яйця до виходу личинки або німфи?

2. Що таке дроблення яйця у комах і чим синцитіальне дроблення відрізняється від клітинного?

3. Як формується бластодерма та яке її значення для подальшого розвитку зародка?

4. Що таке зародкова смужка і яку роль вона відіграє у формуванні плану будови тіла комахи?

5. У чому полягає процес гаструляції та які зародкові листки формуються під час цього процесу?

6. Які тканини й органи комахи походять з ектодерми, мезодерми та ентодерми?

7. Що таке детермінація клітин і яке значення мають гени розвитку, зокрема Нох-гени, у формуванні тіла комахи?

8. Як відбувається сегментація зародка та які групи генів контролюють формування сегментів тіла?

9. Як формуються зачатки кінцівок і які особливості розвитку грудних та черевних придатків у ембріона комахи?

10. Що таке дорсальне замикання зародка та яке його значення для формування остаточної форми тіла?

11. Що називають постембріональним розвитком комах і які основні стадії він охоплює?

12. Що таке линяння (екдизис), екзувія, стадія та вік комахи? Яке значення линяння для росту комах?

13. Що таке метаморфоз і які основні типи метаморфозу характерні для комах?

14. У чому полягають основні відмінності між розвитком комах із неповним і повним метаморфозом? Наведіть приклади.

15. Що таке гіперметаморфоз, чим він відрізняється від інших типів розвитку та у яких груп комах він трапляється?

Тема 1.2. Фізіологічні механізми росту, линяння та гормональної регуляції розвитку комах

1.2.1. Особливості соматичного росту та формування морфометричних ознак комах

Ріст є одним із основних процесів постембріонального розвитку комах, у результаті якого відбувається збільшення розмірів і маси тіла, формування та диференціація тканин, розвиток внутрішніх органів і поступова підготовка організму до переходу на наступну стадію онтогенезу. На відміну від багатьох хребетних тварин, у комах збільшення розмірів тіла має переривчастий характер і тісно пов'язане зі зміною кутикулярного покриву. Тверда кутикула обмежує безперервне розширення тіла, тому значна частина його збільшення відбувається протягом певних періодів між послідовними линяннями. Саме тому розвиток комах характеризується чергуванням періодів активного накопичення біомаси та відносно коротких періодів зміни покривів [30].

Упродовж постембріонального розвитку особина проходить послідовні вікові стадії. *Віком* називають період життя комахи між двома послідовними линяннями. Особина, яка перебуває між вилупленням із яйця та першою линянням, належить до першого віку; після першої линяння настає другий вік, після другої – третій і т. д. Кількість віків є видовою ознакою, однак може змінюватися залежно від статі, температури, якості корму, вологості, фотоперіоду та інших умов середовища.

У більшості комах кількість личинкових або німфальних віків є відносно стабільною. Наприклад, у багатьох видів лускокрилих типовими є *п'ять личинкових віків*, хоча відомі види, у яких кількість віків може бути меншою або більшою. Тому визначення віку личинки має важливе значення не лише для опису біології виду, а й для практичної ентомології, зокрема під час прогнозування розвитку шкідників, визначення оптимальних строків проведення захисних заходів та оцінювання чисельності популяції [31].

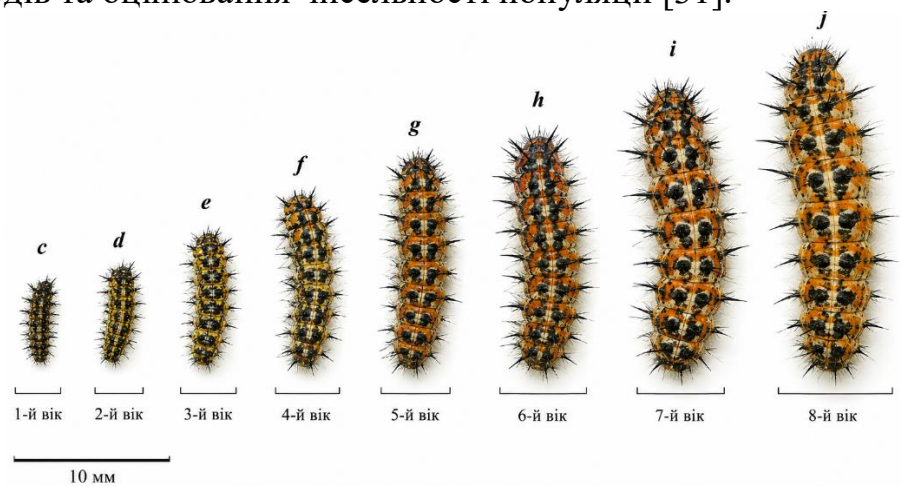


Рисунок 1.17. Розвиток личинок *Telchinia issoria*: c – 1-й вік, d – 2-й вік, e – 3-й вік, f – 4-й вік, g – 5-й вік, h – 6-й вік, i – 7-й вік, j – 8-й вік (адаптовано з Dong L. та ін., 2026; доопрацьовано автором із використанням ChatGPT)[29]

Закономірності збільшення розмірів тіла. Збільшення розмірів комахи протягом постембріонального розвитку відбувається нерівномірно. У межах одного віку тіло поступово накопичує біомасу, збільшується його довжина, ширина та маса. Однак кутикула, яка формує зовнішній покрив, має обмежену здатність до розтягування. Тому після досягнення певної межі подальше збільшення розмірів стає неможливим без формування нового покриву.

Особливо добре ця закономірність простежується у личинок лускокрилих. Щойно вилуплена гусениця має порівняно невеликі розміри та невисоку масу. Упродовж першого віку вона активно живиться і поступово збільшує об'єм тіла. Після переходу до наступного віку темпи росту можуть зростати, оскільки зі збільшенням розмірів тіла збільшується і здатність личинки споживати корм.

Таким чином, розвиток личинки можна умовно представити як послідовність циклів:



Рисунок 1.18. Етапи розвитку личинок комах (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT))

При цьому безпосередньо після линяння тіло комахи є відносно м'яким, що створює можливість його подальшого розширення. У цей період відбувається збільшення об'єму тканин і внутрішніх органів, а нова кутикула поступово набуває необхідних механічних властивостей.

Вікова структура розвитку личинок. Для характеристики розвитку личинок важливе значення має не лише їхній абсолютний розмір, а й співвідношення морфометричних ознак. У міру переходу від одного віку до іншого змінюються довжина та ширина тіла, діаметр головної капсули, довжина окремих сегментів, маса тіла та ступінь розвитку придатків [32].

У личинок лускокрилих одним із найбільш інформативних показників для визначення віку часто є *ширина головної капсули*. На відміну від м'яких ділянок тіла, головна капсула має відносно жорсткий кутикулярний покрив, тому її розміри між линяннями змінюються значно менше. Після линяння ширина головної капсули збільшується і зберігається приблизно на одному рівні до наступної линяння.

Саме ця особливість використовується в ентомологічних дослідженнях для встановлення кількості віків гусениць. Вимірювання ширини головної капсули у вибірці особин дозволяє виявити окремі вікові групи навіть тоді, коли личинки істотно варіюють за довжиною тіла.

Водночас довжина тіла є менш стабільним показником. Вона може суттєво змінюватися навіть у межах одного віку залежно від ступеня наповнення кишечника, кількості спожитого корму, положення тіла та фізіологічного стану личинки. Тому для точного визначення віку доцільно використовувати комплекс морфометричних показників.

Особливості росту гусениць. Гусениці лускокрилих є одним із найхарактерніших прикладів інтенсивного постембріонального росту. Їхня основна функція на личинковій стадії полягає у живленні та накопиченні речовин, необхідних для подальшого розвитку. На відміну від дорослих метеликів, які часто спеціалізуються переважно на розмноженні та розселенні, гусениці витрачають значну частину енергії на збільшення біомаси [31].

Упродовж личинкових віків відбувається не просто механічне збільшення розмірів. Одночасно проходять складні процеси внутрішньої перебудови: збільшується кількість клітин або розміри клітин окремих тканин, розвиваються м'язи, травна система, жирове тіло, трахейна система та інші органи. Формуються також структури, які забезпечуватимуть функціонування майбутньої дорослої комахи.

Особливо інтенсивно у гусениць розвивається травна система. Висока швидкість споживання корму забезпечує надходження значної кількості поживних речовин. Вони використовуються як для безпосереднього забезпечення життєдіяльності личинки, так і для накопичення резервів, які будуть використані на наступних етапах розвитку.

Зі збільшенням віку змінюється співвідношення між ростом різних частин тіла. У ранніх віках відбувається формування основних личинкових структур, тоді як у пізніших значна частина ресурсів спрямовується на накопичення резервних речовин і розвиток структур, необхідних для переходу до наступної стадії.

Перший личинковий вік характеризується найменшими розмірами тіла. У багатьох видів личинки цього віку мають відносно тонкі покриви, слабко розвинену пігментацію та ще незначну масу. Вони можуть істотно відрізнятися від личинок старших віків за забарвленням, характером щетинок, формою голови та розвитком інших зовнішніх структур.

У другому та третьому віках відбувається інтенсивне збільшення довжини та маси тіла. Одночасно посилюється розвиток м'язової системи та травного

тракту. У багатьох видів саме на цих стадіях личинки споживають значну кількість рослинної біомаси, тому їхня чисельність і вікова структура мають важливе значення для оцінювання шкодочинності фітофагів [33].

Четвертий і п'ятий віки у видів із п'ятьма личинковими віками характеризуються значним збільшенням маси тіла. Личинка старших віків може у багато разів перевищувати за масою щойно вилуплену особину. Саме в цей період накопичуються значні запаси поживних речовин, необхідні для подальшої перебудови організму.

Важливо зазначити, що збільшення маси між віками не є абсолютно однаковим. У багатьох видів приріст біомаси може бути особливо значним на пізніх личинкових стадіях. Це пов'язано з тим, що більша особина здатна споживати більшу кількість корму, а отже, потенційно швидше накопичувати ресурси.

Вплив живлення на ріст. Одним із найважливіших чинників росту комах є якість і доступність корму. Для фітофагів велике значення мають не лише кількість рослинної маси, а й її хімічний склад, концентрація білків, вуглеводів, ліпідів, мінеральних елементів та вторинних метаболітів рослин.

За недостатнього або незбалансованого живлення личинки можуть повільніше збільшувати масу, довше залишатися на певному віці та мати менші розміри. Навпаки, оптимальна кормова база сприяє швидкому накопиченню біомаси та нормальному проходженню послідовних вікових стадій [32].

Для комах-шкідників ця закономірність має особливе практичне значення. Одна й та сама рослина може мати різну поживну цінність залежно від фази розвитку, сорту, умов вирощування та фізіологічного стану. Тому швидкість росту личинок може істотно відрізнятися навіть у межах однієї популяції.

Вплив температури та інших умов середовища. Температура є одним із головних абіотичних чинників, які визначають швидкість росту комах. У межах певного температурного діапазону підвищення температури зазвичай прискорює перебіг фізіологічних процесів і скорочує тривалість окремих вікових стадій. Однак надмірно високі температури можуть, навпаки, пригнічувати ріст, порушувати водний баланс та підвищувати смертність. Низькі температури, як правило, уповільнюють розвиток. За несприятливих умов личинка може довше перебувати в одному віці, а приріст маси протягом певного часу зменшується. Таким чином, календарна тривалість розвитку та фактичний біологічний вік особини не завжди є тотожними поняттями [30].

На ріст також впливають вологість, фотоперіод, щільність популяції та взаємодія з іншими організмами. Для деяких видів особливо важливим є рівень вологості субстрату або рослинного корму. За несприятливих умов може змінюватися не тільки швидкість росту, а й кінцевий розмір дорослої особини.

Ріст личинок як основа формування дорослої особини. У комах із повним перетворенням личинкова стадія є періодом, протягом якого організм накопичує значну частину ресурсів для подальшого формування імаго. Тому кінцевий розмір личинки, її маса та запаси поживних речовин можуть впливати на подальші характеристики дорослої особини.

У лускокрилих, наприклад, кількість поживних речовин, накопичених у личинковий період, має значення для розвитку лялечки та майбутньої дорослої особини. Частина тканин личинки зберігається, частина перебудовується, а окремі личинкові структури редукуються. Водночас формуються і розвиваються зачатки органів і структур імаго.

У комах із неповним перетворенням зв'язок між ростом німфи та формуванням дорослої особини має дещо інший характер. Німфа поступово набуває ознак імаго. З кожним наступним віком збільшуються розміри тіла, розвиваються зачатки крил, удосконалюються зовнішні придатки та поступово формуються репродуктивні структури [33].

Визначення віку за морфометричними показниками. Визначення віку личинок має велике значення в експериментальній і прикладній ентомології. Для цього використовують довжину та ширину тіла, ширину головної капсули, довжину голови, розвиток грудних і черевних ніг, розміри крилових зачатків, кількість і характер щетинок та інші морфологічні ознаки.

У гусениць особливо інформативною є ширина головної капсули, оскільки цей параметр демонструє відносно чіткі відмінності між послідовними віками. На основі таких вимірювань можна побудувати розподіл особин за віковими групами та визначити кількість личинкових стадій. Для деяких видів характерне збільшення ширини головної капсули приблизно за певною геометричною закономірністю. Однак коефіцієнти росту не є універсальними для всіх комах, тому їх необхідно встановлювати експериментально для конкретного виду або близьких систематичних груп.

Ріст і розмір дорослої комахи. Кінцеві розміри дорослої комахи формуються в результаті сукупної дії генетичних і середовищних чинників. Навіть особини одного виду можуть істотно відрізнятися за масою та розмірами залежно від умов розвитку личинки або німфи.

Особливо помітний цей ефект у комах, личинки яких мають широкий спектр кормових рослин. За оптимального живлення особини можуть досягати більшої маси, тоді як дефіцит поживних речовин може призводити до формування дрібніших імаго [32].

Таким чином, ріст комахи не можна розглядати лише як механічне збільшення довжини тіла. Це комплексний процес, який охоплює накопичення біомаси, збільшення розмірів органів, диференціацію тканин і поступове формування ознак наступної стадії розвитку. У личинок і німф він відбувається послідовно протягом окремих вікових періодів, а його інтенсивність залежить від біологічних особливостей виду та умов середовища.

1.2.2. Линяння (екдизис): механізми, стадії та фізіологічне значення

Линяння, або *екдизис*, є закономірним процесом постембріонального розвитку комах, який забезпечує заміну старого кутикулярного покриву та створює умови для подальшого збільшення розмірів тіла. Кутикула виконує функції зовнішнього скелета, механічного захисту, підтримання форми тіла та обмеження втрати води, однак її жорсткість одночасно обмежує безперервний

ріст організму. Тому збільшення розмірів комахи відбувається переривчасто: періоди накопичення біомаси та росту чергуються з періодами утворення нового покриву і його відокремлення від старого. Линяння супроводжується комплексом морфологічних, фізіологічних, біохімічних і поведінкових змін та завершується переходом особини до наступного віку.

Підготовка до линяння. Початок нового линяльного циклу пов'язаний із перебудовою епідермісу та підготовкою нового кутикулярного покриву. Однією з ранніх морфологічних ознак є *аполізис* – відокремлення епідермальних клітин від внутрішньої поверхні старої кутикули. Між епідермісом і старим покривом утворюється аполізіальний простір. Саме в ньому надалі формується нова кутикула.

Після аполізису епідермальні клітини активізують синтетичні процеси та починають секретувати компоненти нового покриву. До його складу входять хітин, структурні білки, ліпіди та інші речовини. Хітинові мікрофібрили формують основу кутикулярного матриксу, а кутикулярні білки визначають його механічні властивості. Синтез нового покриву відбувається ще до фактичного скидання старої кутикули.

Паралельно зі створенням нового покриву відбувається часткове ферментативне руйнування внутрішніх шарів старої кутикули. Продукти її розщеплення можуть повторно використовуватися організмом, що зменшує витрати речовин на синтез нової кутикули. Зовнішні та стійкіші компоненти старого покриву не розчиняються повністю й надалі залишають організм у складі екзувію. Таким чином, до моменту безпосереднього екдизису під старою кутикулою вже сформований новий покрив, а стара кутикула частково втратила міцність. Це створює необхідні передумови для її відділення.

Линяння доцільно розглядати не як одноразове скидання кутикули, а як послідовність взаємопов'язаних етапів. У фізіологічному аспекті виділяють підготовчий період, *аполізис* і формування нового покриву, *передекдизис*, власне екдизис та постекдизис. Поведінкову частину безпосереднього виходу з покриву часто поділяють на три послідовні фази: pre-ecdysis, ecdysis та post-ecdysis.

На першому етапі відбувається відокремлення епідермісу від старої кутикули та синтез нового покриву. Особина при цьому ще залишається всередині старої кутикули. У багатьох видів спостерігаються зміни поведінки: зменшується або припиняється живлення, змінюється рухова активність, особина шукає захищене місце. Такі зміни мають адаптивне значення, оскільки в період линяння комаха є особливо вразливою.

Наступний етап – *передекдизис*. У цей період відбувається активація характерних рухових програм, які забезпечують остаточне послаблення зв'язків між старою кутикулою та новим покривом. У комах були встановлені специфічні нейрогуморальні механізми, що координують послідовність м'язових скорочень, необхідних для виходу зі старої кутикули.

Екдизис у вузькому значенні – це безпосереднє скидання старого кутикулярного покриву. Під дією координованих скорочень м'язів та зміни внутрішнього тиску стара кутикула розривається в певній ділянці, після чого

комаха поступово звільняє голову, грудний і черевний відділи, кінцівки та інші зовнішні структури. Послідовність виходу з екзувію має видові особливості, але загальний принцип полягає в тому, що рухи тіла та кінцівок забезпечують механічне відокремлення старого покриву. Після завершення екдизису стара кутикула залишається у зовнішньому середовищі у вигляді екзувію.

Екзувій містить переважно компоненти старої кутикули, які не були повторно використані організмом. Його морфологічні характеристики – форма головної капсули, кількість і розташування сегментів, щетинок, дихалець, придатків – можуть використовуватися для визначення виду та віку комахи. У прикладній ентомології аналіз екзувіїв дає змогу встановлювати факт проходження линяння навіть за відсутності самої живої особини.

Постекдизіальний період. Безпосередньо після виходу зі старої кутикули новий покрив залишається м'яким, еластичним і недостатньо склеротизованим. Тому особина в цей період має обмежену рухливість і підвищену вразливість до механічного пошкодження, хижаків та несприятливих умов.

Збільшення розмірів тіла після екдизису забезпечується розширенням нової кутикули. У різних групах комах воно може відбуватися за рахунок надходження повітря, води або переміщення гемолімфи в окремі частини тіла. Нова кутикула при цьому розправляється, а її поверхня набуває характерної форми. Після завершення розширення починаються процеси її ущільнення та склеротизації.

Склеротизація забезпечує формування необхідних механічних властивостей покриву. Внаслідок хімічних перетворень кутикулярних білків покрив стає твердішим і стійкішим до механічного навантаження. Пігментація також може посилюватися в постекдизіальний період, унаслідок чого особина поступово набуває характерного забарвлення. Отже, фактичне скидання старої кутикули не завершує весь процес линяння. Після екдизису продовжуються розширення, дозрівання та функціональне формування нового покриву.

Клітинні та біохімічні механізми. Центральне місце в підготовці до линяння належить епідермісу. Саме епідермальні клітини синтезують і секретують основні компоненти нової кутикули. Під час аполізису вони відокремлюються від старого покриву, а після цього формують нові кутикулярні шари.

Одночасно активуються ферментативні системи, які забезпечують деградацію внутрішніх шарів старої кутикули. Це дозволяє звільнити компоненти, які можуть бути повторно включені в метаболічні процеси. Таким чином, линяння супроводжується не лише синтезом нових структур, а й реутилізацією частини матеріалу старого покриву.

У формуванні хітинової частини нової кутикули бере участь фермент хітинсинтаза, який каталізує утворення хітину з UDP-N-ацетилглюкозаміну. Хітин разом із кутикулярними білками формує складний структурний матрикс, механічні властивості якого змінюються в процесі постекдизіального дозрівання.

Нейрогуморальна координація линяння. Хоча детальна гормональна регуляція розвитку буде розглянута в окремому розділі, для розуміння механізму екдизису необхідно зазначити, що його послідовність контролюється ендокринною та нервовою системами.

Ключовими регуляторами линяльного циклу є екдистероїди, насамперед 20-гідроксиекдизон (20E), який координує зміни експресії генів, пов'язані з линянням. У загальній схемі ендокринної регуляції сигнал від нейросекреторних клітин мозку через PTTH стимулює синтез екдизону, який у периферичних тканинах перетворюється на активну форму 20E. Послідовні підйоми концентрації 20E запускають клітинні та молекулярні події, необхідні для переходу до наступного віку.

Безпосередній вихід із старої кутикули регулюється також спеціалізованими нейропептидними системами. Дослідження у Manduca sexta та Drosophila melanogaster показали важливу роль ecdysis-triggering hormone (ETH), eclosion hormone та інших нейропептидів у координації поведінкової послідовності екдизису. Отже, линяння є результатом інтегрованої роботи ендокринної, нервової, м'язової та епідермальної систем. Гормональні сигнали визначають час і напрям молекулярних перебудов, а нейронні механізми забезпечують точну послідовність рухових реакцій під час безпосереднього виходу з екзувію.

1.2.3. Гормональна регуляція росту, линяння та метаморфозу

Постембріональний розвиток комах регулюється складною нейроендокринною системою, у якій основну роль відіграють екдистероїди, ювенільний гормон та нейрогормони. Їх взаємодія забезпечує координацію росту, послідовність линянь, переходи між віковими стадіями та формування дорослої особини [34].

Центральне місце в регуляції линяння належить екдистероїдам, основною активною формою яких у більшості комах є *20-гідроксиекдизон* (20E). Його синтез відбувається переважно у проторакальних залозах. Перед черговим линянням концентрація екдистероїдів у гемолімфі зростає, що запускає комплекс процесів, пов'язаних із перебудовою епідермісу, формуванням нової кутикули та підготовкою до скидання старого покриву. Після завершення линяння рівень гормону знижується, що забезпечує перехід до наступного періоду розвитку.

Дія 20E реалізується через внутрішньоклітинний рецептор EcR (Ecdysone receptor), який функціонує у комплексі з білком Ultraspiracle (USP). Після зв'язування гормону активується послідовний каскад експресії генів, серед яких важливе значення мають E74, E75 та Broad-Complex. Їхня активність забезпечує узгоджену перебудову клітин і тканин під час переходу між стадіями розвитку.

Другим ключовим регулятором є *ювенільний гормон* (JH), який синтезується прилеглими тілами (corpora allata). На відміну від екдистероїдів, що переважно визначають час линяння, JH значною мірою визначає характер розвитку після линяння. За високої концентрації JH підвищення рівня екдистероїдів спричиняє перехід личинки до наступного личинкового віку. Зниження концентрації JH змінює характер відповіді на екдистероїдний сигнал і створює умови для переходу до наступної фази розвитку [34].

У голометаболічних комах поступове зниження рівня JH наприкінці личинкового розвитку забезпечує перехід «личинка → лялечка», а подальша

відсутність значного сигналу JH сприяє переходу «лялечка → імаго». Отже, співвідношення екдистероїдів і JH є одним із основних механізмів, що визначають послідовність постембріональних стадій.

Молекулярний ефект ювенільного гормону реалізується переважно через рецептор Methoprene-tolerant (Met). У комплексі з іншими регуляторними білками він активує експресію генів, що підтримують ювенільний стан. Важливим геном-мішенню є Krüppel-homolog 1 (Kr-h1), активність якого пов'язана зі збереженням личинкових ознак. Зниження JH-сигналізації супроводжується пригніченням цієї програми та активацією генетичних механізмів диференціації дорослих структур [34].

Регуляція секреції екдистероїдів, своєю чергою, пов'язана з діяльністю нейрогормональних систем. Важливу роль відіграє про-тракторний гормон (PTTH), який синтезується нейросекреторними клітинами мозку та стимулює активність проторакальних залоз. Через сигнальний шлях, пов'язаний із рецептором Torso та каскадом Ras/Raf/MAPK, PTTH активує синтез екдистероїдів. Таким чином, нервова система бере участь у визначенні часу початку нового гормонального циклу.

Темпи росту також залежать від забезпечення організму поживними речовинами. Важливу роль у цьому процесі відіграють інсуліноподібні пептиди та сигнальний шлях TOR (Target of Rapamycin). Вони регулюють синтез білків, проліферацію клітин, накопичення біомаси та загальну інтенсивність росту. Тому ендокринна система комах інтегрує інформацію не лише про стадію розвитку, а й про енергетичний стан організму.

Особливо важливою є координація росту та часу линяння. Личинка повинна накопичити достатню кількість поживних речовин і досягти відповідного рівня розвитку, після чого гормональні сигнали запускають черговий цикл. За несприятливих умов, зокрема дефіциту їжі, зміни температури або інших стресових факторів, гормональна регуляція може змінювати темпи розвитку та тривалість окремих вікових стадій [34].

Під час метаморфозу гормональна система забезпечує не просто збільшення розмірів тіла, а перемикання програм розвитку. У голометаболічних комах зміна співвідношення JH та екдистероїдів спрямовує розвиток від личинкової стадії до лялечки, а потім до імаго. Одночасно змінюється експресія генів, активуються імагінальні зачатки, диференціюються крила, статева система, органи чуття та інші структури дорослої особини.

Таким чином, гормональна регуляція розвитку комах ґрунтується на узгодженій взаємодії екдистероїдів, ювенільного гормону, нейрогормонів та метаболічних сигнальних систем. Екдистероїди визначають час переходу до нового циклу розвитку, JH контролює характер цього переходу, а інсуліноподібні та TOR-сигнали забезпечують відповідність росту енергетичному стану організму. Така багаторівнева система забезпечує послідовне проходження вікових стадій, своєчасне завершення личинкового розвитку та формування функціонально зрілої імаго.

Питання для обговорення та самоперевірки:

1. *Які основні особливості росту комах відрізняють його від росту хребетних тварин?*
2. *Що таке вік (інстар) комахи та як він пов'язаний із кількістю линянь і тривалістю постембріонального розвитку?*
3. *Які чинники впливають на швидкість росту та тривалість розвитку комах?*
4. *Чому збільшення розмірів тіла комахи безпосередньо пов'язане з процесом линяння?*
5. *Що таке екдизис і які основні етапи можна виділити в процесі линяння?*
6. *Які фізіологічні та морфологічні зміни відбуваються в організмі комахи перед линянням, під час нього та після нього?*
7. *Яке біологічне значення линяння для росту та розвитку комах?*
8. *Які основні гормони регулюють ріст, линяння та постембріональний розвиток комах і яку функцію виконує кожен із них?*
9. *Яку роль відіграють екдистероїди та ювенільний гормон у регуляції послідовних стадій розвитку комах?*
10. *Як зміна співвідношення екдистероїдів і ювенільного гормону впливає на перехід комахи між личинковими, лялечковою та імагінальною стадіями?*

Тема 1.3. Розмноження комах: механізми, форми та репродуктивні стратегії

1.3.1. Статеве та нестатеве розмноження комах: механізми та біологічні особливості

Розмноження є одним із основних фізіологічних процесів, що забезпечує відтворення популяцій комах, підтримання чисельності виду та передачу генетичної інформації наступним поколінням. Для представників класу Insecta характерне переважно *статеве розмноження*, за якого нова особина формується внаслідок злиття чоловічої та жіночої гамет. Водночас у багатьох систематичних групах комах сформувалися різноманітні форми відтворення без запліднення, серед яких найбільш поширеним є *партеногенез*. Така різноманітність репродуктивних механізмів є важливою адаптацією, що дозволяє комахам ефективно використовувати різні екологічні умови та швидко відновлювати чисельність популяцій [35].

Статеве розмноження. Основним способом розмноження більшості комах є статеве розмноження, яке передбачає формування спеціалізованих статевих клітин – гамет, їхнє перенесення та запліднення. Чоловічі гамети – сперматозоїди, а жіночі – яйцеклітини. У процесі запліднення гаплоїдні ядра чоловічої та жіночої гамет об'єднуються, утворюючи диплоїдну зиготу, з якої розвивається нова особина.

Формування гамет відбувається у статевих залозах. У самців процес утворення сперматозоїдів називається сперматогенезом, а у самиць формування та дозрівання яйцеклітин — оогенезом. Обидва процеси включають послідовні стадії проліферації, росту та диференціації статевих клітин.

Важливе значення у гаметогенезі має мейоз – спеціалізований тип клітинного поділу, під час якого відбувається зменшення кількості хромосом удвічі. У результаті утворюються гаплоїдні гамети, що містять один набір хромосом. Під час подальшого запліднення відновлюється диплоїдний хромосомний набір.

Однією з принципових переваг статевого розмноження є генетична рекомбінація. У процесі мейозу відбуваються кросинговер та незалежне розходження хромосом, а під час запліднення – випадкове поєднання генетичного матеріалу двох батьківських особин. Унаслідок цього потомство характеризується генетичною різноманітністю, яка є важливою передумовою адаптації популяцій до змін навколишнього середовища.

Чоловіча статева система комах представлена комплексом органів, які забезпечують утворення, дозрівання, накопичення та передачу сперматозоїдів. Основними її компонентами є сім'яники, сім'япроводи, придаткові залози, сім'яний пухирець та еякуляторний канал, а також зовнішній копулятивний апарат.

Сім'яники складаються з окремих структур, у яких відбувається сперматогенез. Спочатку формуються сперматогонії, які багаторазово діляться, після чого вступають у мейотичні поділи. У результаті послідовної диференціації утворюються зрілі сперматозоїди.

Після утворення сперматозоїди переміщуються у сім'япроводи та накопичуються у відповідних відділах статевої системи. Секрети придаткових залоз формують середовище, необхідне для підтримання життєздатності та функціональної активності чоловічих гамет [35, 36].

У частини комах сперматозоїди передаються самиці у складі сперматофора – спеціальної структури, яка може містити не лише сперматозоїди, а й секрети додаткових залоз та поживні речовини. У різних систематичних групах будова сперматофора та механізм його передачі істотно відрізняються.

Жіноча статева система комах включає яєчники, яйцепроводи, спільний яйцепровід, сім'яприймач або сперматеку, придаткові залози та яйцекладний апарат. Центральною структурою є яєчники, у яких відбувається розвиток яйцеклітин.

Функціональною одиницею яєчника є оваріола. За особливостями організації та розташування поживних клітин розрізняють панойстичні, поліотропні та телотропні оваріоли. Їхня будова пов'язана з особливостями живлення та дозрівання ооцитів.

Процес утворення жіночих статевих клітин – оогенез – включає послідовне збільшення ооцита, накопичення поживних речовин та формування його оболонок. Значну роль у цьому процесі відіграють фолікулярні клітини, які оточують ооцит і забезпечують його трофічну підтримку.

У період росту ооцита відбувається інтенсивне накопичення жовтка, або вітеліну. Він є основним джерелом поживних речовин для ембріона на ранніх етапах розвитку. Попередник вітеліну – вітелогенін – у багатьох комах синтезується переважно жировим тілом, надходить у гемолімфу та транспортується до яєчників.

Після завершення дозрівання яйцеклітина виходить з оваріоли внаслідок овуляції. Надалі вона переміщується яйцепроводом до місця запліднення та яйцекладки. Під час проходження статевими шляхами на яйці можуть формуватися додаткові оболонки, які забезпечують механічний захист зародка та регулюють його взаємодію із зовнішнім середовищем.

Передача чоловічих гамет самиці здійснюється під час копуляції. Успішному спарюванню у багатьох видів передує складний комплекс поведінкових реакцій: пошук партнера, його розпізнавання, шлюбні сигнали та безпосередньо копулятивна поведінка.

Для пошуку статевого партнера комахи використовують різні форми комунікації. У метеликів значну роль відіграють статеві феромони, які сприймаються хеморецепторами антен. У багатьох прямокрилих важливе значення мають акустичні сигнали, а у деяких інших груп – візуальні та вібраційні стимули.

Після перенесення сперматозоїдів вони можуть тимчасово зберігатися у спеціалізованому органі самиці – сперматеці. Здатність тривалий час зберігати сперматозоїди має важливе біологічне значення, оскільки дає змогу самиці використовувати сперму для запліднення яйцеклітин протягом тривалого періоду після спарювання.

Безпосереднє запліднення відбувається під час контакту яйцеклітини зі сперматозоїдом. Відбувається проникнення чоловічого ядра в яйцеклітину, після чого чоловічий і жіночий пронуклеуси зливаються. Утворюється зигота, яка є першою клітиною нового організму.

У багатьох комах після запліднення яйце відкладається у субстрат, на поверхню або всередину кормової рослини. Вибір місця яйцекладки має важливе адаптивне значення, оскільки визначає умови розвитку ембріона та забезпеченість потомства кормовими ресурсами після вилуплення.

Наприклад, самки багатьох лускокрилих (Lepidoptera) відкладають яйця безпосередньо на рослини, якими живитимуться личинки. У деяких жуків яйця відкладаються у ґрунт, деревину, насіння або інші субстрати. Паразитичні перетинчастокрилі можуть відкладати яйця безпосередньо на поверхню або всередину тіла хазяїна [36].

Нестатеве розмноження характеризується відсутністю злиття чоловічої та жіночої гамет. У комах воно представлене значно меншою кількістю механізмів порівняно зі статевим розмноженням. Найважливішою формою відтворення без запліднення є партеногенез, за якого новий організм розвивається з яйцеклітини без її запліднення.

Партеногенетичний розвиток може бути пов'язаний із різними цитологічними механізмами, які визначають хромосомний набір потомства та його генетичні характеристики. Залежно від біології виду партеногенез може бути облігатним, коли відтворення відбувається переважно або виключно без запліднення, або факультативним, коли партеногенетичний розвиток можливий за певних умов поряд зі статевим розмноженням. Однак детальні механізми партеногенезу, а також педогенез і поліембріонія доцільно розглядати окремо, оскільки вони становлять самостійну групу спеціалізованих репродуктивних явищ.

Статеве та нестатеве розмноження мають різне біологічне значення. Статевий процес забезпечує генетичну рекомбінацію та підвищення генетичної різноманітності популяції, що особливо важливо за змінних умов середовища. Натомість відтворення без запліднення дозволяє за сприятливих умов швидко збільшувати чисельність популяції та ефективно використовувати доступні ресурси [35, 36].

Таким чином, репродуктивна система комах являє собою складний комплекс морфологічних, фізіологічних, цитологічних і поведінкових механізмів, які забезпечують утворення статевих клітин, їх зустріч, запліднення, формування яйця та появу нового покоління. Співвідношення статевого і нестатевого відтворення у конкретного виду визначається його еволюційною історією та комплексом екологічних умов.

1.3.2. Партеногенез, педогенез і поліембріонія: механізми та біологічне значення

Поряд зі статевим розмноженням у комах сформувалися спеціалізовані форми відтворення, за яких розвиток нового покоління відбувається без типового злиття чоловічої та жіночої гамет або супроводжується незвичайними способами утворення потомства. До таких репродуктивних явищ належать *партеногенез*, *педогенез* і *поліембріонія*. Вони мають різні цитологічні механізми, проте спільною їхньою особливістю є підвищення репродуктивного потенціалу виду та можливість ефективного використання сприятливих екологічних умов [37].

Партеногенез – це форма розмноження, за якої нова особина розвивається з яйцеклітини без її запліднення сперматозоїдом. У комах партеногенез має значне поширення та характеризується різноманітністю механізмів відновлення або збереження хромосомного набору. Залежно від біології виду він може бути облігатним, коли потомство переважно або виключно утворюється партеногенетично, або факультативним, коли партеногенез поєднується зі статевим розмноженням.

Одним із найхарактерніших прикладів партеногенезу є попелиці (Aphididae). У таких видів, як *Aphis fabae* Scopoli, *Myzus persicae* (Sulzer), *Acyrthosiphon pisum* (Harris), *Rhopalosiphum padi* (Linnaeus), *Schizaphis graminum* (Rondani) та *Aphis gossypii* Glover, партеногенетичне відтворення відіграє важливу роль у сезонній динаміці популяцій. У сприятливий період року самиці здатні продукувати потомство без попереднього запліднення. Це забезпечує швидке збільшення чисельності популяції та дозволяє ефективно використовувати кормовий ресурс. У багатьох попелиць партеногенез поєднується зі статевим розмноженням, тобто протягом життєвого циклу відбувається чергування партеногенетичних і статевих поколінь.

Особливий варіант партеногенезу спостерігається у медоносної бджоли (*Apis mellifera* L.). З незапліднених яєць у цього виду розвиваються гаплоїдні самці – трутні, тоді як із запліднених яєць формуються диплоїдні самиці – робочі бджоли або матки. Такий тип розвитку називають *арренотокічним партеногенезом*. Він має принципове значення для статевої структури бджолиної сім'ї та забезпечує специфічну систему визначення статі.

Партеногенетичне розмноження відоме також у багатьох паличників (Phasmatodea). Наприклад, *Carausius morosus* (Sinéty) та *Bacillus rossius* (Rossi) здатні до розмноження без участі самців. У таких популяціях самиці продукують яйця, з яких розвивається потомство без запліднення. Для видів, у яких самці зустрічаються рідко або відсутні в окремих популяціях, партеногенез є ефективним механізмом підтримання чисельності.

За цитологічним механізмом партеногенез може супроводжуватися різними варіантами мейотичного або мітотичного розвитку яйцеклітини. В одних випадках потомство зберігає гаплоїдний набір хромосом, в інших – диплоїдність відновлюється внаслідок різних механізмів, зокрема злиття продуктів мейозу або

інших процесів. Тому партеногенетичне потомство не обов'язково є генетично повністю ідентичним материнській особині.

Біологічне значення партеногенезу полягає насамперед у *підвищенні темпів відтворення популяції*. Відсутність необхідності пошуку партнера скорочує час між поколіннями та дозволяє самиці продукувати потомство навіть за низької щільності популяції. Особливо важливим це є для фітофагів, які швидко заселяють нові кормові рослини. Водночас статеве розмноження забезпечує більшу генетичну рекомбінацію, тому чергування статевого і партеногенетичного поколінь може створювати оптимальне поєднання швидкого розмноження та генетичної мінливості [38].

Іншою спеціалізованою формою відтворення є ***педогенез***. На відміну від партеногенезу, який характеризується розвитком потомства з незапліднені яйцеклітини, педогенез пов'язаний із *розмноженням на личинковій або іншій незрілих стадіях розвитку.* Таким чином, репродуктивна функція реалізується ще до завершення морфологічного та статевого дозрівання особини [38].

Класичним прикладом педогенезу є галиці (Cecidomyiidae), зокрема *Miastor metraloas* та деякі представники роду *Heteropeza*. У цих комах личинкові стадії здатні продукувати потомство ще до перетворення на дорослу особину. Такий механізм дозволяє істотно скоротити тривалість генерації, оскільки репродуктивний процес починається вже на незрілій стадії.

Педогенез має особливе значення за умов, коли середовище забезпечує достатню кількість кормових ресурсів і сприятливі умови для розвитку личинок. У результаті одна генерація може дуже швидко породити наступну, що сприяє стрімкому збільшенню чисельності популяції. Водночас цей механізм є відносно спеціалізованим і характерний лише для окремих груп комах.

Ще одним специфічним способом відтворення є ***поліембріонія*** – розвиток декількох або багатьох ембріонів з однієї запліднені яйцеклітини. На відміну від звичайного ембріонального розвитку, за якого з однієї зиготи формується одна особина, під час поліембріонії зародок на певному етапі поділяється на декілька ембріональних зачатків. Унаслідок цього з одного яйця може утворюватися значна кількість генетично близьких личинок [37].

Особливо характерна поліембріонія для паразитичних перетинчастокрилих (Hymenoptera). Одним із найкраще досліджених прикладів є *Copidosoma floridanum* (Ashmead) – паразитична оса, яка розвивається всередині гусениць лускокрилих. Після потрапляння яйця в організм хазяїна з однієї зиготи формується велика кількість ембріонів, які надалі розвиваються у личинок паразита. Подібний тип розвитку відомий і в інших представників роду *Copidosoma*.

Поліембріонія також характерна для деяких представників родів *Litomastix* та *Macrocentrus*. У паразитичних перетинчастокрилих цей механізм має важливе адаптивне значення, оскільки дозволяє одній самиці забезпечувати розвиток значної кількості нащадків за рахунок одного яйця та одного хазяїна. Це особливо ефективно в умовах паразитичного способу життя, коли кількість доступних хазяїв може бути обмеженою.

У процесі поліембріонії сформовані ембріони можуть розвиватися синхронно, однак у деяких паразитичних ос спостерігається їх подальша функціональна диференціація. Частина личинок бере безпосередню участь у споживанні ресурсів хазяїна та забезпеченні росту потомства, тоді як інші можуть виконувати спеціалізовані захисні функції. Це демонструє високий рівень інтеграції між ембріональним розвитком, внутрішньовидовими взаємодіями та паразитичним способом життя [37, 38].

Отже, партеногенез, педогенез і поліембріонія є різними за механізмами, але функціонально важливими стратегіями репродукції комах. Партеногенез забезпечує можливість відтворення без запліднення та швидке збільшення чисельності, педогенез дозволяє розпочати репродуктивний процес ще на незрілій стадії, а поліембріонія забезпечує утворення великої кількості потомків з однієї зиготи. Найбільшого значення ці механізми набувають у видів із високою репродуктивною пластичністю, паразитичним способом життя або циклічним чергуванням різних форм розмноження.

1.3.3. Репродуктивна стратегії розмноження комах

Репродуктивна стратегія комах є комплексом взаємопов'язаних поведінкових, фізіологічних і морфологічних механізмів, спрямованих на забезпечення зустрічі статевих партнерів, копуляції, запліднення, вибору місця яйцекладки та формування життєздатного потомства. Вона є важливою складовою життєвої стратегії виду, оскільки визначає не лише можливість відтворення окремої особини, а й темпи відновлення чисельності популяції, її просторове поширення та здатність реагувати на зміни умов середовища [39].

У більшості комах основним механізмом відтворення є статеве розмноження, яке забезпечує рекомбінацію генетичного матеріалу та формування генетично різнорідного потомства. Водночас у різних систематичних групах сформувалися спеціалізовані репродуктивні механізми, зокрема партеногенез, гаплодиплоїдія, чергування статевих і партеногенетичних поколінь, а також різні форми регуляції співвідношення статей потомства.

Репродуктивна поведінка та пошук статевого партнера. Першим етапом статевого розмноження є пошук і розпізнавання статевого партнера. У комах сформувалися різноманітні системи комунікації, які забезпечують передачу інформації про видову належність, стать, фізіологічний стан та репродуктивну готовність особини.

Важливе значення має хімічна комунікація, зокрема використання статевих феромонів. Особливо добре цей механізм розвинений у лускокрилих. Феромони, що виділяються самицями, можуть поширюватися на значні відстані та сприйматися самцями за допомогою хеморецепторів антен. Така система забезпечує ефективний пошук партнера навіть за низької його щільності.

У прямокрилих значного розвитку набула акустична комунікація. Самці коників, цвіркунів і саранових продукують видоспецифічні сигнали, які використовуються для приваблення самиць та конкурентної взаємодії між

самцями. В інших групах комах можуть переважати візуальні або вібраційні сигнали.

Після контакту партнерів формується комплекс шлюбної поведінки, який може включати переслідування, демонстраційні рухи, хімічну стимуляцію, передачу звукових сигналів та безпосередню копуляцію. У деяких видів репродуктивна поведінка супроводжується передачею самиці додаткових поживних речовин разом зі сперматозоїдами.

Особливою формою репродуктивної адаптації є сперматофор – структура, що формується секретами чоловічих придаткових залоз і містить сперматозоїди. У деяких видів його вміст може включати значну кількість поживних речовин, які використовуються самицею після спаровування. Це може впливати на подальшу яйцепродукцію та репродуктивний успіх самця.

Репродуктивні стратегії різних груп комах. Різноманітність механізмів відтворення у комах пов'язана з відмінностями в екології, тривалості життєвого циклу, характері живлення та рівні соціальної організації. У деяких видів переважає класичне статеве розмноження, тоді як інші використовують комбінацію статевого та партеногенетичного відтворення [39].

Особливе місце серед репродуктивних стратегій комах займає ***гаплодиплоїдна система визначення статі***, характерна передусім для багатьох представників ряду Hymenoptera. За цієї системи стать потомства визначається насамперед фактом запліднення яйцеклітини. Незапліднені яйця розвиваються *партеногенетично* в гаплоїдних самців (n), тоді як із запліднених яєць формуються диплоїдні самиці (2n). Такий тип розвитку самців із незапліднених яєць в ентомології називають ***аренотокією*** **або** ***аренотокічним партеногенезом (arrhenotoky)***.

Класичним прикладом є медоносна бджола (*Apis mellifera*). У цього виду з незапліднених яєць розвиваються гаплоїдні самці – трутні, тоді як із запліднених яєць – диплоїдні самиці, представлені робочими бджолами та матками. Таким чином, самиця здатна регулювати стать потомства, контролюючи запліднення яйцеклітин під час їх проходження через яйцепровід. Гаплоїдні самці мають один набір хромосом і передають потомству генетичний матеріал лише від матері, тоді як диплоїдні самиці отримують генетичний матеріал від обох батьків [39, 40].

Партеногенетичне визначення статі у комах може реалізовуватися за різними напрямами. ***Телітокія (thelytoky)*** – це форма партеногенезу, за якої з незапліднених яєць розвиваються переважно або виключно самиці. Такий механізм характерний для окремих груп комах і може забезпечувати швидке збільшення чисельності популяції за відсутності або обмеженої участі самців. На відміну від неї, ***девтеротокія (deuterotoky)*** – форма партеногенетичного розвитку, за якої з незапліднених яєць можуть формуватися особини обох статей.

Отже, у ентомології розрізняють *аренотокію, телітокію* та *девтеротокію* залежно від статі потомства, яке формується без запліднення. У сукупності з механізмами запліднення ці явища формують різноманітні варіанти ***гаплодиплоїдної системи визначення статі (haplodiploidy)***. Найбільш характерною вона є для перетинчастокрилих – бджіл, ос і мурашок, де має

важливе значення не лише для визначення статі, а й для формування особливостей генетичної структури популяцій та соціальної організації колоній.

У попелиць (*Aphididae spp.*) реалізується складна репродуктивна стратегія, яка включає чергування партеногенетичних і статевих поколінь. За сприятливих умов партеногенез забезпечує швидке збільшення чисельності, тоді як статеве покоління, як правило, формується наприкінці сезону та забезпечує утворення яєць, здатних пережити несприятливий період [40].

У паразитичних перетинчастокрилих репродуктивна стратегія тісно пов'язана з біологією хазяїна. Самиця повинна не лише знайти відповідного хазяїна, а й забезпечити розвиток потомства в його тілі або на його поверхні. У деяких паразитоїдів спостерігається регуляція співвідношення статей потомства залежно від умов середовища та доступності хазяїв.

Таблиця 1.1. Характеристика основних репродуктивних стратегій комах

Вид або група	Тип репродуктивної стратегії	Основні біологічні особливості
Apis mellifera	статеве розмноження + гаплодиплоїдія	із незапліднених яєць розвиваються гаплоїдні самці, із запліднених – диплоїдні самиці; сперматозоїди зберігаються у сперматеці
Bombyx mori	статеве розмноження	внутрішнє запліднення; статева комунікація із залученням феромонів
Pieris brassicae	статеве розмноження	вибір кормової рослини для яйцекладки визначає подальшу забезпеченість личинок кормом
Aphididae spp.	партеногенез + статеве розмноження	чергування партеногенетичних і статевих поколінь; висока швидкість наростання чисельності
Orthoptera spp.	статеве розмноження	акустична комунікація та складна шлюбна поведінка
Formicidae spp.	статеве розмноження + гаплодиплоїдія	гаплоїдні самці, диплоїдні самиці; розмноження пов'язане з організацією колонії
Coccidae spp.	статеве та партеногенетичне розмноження	у частини видів можливе відтворення без запліднення та висока плодючість
Паразитичні *Hymenoptera spp.*	статеве + партеногенетичні механізми	спеціалізація щодо хазяїна та регуляція статі потомства

Важливою характеристикою репродуктивної стратегії є плодючість. Вона визначається кількістю яєць, які продукує одна самиця протягом життя, та

залежить від розмірів тіла, доступності поживних речовин, температури, тривалості життя і фізіологічного стану особини. У видів із високою смертністю личинок та молодих особин значна плодючість є важливим механізмом компенсації втрат.

Розподіл репродуктивних ресурсів між окремими яйцями також має адаптивне значення. Великі яйця містять більшу кількість запасних поживних речовин і забезпечують ембріон більшою кількістю ресурсів, однак їх утворення потребує значних енергетичних витрат. Натомість продукування великої кількості дрібних яєць дає змогу збільшити чисельність потомства, але підвищує його залежність від зовнішніх умов.

Вольтинізм як характеристика репродуктивної стратегії. Однією з ключових характеристик популяційної репродуктивної стратегії комах є ***вольтинізм*** – кількість поколінь, або генерацій, які вид здатний сформувати протягом одного року [40].

Вольтинізм безпосередньо залежить від тривалості ембріонального та постембріонального розвитку, температурного режиму, доступності кормових ресурсів, фотоперіоду та здатності виду переходити в стан діапаузи. За сприятливих умов скорочення тривалості розвитку може призводити до збільшення кількості генерацій.

За кількістю поколінь протягом року розрізняють ***моновольтинні***, ***бівольтинні*** та ***полівольтинні*** види.

Моновольтинні види формують одну генерацію на рік. Їхній життєвий цикл зазвичай тісно синхронізований із сезонними змінами температури та доступністю кормових ресурсів. Для таких видів характерною є чітка сезонність розмноження, а несприятливий період може переживатися на певній стадії онтогенезу. Наприклад, непарний шовкопряд (*Lymantria dispar*) у помірній зоні має одну генерацію на рік і зимує на стадії яйця. Навесні відбувається відродження гусениць, їх живлення та послідовний розвиток, після чого формуються лялечки та дорослі особини, які забезпечують відтворення наступного покоління.

Бівольтинні види формують дві генерації протягом року. Такий тип розвитку можливий за умови достатньої тривалості сприятливого сезону та відносно швидкого проходження окремих фаз життєвого циклу. Наприклад, бівольтинним видом є яблунева плодожерка (*Cydia pomonella*) у частині регіонів із достатньо тривалим теплим періодом. За сприятливих температурних умов вона може завершувати розвиток двох генерацій протягом одного вегетаційного сезону.

Полівольтинні види здатні продукувати три та більше генерацій протягом року. Для них характерна коротка тривалість генерації, висока швидкість розвитку та значний репродуктивний потенціал. Полівольтинність особливо важлива для популяційної динаміки комах-фітофагів, оскільки за сприятливих умов кожна наступна генерація може істотно збільшувати чисельність популяції. Наприклад, персикова попелиця (*Myzus persicae*) протягом вегетаційного сезону

здатна формувати численні покоління, що забезпечує швидке наростання її чисельності та сприяє масовому заселенню кормових рослин.

Таблиця 1.2. Типи вольтинізму комах та їх біологічна характеристика

Тип вольтинізму	Кількість поколінь на рік	Основна характеристика	Приклади
Моновольтинний	1	один повний цикл розвитку протягом року; виражена сезонність	шовкопряд непарний *(Lymantria dispar),* дубовий шовкопряд *(Lasiocampa quercus),* травневий хрущ *(Melolontha melolontha)* та ін.
Бівольтинний	2	формування двох послідовних генерацій за сприятливого сезону	Яблунева плодожерка (*Cydia pomonella*), капустяна муха (*Delia radicum),* капустяна совка *(Mamestra brassicae), хлібний жук-кузька (Anisoplia austriaca)*
Полівольтинний	3 і більше	Швидке проходження генерацій та висока потенційна швидкість наростання чисельності	Попелиця персикова (*Myzus persicae*), білокрилка теплична (*Trialeurodes vaporariorum*), совка бавовникова (*Helicoverpa armigera*)
Неперервний багатогенераційний	Кілька генерацій без чіткої сезонної перерви	Можливість послідовного відтворення за стабільних сприятливих умов	Окремі синантропні та тропічні види

Вольтинізм не є абсолютно сталою ознакою виду. У багатьох комах кількість генерацій може змінюватися залежно від географічного розташування популяції та погодних умов. Наприклад, у північних частинах ареалу вид може бути моновольтинним, тоді як у південніших регіонах за вищої середньої температури здатний формувати дві або більше генерацій. Таке явище свідчить про пластичність життєвого циклу та адаптивне значення регуляції темпів розвитку [40].

Особливо важливим фактором регуляції вольтинізму є температура. Оскільки швидкість розвитку пойкілотермних організмів значною мірою

залежить від температури середовища, її підвищення в межах фізіологічно оптимального діапазону може скорочувати тривалість розвитку. У результаті протягом одного вегетаційного сезону може завершитися більша кількість генерацій.

Водночас збільшення кількості поколінь не завжди призводить до пропорційного збільшення чисельності. Репродуктивний потенціал обмежується доступністю кормових ресурсів, природними ворогами, паразитизмом, хворобами, конкуренцією та несприятливими абіотичними факторами. Тому фактична динаміка чисельності визначається взаємодією вольтинізму, плодючості, смертності та тривалості розвитку [39, 40].

Таким чином, репродуктивні стратегії комах охоплюють широкий спектр механізмів – від статевого розмноження та гаплодиплоїдії до партеногенезу, чергування способів відтворення та спеціалізованих форм регуляції статі потомства. Водночас вольтинізм визначає часову організацію цих процесів і характеризує здатність виду формувати одну або декілька генерацій протягом року. Поєднання типу розмноження, плодючості, тривалості розвитку та кількості генерацій формує цілісну репродуктивну стратегію виду, яка значною мірою визначає його популяційний потенціал, сезонну динаміку чисельності та адаптацію до конкретних умов існування.

Питання для обговорення та самоперевірки:

1. Які основні відмінності між статевим і нестатевим розмноженням комах?

2. Яку будову та функції мають чоловіча і жіноча статеві системи комах?

3. Що таке сперматофор і сперматека, та яке їх біологічне значення у розмноженні комах?

4. Яке значення мають мейоз і генетична рекомбінація для статевого розмноження комах?

5. . Що таке партеногенез, які його основні біологічні особливості та яке значення він має для популяцій комах?

6. Які приклади партеногенезу спостерігаються у попелиць, медоносної бджоли та паличників?

7. Що таке педогенез і чим він відрізняється від партеногенезу?

8. Що таке поліембріонія та для яких груп комах вона є найбільш характерною?

9. Яке біологічне та адаптивне значення мають партеногенез, педогенез і поліембріонія для популяцій комах?

10. Які основні форми комунікації використовують комахи під час пошуку та розпізнавання статевого партнера?

11. Яке значення мають статеві феромони, акустичні, візуальні та вібраційні сигнали у репродуктивній поведінці комах?

12. Що таке аренотокія, телітокія та девтеротокія і чим вони відрізняються за статтю потомства?

1.4.1. Біологічні особливості живлення комах

Живлення є однією з основних фізіологічних функцій комах, яка забезпечує надходження енергії, пластичних речовин, мінеральних елементів та інших необхідних компонентів для росту, розвитку, рухової активності й розмноження. Характер живлення безпосередньо пов'язаний із морфологією ротового апарату, будовою травної системи, ферментативною активністю та особливостями життєвого циклу. У процесі еволюції комах сформувалося надзвичайно широке різноманіття трофічних спеціалізацій, що дозволило їм освоїти практично всі наземні екосистеми та значну кількість водних біотопів [41].

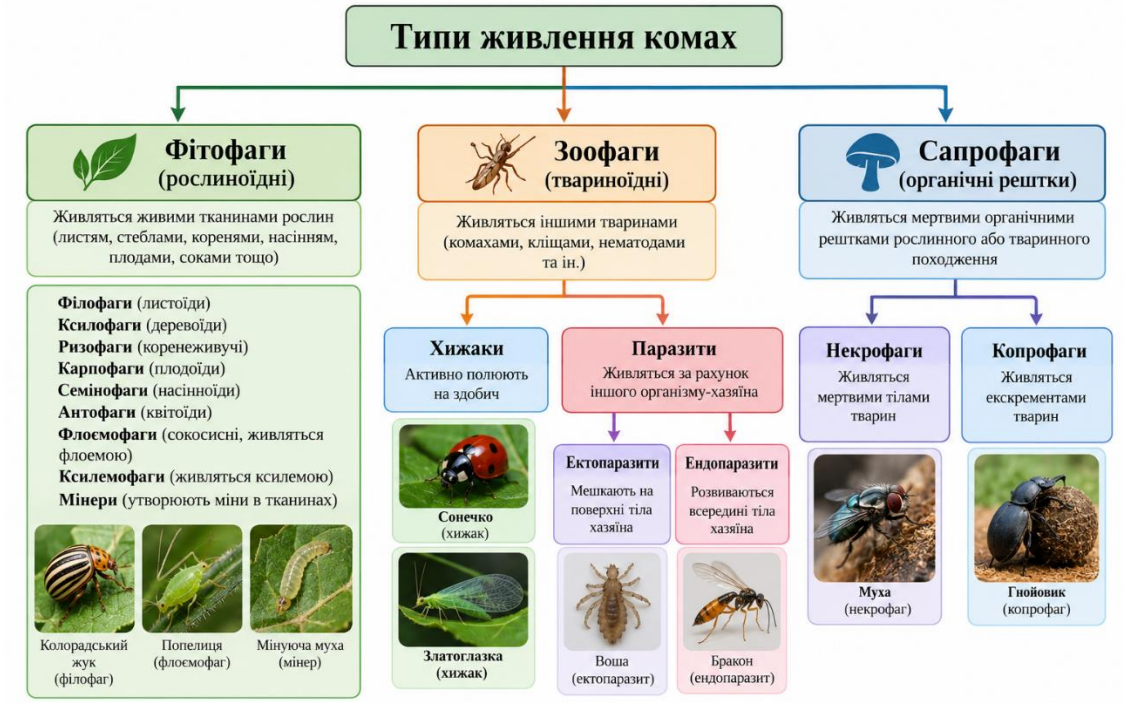


Рисунок 1.19. Основні типи живлення комах (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT))

За характером кормових ресурсів комах умовно поділяють на фітофагів, зоофагів, сапрофагів, копрофагів, некрофагів, міксофагів та інші функціональні групи. Водночас така класифікація не завжди є абсолютно чіткою, оскільки окремі види протягом онтогенезу можуть змінювати характер живлення або використовувати декілька типів кормових ресурсів .

Фітофагія є одним із найпоширеніших типів живлення комах і полягає у використанні ними живих рослин як джерела поживних речовин. Фітофаги можуть споживати різні органи рослин – листки, стебла, корені, деревину, кору, квітки, плоди, насіння, а також судинні соки. Така різноманітність кормових ресурсів зумовила формування вузьких трофічних спеціалізацій, які супроводжуються відповідними морфологічними, фізіологічними та поведінковими адаптаціями.

За характером рослинного субстрату, що використовується як корм, серед фітофагів можна виділити *філлофагів, ксилофагів, ризофагів, карпофагів, семінофагів, антофагів, флоемофагів, ксилемофагів* та *мінерів* [42].

Філлофаги – це комахи, які живляться переважно листками рослин. Листкова пластинка містить значну кількість вуглеводів, білків та інших органічних речовин, що робить її доступним кормовим ресурсом. Для філлофагів характерний гризучий ротовий апарат, пристосований до відривання та подрібнення рослинних тканин. Типовим представником є колорадський жук (*Leptinotarsa decemlineata* Say., 1824), личинки та імаго якого активно споживають листки рослин родини Solanaceae. Іншим прикладом є капустяний білан (*Pieris brassicae* L., 1758), гусениці якого живляться листками представників родини *Brassicaceae spp*. Інтенсивне листогризуче живлення таких видів може призводити до значного зменшення листкової поверхні рослин і, відповідно, порушення процесів фотосинтезу.

Ксилофаги – комахи, які використовують як корм деревину. Ксилофагія характерна переважно для личинок жуків, а також для деяких представників інших рядів. Деревина є кормом із відносно низьким вмістом доступних поживних речовин, тому її використання пов'язане з функціонуванням спеціалізованої травної системи та часто – із симбіотичними мікроорганізмами, які беруть участь у перетравленні компонентів клітинної стінки. Прикладом є великий дубовий вусач (*Cerambyx cerdo* L., 1758), личинки якого розвиваються в деревині старих і ослаблених дубів. Вони прогризають ходи в стовбурах і великих гілках, поступово споживаючи деревні тканини.

Ризофаги – фітофаги, які живляться коренями рослин. Коренева система характеризується високим умістом запасних поживних речовин, тому є важливим кормовим ресурсом для ґрунтових личинок. Ризофагія особливо характерна для личинок деяких твердокрилих. Наприклад, личинки травневого хруща (*Melolontha melolontha* L., 1758) живляться коренями трав'янистих і деревних рослин, перебуваючи в ґрунті протягом тривалого періоду розвитку. Пошкодження кореневої системи може порушувати водний і мінеральний обмін рослини та призводити до ослаблення або загибелі молодих рослин.

Карпофаги – комахи, які використовують як корм плоди рослин або їхні тканини. Плоди містять значну кількість вуглеводів, органічних кислот та інших поживних речовин, тому є цінним кормовим ресурсом. До карпофагів належать личинки багатьох видів лускокрилих і двокрилих. Показовим прикладом є яблунева плодожерка (*Cydia pomonella* L., 1758), гусениці якої проникають у плоди яблуні та інших плодових культур і живляться їхніми тканинами, зокрема насіннєвою частиною. Пошкодження плодів знижує їхню харчову та господарську цінність.

Семінофаги – комахи, які спеціалізуються на живленні насінням. Насіння є концентрованим джерелом білків, ліпідів, вуглеводів та мінеральних речовин, тому його використання забезпечує високий рівень поживності корму. До цієї групи належать, зокрема, деякі довгоносики. Прикладом є гороховий зерноїд (*Bruchus pisorum* L., 1758), личинки якого розвиваються всередині насінин

гороху та використовують їхні поживні речовини для росту й розвитку. На відміну від карпофагів, семінофаги спеціалізуються саме на насіннєвому матеріалі, хоча в окремих видів живлення плодами та насінням може частково перекриватися.

Антофаги – комахи, які живляться квітками або окремими їхніми частинами: пилком, нектаром, пиляками, тичинками, маточками та іншими тканинами. Особливе значення має споживання нектару, який є багатим джерелом легкодоступних вуглеводів. Наприклад, імаго медоносної бджоли (*Apis mellifera* L., 1758) збирають нектар і пилок із квіток різних рослин. Нектарофагія дорослих комах часто поєднується з виконанням функції запилювачів, тому такі види мають важливе значення для функціонування природних екосистем і сільськогосподарських угідь.

Флоемофаги – комахи, які споживають флоемний сік рослин. Флоема транспортує переважно органічні речовини, синтезовані в процесі фотосинтезу, насамперед цукри. Живлення флоемним соком характерне для багатьох представників Hemiptera. Прикладом є персикова попелиця (*Myzus persicae* Sulzer, 1776), яка використовує широкий спектр кормових рослин. Для добування флоемного соку вона має колюче-сисний ротовий апарат, за допомогою якого проколює рослинні тканини та вводить стилети до провідних елементів. Живлення попелиць супроводжується виділенням медвяної роси, яка може використовуватися іншими організмами, зокрема мурашками.

Ксилемофаги – комахи, які живляться ксилемним соком. Ксилема транспортує воду та розчинені мінеральні речовини від кореневої системи до надземних органів рослини. Цей ресурс характеризується відносно низькою концентрацією органічних поживних речовин, тому ксилемофаги змушені споживати значні об'єми рідини. Ксилемне живлення характерне для багатьох цикад (*Auchenorrhyncha spp.*), зокрема для представників родин *Cicadidae spp*. та *Cercopidae spp*. Прикладом є цикада звичайна (*Lyristes plebejus* Scopoli, 1763), личинки та імаго якої використовують рослинні соки.

Мінери являють собою функціональну групу фітофагів, личинки яких живляться внутрішніми тканинами листків або інших органів рослин, формуючи характерні ходи – *міни.* Такий спосіб живлення забезпечує личинці певний захист від зовнішніх факторів і частково зменшує доступність для природних ворогів. Типовим представником є мінуюча муха горохова (*Liriomyza huidobrensis* Blanchard, 1926), личинки якої живляться мезофілом листків, утворюючи звивисті світлі ходи. Унаслідок пошкодження значної площі листкової тканини може знижуватися інтенсивність фотосинтезу [42].

Таким чином, фітофагія охоплює широкий спектр спеціалізованих способів використання рослинного корму. Філлофаги використовують листки, ксилофаги – деревину, ризофаги – ко рені, карпофаги – плоди, семінофаги – насіння, антофаги – квітки та їхні компоненти, флоемофаги і ксилемофаги – відповідно флоемний та ксилемний соки, а мінери – внутрішні тканини рослин. Така спеціалізація є результатом тривалої адаптивної еволюції та визначає не

лише характер живлення конкретного виду, а й його екологічну нішу, взаємодію з кормовими рослинами та значення в природних і агроценотичних екосистемах.

Зоофагія – живлення іншими тваринами. Серед комах цей тип живлення особливо характерний для *хижаків*, *паразитоїдів* та *паразитичних форм*. Хижі комахи активно захоплюють і вбивають здобич, використовуючи її як джерело білків, ліпідів та інших поживних речовин [43].

Типовим *хижаком* є сонечко семикрапкове (*Coccinella septempunctata* L., 1758), личинки та імаго якого живляться переважно попелицями. Іншим прикладом є богомол звичайний (*Mantis religiosa* L., 1758), який захоплює різноманітних комах та інших дрібних безхребетних за допомогою хапальних передніх кінцівок.

Особливою формою зоофагії є *паразитоїдний* тип живлення. Паразитоїди використовують організм хазяїна як джерело поживних речовин для розвитку личинки, а їхній розвиток зрештою призводить до загибелі хазяїна. Такий спосіб життя характерний для багатьох представників *Hymenoptera spp*. та частини *Diptera spp*. Наприклад, наїзник апантелес (*Cotesia glomerata* L., 1758) відкладає яйця в тіло гусениць біланів, де личинки розвиваються, використовуючи тканини хазяїна.

За характером взаємодії з хазяїном паразитичні комахи можуть бути *ендопаразитами* та *ектопаразитами. Ендопаразити* розвиваються всередині організму хазяїна, де використовують його тканини, гемолімфу або інші внутрішні ресурси. До них належать личинки багатьох паразитоїдних перетинчастокрилих. Наприклад, наїзник іхневмон (*Ichneumon spp*.) відкладає яйця в тіло або поблизу личинок інших комах, а його потомство розвивається за рахунок хазяїна.

Ектопаразити, навпаки, живуть на зовнішній поверхні тіла хазяїна та живляться його гемолімфою, тканинними рідинами або іншими біологічними ресурсами. Прикладом є воша головна (*Pediculus humanus capitis* De Geer, 1778), яка постійно перебуває на поверхні тіла хазяїна та живиться його кров'ю. До ектопаразитичних комах також належать блоха людська (*Pulex irritans* L., 1758), яка живиться кров'ю хазяїв.

Таким чином, зоофагія охоплює хижаків, паразитоїдів, ендопаразитів та ектопаразитів, які відрізняються характером використання тваринного організму як джерела поживних речовин. У хижаків здобич зазвичай швидко вбивається та споживається, тоді як паразитичні й паразитоїдні форми підтримують триваліший зв'язок із хазяїном.

Некрофагія полягає у використанні мертвих тваринних організмів або їхніх тканин. Вона відіграє важливу роль у процесах розкладання органічної речовини та кругообігу елементів у екосистемах. Яскравим прикладом є жук-мертвоїд звичайний (*Silpha obscura* L., 1758), який може використовувати трупи дрібних тварин як джерело їжі. Некрофаги сприяють прискоренню розкладання органічних решток і поверненню поживних речовин у ґрунтову систему [43].

Копрофагія – живлення екскрементами тварин. Цей тип живлення характерний для багатьох жуків, особливо представників родини *Scarabaeidae*

spp. Наприклад, гнойовик священний (*Scarabaeus sacer* L., 1758) використовує гній великих травоїдних ссавців. Комахи можуть формувати з екскрементів кормові кульки, транспортувати їх та закопувати в ґрунт. Таким чином, копрофаги не лише отримують поживні речовини, а й беруть участь у переміщенні органічної речовини та мінеральних елементів у ґрунті.

Сапрофагія пов'язана з використанням органічних решток рослинного або тваринного походження, що перебувають на різних стадіях розкладання. Сапрофаги мають важливе екологічне значення, оскільки беруть участь у деструкції органічної речовини. До цієї групи належать личинки багатьох двокрилих, зокрема муха кімнатна (*Musca domestica* L., 1758), личинки якої розвиваються у субстратах, багатих на органічну речовину, що розкладається.

Мікрофагія характеризується використанням мікроорганізмів, зокрема грибів, бактерій та мікроскопічних водоростей. Такий тип живлення особливо характерний для окремих груп личинок двокрилих та інших комах, пов'язаних із розкладом органічної речовини. Водночас споживання грибів може розглядатися як окрема форма міцетофагії. Наприклад, деякі види жуків-короїдів пов'язані з грибами, які розвиваються в деревині та слугують важливим компонентом їхнього кормового ресурсу [43].

Для багатьох комах характерна *нектарофагія* – споживання квіткового нектару. Нектар є важливим джерелом швидкодоступних вуглеводів, необхідних передусім для забезпечення енергетичних потреб дорослих особин. Наприклад, імаго медоносної бджоли (*Apis mellifera* Linnaeus, 1758) збирають нектар із квіток, який після переробки та дозрівання використовується колонією як енергетичний корм. Нектар також споживають багато метеликів, зокрема махаон (*Papilio machaon* L., 1758).



Рисунок 1.20. Трофічна спеціалізація комах (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT))

У деяких комах спостерігається поліфагія, тобто використання широкого спектра кормових ресурсів. *Поліфагічні* види здатні живитися рослинами, що належать до різних родин, або використовувати різноманітні субстрати. Прикладом є персикова попелиця (*Myzus persicae* (Sulzer, 1776)), яка здатна заселяти велику кількість видів культурних і дикорослих рослин [42].

Протилежним явищем є *монофагія*, за якої вид використовує переважно один вид рослини або один вузько визначений кормовий ресурс. Монофагія забезпечує високу трофічну спеціалізацію, але водночас робить популяцію залежною від стану конкретного кормового ресурсу. Як приклад можна навести виноградну філоксеру (*Daktulosphaira vitifoliae* (Fitch, 1855)), життєвий цикл якої тісно пов'язаний із рослинами роду Vitis.

Між монофагією та поліфагією розташована *олігофагія*, за якої комаха використовує обмежене коло близькоспоріднених кормових рослин. Прикладом може бути капустяний білан (Pieris brassicae (Linnaeus, 1758)), гусениці якого переважно пов'язані з представниками родини Brassicaceae.

Важливо враховувати, що тип живлення може змінюватися протягом онтогенезу. Особливо виразно це спостерігається у комах із повним перетворенням. Наприклад, личинки медоносної бджоли (Apis mellifera Linnaeus, 1758) отримують корм, підготовлений робочими бджолами, тоді як дорослі особини споживають переважно нектар і пилок. У метеликів личинки переважно є фітофагами, тоді як імаго часто живляться нектаром. Така онтогенетична зміна характеру живлення зменшує конкуренцію між різними стадіями одного виду за кормові ресурси [42, 43].



Рисунок 1.21. Живлення комах на різних стадіях онтогенезу (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT))

Характер живлення значною мірою визначає екологічну роль комах. Фітофаги регулюють чисельність рослин і можуть виступати шкідниками сільськогосподарських культур; хижаки та паразитоїди регулюють чисельність інших комах; сапрофаги, некрофаги та копрофаги беруть участь у розкладанні органічних решток і кругообігу речовин. Нектарофаги, своєю чергою, можуть виконувати роль запилювачів, забезпечуючи перенесення пилку між квітками [43].

Отже, різноманітність типів живлення комах є результатом тривалої еволюційної адаптації до різних джерел кормових ресурсів. Поєднання специфічних харчових потреб, будови ротового апарату, особливостей травлення та поведінки забезпечує ефективне використання доступної їжі. Трофічна спеціалізація, у свою чергу, визначає місце виду в екосистемі, характер його взаємодії з іншими організмами та його значення для природних і агроценотичних систем.

1.4.2. Трофічні групи комах за кормових ресурсів

Трофічна спеціалізація є однією з найважливіших екологічних характеристик комах, яка визначає їхнє місце в трофічних мережах, взаємодію з рослинами, тваринами та мікроорганізмами, а також роль у функціонуванні природних і агроекосистем. На відміну від морфологічної класифікації, трофічні групи об'єднують види за типом органічної речовини, що використовується як джерело енергії та поживних речовин. Саме характер кормового ресурсу визначає екологічну нішу виду, особливості його поширення, чисельності та адаптивний потенціал [44].

У сучасній ентомології комах розглядають як ***консументів першого***, ***другого*** та ***третього порядків***, які беруть участь у трансформації первинної продукції, регуляції чисельності інших організмів і мінералізації органічних решток. Залежно від походження корму виділяють фітофагів, зоофагів, сапрофагів, копрофагів, некрофагів, мікетофагів і нектарофагів, однак межі між окремими групами нерідко є умовними, оскільки окремі види можуть змінювати тип живлення на різних стадіях онтогенезу.

Трофічна спеціалізація фітофагів. Фітофаги становлять найбільшу за видовим різноманіттям групу комах. Їх життєвий цикл тісно пов'язаний із рослинами-господарями, а ефективність використання корму визначає продуктивність популяцій і рівень шкодочинності.

За широтою кормової спеціалізації фітофагів поділяють на монофагів, олігофагів і поліфагів. Такий поділ відображає ступінь екологічної залежності виду від певних рослин і має важливе значення для прогнозування його поширення.

Монофагія характеризується використанням одного виду або дуже вузького кола споріднених рослин. Наприклад, виноградна філоксера (*Daktulosphaira vitifoliae* Fitch, 1855) практично повністю пов'язана з рослинами роду *Vitis spp*. Висока спеціалізація забезпечує ефективне використання кормового ресурсу, однак значно обмежує екологічну пластичність виду.

Олігофагія властива видам, які використовують рослини однієї ботанічної родини. Типовим прикладом є капустяний білан (*Pieris brassicae L.*, 1758), личинки якого живляться переважно представниками родини Brassicaceae. Подібна спеціалізація дозволяє виду освоювати кілька близькоспоріднених рослин без втрати кормової ефективності [45].

Поліфагія характеризується широким спектром кормових рослин. Одним із найбільш відомих поліфагів є персикова попелиця (*Myzus persicae* Sulzer, 1776), яка здатна заселяти понад 400 видів рослин із більш ніж 50 ботанічних родин. Завдяки широкій кормовій базі цей вид характеризується високою екологічною пластичністю та значним інвазійним потенціалом.

Таблиця 1.3. Ступені трофічної спеціалізації фітофагів

Тип спеціалізації	**Характеристика**	**Приклад**
Монофагія	використання одного виду або вузького кола споріднених рослин	Виноградна філоксера (*Daktulosphaira vitifoliae*)
Олігофагія	живлення рослинами однієї ботанічної родини	Капустяний білан (Pieris brassicae)
Поліфагія	використання великої кількості рослин різних родин	Персикова попелиця (*Myzus persicae*)

Широта кормової ніші безпосередньо впливає на екологічну стійкість виду. Монофаги значно сильніше залежать від поширення рослини-господаря, тоді як поліфаги легше колонізують нові агроценози та природні біотопи.

Зоофаги як природні регулятори чисельності. Зоофаги займають другий і третій трофічні рівні та відіграють важливу роль у підтриманні біологічної рівноваги екосистем. Вони контролюють чисельність фітофагів і входять до складу природних комплексів біологічного захисту рослин.

До хижих видів належить сонечко семикрапкове (*Coccinella septempunctata* L., 1758), яке активно знищує попелиць, щитівок і дрібних напівтвердокрилих. Іншим прикладом є богомол звичайний (*Mantis religiosa* L., 1758), який полює на різноманітних безхребетних.

Особливу групу становлять паразитоїди, розвиток яких завершується загибеллю хазяїна. Наприклад, капустяний апантелес (*Cotesia glomerata* L., 1758) паразитує на гусеницях біланів і є одним із найефективніших природних ентомофагів агроценозів [45].

*Сапрофаги та участь у кругообігу органічної речовини***.** Сапрофаги використовують органічні рештки рослинного і тваринного походження, прискорюючи процеси розкладання та повернення елементів живлення до ґрунту. Вони є важливою функціональною ланкою редукційного блоку екосистем.

До сапрофагів належить муха кімнатна (*Musca domestica* L., 1758), личинки якої розвиваються в органічних субстратах, багатих продуктами

розкладання. Окремими функціональними групами є копрофаги та некрофаги. Копрофаги, наприклад гнойовик священний (*Scarabaeus sacer* L., 1758), використовують екскременти як корм і одночасно покращують структуру ґрунту. Некрофаги, зокрема мертвоїд звичайний (*Silpha obscura* L., 1758), забезпечують швидке розкладання трупів тварин і прискорюють мінералізацію органічної речовини.

Нектарофаги та використання квіткових ресурсів. Квіткові ресурси є одним із найважливіших джерел легкодоступних вуглеводів для дорослих комах. Нектарофагія забезпечує енергетичні потреби імаго та одночасно сприяє запиленню покритонасінних рослин.

Типовим представником є медоносна бджола (*Apis mellifera* L., 1758), яка використовує нектар як джерело енергії, а пилок – як основне джерело білків для вирощування потомства. Подібну роль виконують джмелі (*Bombus terrestris* L., 1758), численні мухи-журчалки (*Syrphidae spp.*) та денні метелики, зокрема махаон (*Papilio machaon* L., 1758).

Використання кормових ресурсів у різних екосистемах. Характер використання кормових ресурсів значною мірою визначає функціональну роль комах у природних і аграрних екосистемах. У лісових біогеоценозах переважають ксилофаги, детритофаги та нектарофаги, тоді як в агроценозах домінують фітофаги, чисельність яких регулюється ентомофагами.

Особливе значення має трофічна пластичність, тобто здатність виду змінювати спектр кормових рослин залежно від доступності ресурсів. Поліфаги легше освоюють нові культури та швидше поширюються в антропогенних екосистемах, що робить їх найбільш небезпечними серед сільськогосподарських шкідників [44].

Новітні молекулярно-екологічні дослідження демонструють, що трофічні зв'язки комах значно складніші, ніж вважалося раніше. У 2025 році міжнародним колективом дослідників створено функціональну базу даних InsectGUILD, яка охопила майже 5 000 видів лускокрилих і перетинчастокрилих. Автори показали, що групування комах за типом використовуваної рослинної тканини (листки, деревина, насіння, генеративні органи) точніше прогнозує їхню екологічну роль і вплив на рослинні угруповання, ніж традиційний поділ лише за таксономічною належністю [44, 45].

Інші дослідження свідчать, що глобальне потепління сприяє розширенню кормової ніші окремих поліфагів, збільшуючи кількість потенційних рослин-господарів і підвищуючи ризик виникнення нових осередків масового розмноження шкідників у агроландшафтах.

Отже, особливості використання кормових ресурсів визначаються насамперед ступенем трофічної спеціалізації та екологічною пластичністю виду. Саме вони формують характер взаємодії комах із біотичними компонентами екосистем, визначають їхню роль у трофічних мережах і значною мірою зумовлюють господарське значення окремих видів.

1.4.3. Адаптації ротового апарату та травної системи комах до різних типів живлення

Характер живлення комах безпосередньо визначає морфологічні особливості ротового апарату, функціональну організацію травної системи та ефективність засвоєння кормових ресурсів. У процесі еволюції в представників класу Insecta сформувалося кілька основних типів ротового апарату, кожен із яких є адаптацією до певного способу живлення. Модифікація ротових органів дозволила комахам освоїти широкий спектр кормових субстратів – від твердих рослинних тканин і деревини до флоемного соку, крові та квіткового нектару. Водночас, незалежно від типу ротового апарату, перетравлення й засвоєння поживних речовин здійснюється завдяки спеціалізованій травній системі та комплексу ферментативних і симбіотичних адаптацій [46].

Таблиця 1.4. Основні типи ротового апарату комах та приклади видів

Тип ротового апарату	Характер живлення	Приклад виду
Гризучий (mandibulatus)	Листки, насіння, деревина, тканини тварин	Колорадський жук (*Leptinotarsa decemlineata* Say.); травневий хрущ (Melolontha melolontha Linnaeus, 1758)
Колюче-сисний (pungens-sugens)	Флоемний сік рослин, кров хребетних	Персикова попелиця (*Myzus persicae* Sulzer); комар звичайний (*Culex pipiens* L.)
Сисний (siphonatus)	Нектар квіткових рослин	Махаон (*Papilio machaon* L.); капустяний білан (*Pieris brassicae* L.)
Гризучо-лижучий (mandibulato-lambens)	Нектар і пилок	Медоносна бджола (*Apis mellifera* L.)

Адаптації травної системи до різних типів корму. Травна система комах є високоспеціалізованим комплексом органів, пристосованим до перетравлення різноманітних органічних субстратів. Незважаючи на значну різноманітність типів живлення, її загальна організація залишається консервативною й включає передню, середню та задню кишки, кожен із яких виконує специфічні фізіологічні функції.

Передня кишка забезпечує транспортування, подрібнення та тимчасове накопичення корму, середня кишка є основним центром ферментативного травлення й всмоктування поживних речовин, тоді як задня кишка відповідає за реабсорбцію води, мінеральних солей і формування екскрементів. Найвища метаболічна активність характерна саме для середньої кишки (mesenteron), епітелій якої синтезує широкий спектр травних ферментів.

Внутрішню поверхню середньої кишки вкриває перитрофічна мембрана – напівпроникний хітиново-білковий матрикс, що виконує захисну, фільтраційну та транспортну функції. Вона ізолює епітелій від грубих частинок їжі, водночас забезпечуючи дифузію ферментів і продуктів гідролізу. Перитрофічна мембрана особливо добре розвинена у комах із гризучим типом живлення, які споживають значну кількість твердих рослинних тканин [46].

Ферментативна спеціалізація фітофагів. Рослинна їжа характеризується високим вмістом структурних полісахаридів, фенольних сполук, алкалоїдів і різноманітних вторинних метаболітів, тому фітофаги сформували складні ферментативні системи для їх розщеплення та детоксикації.

У колорадського жука (*Leptinotarsa decemlineata*) у середній кишці активно синтезуються амілази, протеази, ліпази та глікозидази, що забезпечують ефективне засвоєння тканин пасльонових культур. Одночасно функціонують ферменти системи цитохрому Р450, карбоксилестерази та глутатіон-S-трансферази, які нейтралізують глікоалкалоїди картоплі й томата.

Подібні механізми характерні для капустяного білана (*Pieris brassicae*), личинки якого здатні метаболізувати глюкозинолати – специфічні захисні речовини рослин родини Brassicaceae. Саме біохімічна адаптація до вторинних метаболітів значною мірою визначає вузьку кормову спеціалізацію цього виду.

Засвоєння рідкого корму у флоемофагів. Флоемний сік є енергетично багатим, але фізіологічно незбалансованим кормом, оскільки містить надлишок цукрів і дефіцит незамінних амінокислот. Тому у флоемофагів сформувалися особливі механізми регуляції осмотичного тиску та симбіотичного забезпечення азотистого обміну.

У персикової попелиці (*Myzus persicae*) надлишок сахарози швидко перетворюється на олігосахариди й виводиться у складі медвяної роси, що запобігає осмотичному перевантаженню кишечника. Одночасно облігатний симбіонт *Buchnera aphidicola* синтезує незамінні амінокислоти, компенсуючи їх нестачу у флоемному соці. Такий симбіоз є одним із найкраще вивчених прикладів коеволюції комах і бактерій [47].

Травлення деревини та роль симбіотичної мікробіоти. Деревина є одним із найбільш складних для перетравлення природних субстратів через високий вміст целюлози, геміцелюлози та лігніну. У ксилофагів ефективне використання цього ресурсу забезпечується не лише власними ферментами, а й симбіотичними мікроорганізмами.

Личинки великого дубового вусача (*Cerambyx cerdo* L.) розвиваються в деревині дуба протягом кількох років. Їхній кишечник містить симбіотичні бактерії та гриби, які беруть участь у розщепленні полісахаридів клітинних стінок рослин. Аналогічні процеси відбуваються у термітів, де багатокомпонентна кишкова мікробіота забезпечує практично повне використання целюлозного субстрату.

Симбіоз із мікроорганізмами є однією з найважливіших фізіологічних адаптацій травної системи комах. Симбіонти локалізуються в кишечнику або

спеціалізованих бактеріомах і виконують функції синтезу незамінних амінокислот, вітамінів групи В, стеролів та ферментів.

Окрім попелиць і термітів, симбіотичні взаємодії добре вивчені у таргана рудого (*Blattella germanica* L.), кишкова мікробіота якого бере участь у метаболізмі азоту та повторному використанні азотистих сполук. Завдяки цьому таргани здатні ефективно існувати на кормових субстратах із низьким вмістом білка.

Сучасні методи метагеноміки, транскриптоміки та просторової молекулярної біології суттєво розширили уявлення про механізми живлення комах. Дослідження останніх років показали, що склад кишкової мікробіоти безпосередньо впливає на активність травних ферментів, швидкість засвоєння корму та стійкість фітофагів до захисних метаболітів рослин. Встановлено, що зміни мікробіому можуть сприяти переходу окремих поліфагів на нові рослини-господарі, що має важливе значення для прогнозування поширення інвазійних видів та розроблення сучасних методів біологічного захисту рослин [46, 47].

Таким чином, ефективність використання кормових ресурсів визначається комплексом взаємопов'язаних адаптацій травної системи, ферментативної активності та симбіотичних взаємодій. Ці механізми забезпечують освоєння різноманітних типів їжі, формують трофічну спеціалізацію видів і є одним із головних чинників екологічного успіху комах.

Питання для обговорення та самоперевірки:

1. Що таке тип живлення комах і яке його екологічне значення?

2. Які основні типи живлення характерні для представників класу Insecta?

3. Чим відрізняються фітофаги, зоофаги та сапрофаги за характером використання органічної речовини?

4. Яку роль відіграють нектарофаги та мікетофаги у функціонуванні екосистем?

5. Чому різноманітність типів живлення вважається однією з причин високого видового багатства комах?

6. Що таке трофічна спеціалізація комах і які фактори її визначають?

7. У чому полягають відмінності між монофагією, олігофагією та поліфагією?

8. Які переваги та недоліки мають монофаги й поліфаги з точки зору екологічної адаптації?

9. Яку роль відіграють зоофаги у природному регулюванні чисельності фітофагів?

10. Як трофічна пластичність впливає на інвазійний потенціал комах-шкідників?

11. Які основні типи ротового апарату сформувалися у комах у процесі еволюції?

12. Які функції виконують передня, середня та задня кишки травної системи комах?

Тема 1.5. Етологія комах: поведінкові адаптації, комунікація та соціальна організація

1.5.1. Форми поведінки комах: інстинктивна, набута та орієнтувальна діяльність

Поведінка комах є сукупністю вроджених і набутих реакцій організму, спрямованих на забезпечення виживання, живлення, розмноження, захисту та підтримання взаємодії з навколишнім середовищем. В ентомології поведінку розглядають як один із проявів фенотипу, що формується внаслідок взаємодії генетично детермінованих програм, нейроендокринної регуляції та впливу факторів довкілля. Наука, яка вивчає закономірності поведінки тварин, отримала назву *етологія* (ethologia), а поведінка комах є окремим напрямом сучасної ентомології та поведінкової екології.

Поведінкові реакції характеризуються високою адаптивністю і можуть проявлятися як окремі поведінкові акти (behavioral acts) або як складні поведінкові комплекси (behavioral patterns), що складаються з послідовності взаємопов'язаних дій. До таких комплексів належать пошук корму, шлюбна поведінка, будівництво гнізд, міграції, турбота про потомство та колоніальна діяльність соціальних комах [48].

Інстинкт – це генетично запрограмована форма поведінки, яка реалізується без попереднього навчання та є характерною для всіх особин певного виду. Інстинктивні реакції виникають у відповідь на специфічні подразники, які в етології називають ключовими стимулами (sign stimuli або releasers). Після сприйняття такого сигналу запускається фіксований комплекс дій (Fixed Action Pattern, FAP) – стереотипна послідовність поведінкових актів, що завершується досягненням певного біологічного результату.

Одним із класичних прикладів є яйцекладка капустяного білана (*Pieris brassicae* L.). Самиця відкладає яйця виключно на рослини родини *Brassicaceae spp.*, орієнтуючись на специфічний комплекс летких органічних сполук і морфологічні ознаки листкової поверхні. Така вибірковість забезпечує появу личинок безпосередньо на кормовій рослині.

Інстинктивною є також мисливська поведінка богомола звичайного (*Mantis religiosa* L.). Виявлення рухомої здобичі автоматично активує комплекс орієнтування, фіксації, наближення та захоплення за допомогою хватальних передніх ніг. Аналогічні стереотипні програми характерні для більшості хижих комах [49].

У паразитичних перетинчастокрилих інстинкт проявляється у високоточному пошуку хазяїна. Наприклад, самка капустяного апантелеса (*Cotesia glomerata* L.) розпізнає гусениць біланів за хімічними сигналами рослини, пошкодженої фітофагом, після чого здійснює точне відкладання яєць у тіло хазяїна.

Набута поведінка та навчання. На відміну від інстинкту, набута поведінка формується протягом індивідуального життя внаслідок накопичення досвіду. Сучасні дослідження довели, що комахи здатні до різних форм

навчання, асоціативної пам'яті, просторового запам'ятовування та модифікації поведінки відповідно до попередніх подій [49].

Найкраще ці процеси досліджені у медоносної бджоли (*Apis mellifera* L.). Після перших орієнтаційних обльотів молоді робочі особини запам'ятовують розташування вулика, форму навколишнього ландшафту, положення Сонця та характерні візуальні орієнтири. Бджоли здатні асоціювати певний колір або запах квітки з наявністю нектару й надалі вибірково відвідувати найпродуктивніші рослини. Така форма асоціативного навчання істотно підвищує ефективність кормодобування.

Подібні здібності виявлено у джмелів. У джмеля земляного (*Bombus terrestris* L.) після кількох відвідувань квіток формується стабільний маршрут польоту – так званий trapline foraging, коли комаха багаторазово використовує однакову послідовність квіткових ресурсів із мінімальними енергетичними витратами.

Експериментальні роботи останніх років із використанням автоматизованого відеотрекінгу та електрофізіології показали, що навіть плодова мушка (*Drosophila melanogaster* Meigen) здатна формувати довготривалу пам'ять після асоціації запаху з харчовим підкріпленням або негативним стимулом. Ці дослідження зробили дрозофілу однією з основних модельних систем нейроетології.

Орієнтація – це здатність комах визначати напрямок руху, положення об'єктів і власне місцезнаходження за допомогою зовнішніх або внутрішніх сигналів. У поведінковій екології розрізняють таксиси, кінези та навігацію.

Таксис є спрямованою реакцією щодо джерела подразнення. Залежно від природи стимулу виділяють фототаксис, хемотаксис, геотаксис, термотаксис, анемотаксис та гігротаксис.

Позитивний фототаксис добре виражений у більшості нічних метеликів, які активно летять до джерел світла. Натомість личинки багатьох ґрунтових жуків демонструють негативний фототаксис і уникають освітлених ділянок.

Хемотаксис є основою пошуку кормових рослин і статевих партнерів. Самці шовкопряда тутового (*Bombyx mori* L.) здатні сприймати молекули статевого феромону бомбіколу на відстані кількох сотень метрів, рухаючись проти повітряного потоку до самки.

Кінез відрізняється від таксису відсутністю визначеного напрямку руху. Комаха змінює швидкість або інтенсивність пересування залежно від сили подразника. Наприклад, тарган рудий (*Blattella germanica* L.) уникає освітлених просторів, збільшуючи швидкість руху доти, поки не потрапить у затемнену ділянку [48].

Найвищим рівнем орієнтування є *навігація*, яка дозволяє комахам здійснювати тривалі переміщення та повертатися до місця гніздування. У медоносних бджіл навігація базується на інтеграції кількох інформаційних систем: сонячного компаса, поляризації світла, зорових орієнтирів і внутрішнього відліку пройденої відстані[48, 49]..

Складні навігаційні механізми характерні також для перелітних метеликів. Монарх (*Danaus plexippus* L.) здійснює сезонні міграції протяжністю понад 4 000 км, використовуючи сонячний компас і циркадні біологічні годинники для підтримання постійного напряму польоту.

Поєднання інстинктивних і набутих форм поведінки забезпечує комахам високий рівень екологічної пластичності. Інстинкти гарантують виконання життєво важливих функцій навіть без попереднього досвіду, тоді як навчання дозволяє оптимізувати використання кормових ресурсів, підвищувати ефективність пошуку партнерів і адаптуватися до мінливих умов середовища. Орієнтувальна діяльність забезпечує просторову організацію поведінки та лежить в основі міграцій, гніздової навігації, територіальної активності й успішного освоєння нових екологічних ніш.

1.5.2. Комунікація комах: хімічні, акустичні, візуальні та тактильні сигнали

Комунікація комах – це сукупність механізмів передачі інформації між особинами одного або різних видів за допомогою сигналів (signals), які сприймаються спеціалізованими рецепторними системами. В ентомології комунікаційні процеси розглядаються як один із ключових чинників, що забезпечує репродуктивну поведінку, соціальну організацію, пошук кормових ресурсів, уникнення хижаків, територіальність та координацію групових дій. Сигнали можуть бути хімічними (семіохімікати), акустичними, візуальними та тактильними, а в багатьох видів вони функціонують одночасно, утворюючи мультимодальну комунікацію [50].

У процесі еволюції у комах сформувалися високоспеціалізовані органи сприйняття сигналів: антенальні сенсили, тимпанальні органи, фасеткові очі, оцели, механорецептори кутикули та пропріорецептори. Саме поєднання ефективних сигнальних систем і чутливих рецепторів забезпечує надзвичайно точну передачу інформації навіть за мінімальної концентрації подразника.

Комунікація виконує низку фундаментальних функцій у життєдіяльності комах:

- *репродуктивну* – пошук і розпізнавання статевого партнера;
- *соціальну* – підтримання структури колоній у еусоціальних видів;
- *трофічну* – передача інформації про джерела їжі;
- *оборонну* – сигналізація про небезпеку та мобілізація захисної поведінки;
- *територіальну* – позначення ділянок існування й агресивних меж;
- *видоспецифічну* – запобігання міжвидовому схрещуванню.

Найбільш розвинені системи комунікації характерні для представників рядів Hymenoptera spp., Lepidoptera spp., Orthopteras spp., Hemiptera spp. та Coleoptera spp.

Хімічна комунікація є найдавнішою та найпоширенішою формою передачі інформації серед комах. Вона здійснюється за допомогою семіохімікатів (semiochemicals) – біологічно активних органічних сполук, які виділяються екзокринними залозами та сприймаються хеморецепторами інших

організмів. У більшості випадків рецепція відбувається антенами, де локалізовані численні ольфакторні сенсили (sensilla olfactoria) [50].

Залежно від характеру взаємодії між продуцентом і реципієнтом *семіохімікати* (semiochemicals) поділяють на дві великі функціональні групи: *внутрішньовидові* та *міжвидові* сигнальні речовини. Внутрішньовидова (інтраспецифічна) комунікація здійснюється за допомогою, які забезпечують передачу інформації між особинами одного виду та *феромонів* регулюють репродуктивну, соціальну, територіальну й оборонну поведінку. Міжвидова (інтерспецифічна) комунікація реалізується через *алелохімікати* – речовини, що впливають на поведінку або фізіологію організмів іншого виду. До алелохімікатів належать *аломони* (перевага для продуцента), *кайромони* (перевага для реципієнта) та *синомони* (взаємна користь для обох видів).



Рисунок 1.21. Хімічна комунікація комах (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT))

Феромони (pheromones) – це сигнальні молекули, що забезпечують передачу інформації між особинами одного виду. Їх синтезують мандибулярні, тергальні, дюфурові, стернальні та інші екзокринні залози. Після виділення леткі компоненти поширюються повітрям, а контактні – залишаються на поверхні кутикули [50].

Релізерні феромони характерні для лускокрилих, де самки виділяють багатокомпонентні суміші альдегідів, спиртів або ацетатів, що приваблюють самців на відстані кількох кілометрів. Наприклад, у шовкопряда Bombyx mori головним компонентом статевого атрактанту є бомбікол, відкриття якого започаткувало розвиток хімічної екології комах.

Таблиця 1.5. Основні функціональні категорії феромонів комах

Тип феромону	Біологічна дія
Релізерні (releaser)	Викликають швидку поведінкову реакцію
Праймерні (primer)	Спричиняють тривалі фізіологічні зміни

Феромони є спеціалізованими біологічно активними сполуками, що забезпечують передачу інформації між особинами одного виду та регулюють широкий спектр поведінкових і фізіологічних процесів. За функціональним призначенням у сучасній ентомології їх поділяють на *статеві*, *слідові, тривожні* та *агрегаційні феромони*, кожен із яких виконує специфічну роль у підтриманні життєдіяльності популяцій і соціальних угруповань комах [51].

Статеві феромони (sex pheromones) є найбільш дослідженою групою сигнальних речовин, що забезпечують репродуктивну комунікацію комах. Вони синтезуються переважно екзокринними залозами самок і виділяються у навколишнє середовище у вигляді летких органічних сполук. Сприйняття статевих феромонів здійснюється *ольфакторними сенсилами* антен самців, які характеризуються надзвичайно високою чутливістю до специфічних молекул.

Основною функцією статевих феромонів є приваблення статевого партнера, видоспецифічне розпізнавання особин та синхронізація шлюбної поведінки. Хімічний склад феромонних сумішей є унікальним для кожного виду, що забезпечує репродуктивну ізоляцію навіть між близькоспорідненими таксонами. Класичним прикладом є шовкопряд *Bombyx mori*, у якого самка виділяє *бомбікол* – перший ідентифікований статевий феромон комах. Серед економічно важливих фітофагів статеві феромони детально вивчені у яблуневої плодожерки (*Cydia pomonella*), кукурудзяного стеблового метелика (*Ostrinia nubilalis*), східної плодожерки (*Grapholita molesta*) та американського білого метелика (*Hyphantria cunea*), де вони широко застосовуються для феромонного моніторингу популяцій у системах інтегрованого захисту рослин [51].

Слідові феромони (trail pheromones) забезпечують просторову координацію поведінки соціальних комах шляхом формування хімічних маршрутів між гніздом і джерелами корму. Ці речовини відкладаються на поверхню субстрату робочими особинами під час пересування та сприймаються контактними або дистанційними хеморецепторами інших членів колонії.

Інтенсивність феромонного сліду прямо залежить від кількості комах, які його підсилюють, що створює механізм позитивного зворотного зв'язку та сприяє вибору найефективнішого маршруту. Найбільш розвинена система слідової комунікації характерна для мурах родів *Lasius spp., Formicas spp., Solenopsis spp.* та *Atta spp.* Зокрема, чорна садова мураха (*Lasius niger*) використовує секрет Ніфурової залози для позначення кормових шляхів, тоді як листорізи (*Atta cephalotes*) формують довготривалі феромонні траси, якими транспортують рослинний матеріал до грибних камер колонії.

Тривожні феромони (alarm pheromones) являють собою високолеткі сигнальні речовини, що виділяються у відповідь на механічне ушкодження,

напад хижака або іншу загрозу. Їх основною функцією є швидка мобілізація захисної або уникальної поведінки особин одного виду [51].

Біологічний ефект тривожних феромонів проявляється протягом кількох секунд після виділення і може включати агресивний напад, евакуацію личинок, припинення живлення або розсіювання колонії. У медоносної бджоли (*Apis mellifera*) головним компонентом тривожного феромону є *ізоамілацетат*, який виділяється із жалового апарату та стимулює колективний захист вулика. У горохової попелиці (*Acyrthosiphon pisum*) функцію тривожного сигналу виконує (E)-β-фарнезен, під дією якого особини залишають кормову рослину, знижуючи ризик ураження ентомофагами. Подібний механізм характерний також для багатьох видів мурах, де тривожні феромони координують оборону колонії.

Агрегаційні феромони (aggregation pheromones) регулюють формування скупчень особин у місцях живлення, розмноження, зимівлі або заселення нового субстрату. На відміну від статевих феромонів, вони приваблюють представників обох статей, а в окремих випадках – також ювенільні стадії розвитку.

Найбільшого значення агрегаційна комунікація набуває у жуків-короїдів підродини Scolytinae. Після первинного заселення ослабленого дерева самець короїда-друкаря (*Ips typographus*) синтезує комплекс агрегаційних феромонів, які залучають значну кількість самців і самок, забезпечуючи масове освоєння кормового субстрату. Аналогічні механізми описані у представників роду Dendroctonus, зокрема у західного соснового короїда (*Dendroctonus brevicomis*). Агрегаційні феромони мають важливе практичне значення, оскільки використовуються для раннього виявлення осередків масового розмноження лісових шкідників та прогнозування їх чисельності [52].

Таким чином, функціональна спеціалізація феромонів забезпечує регуляцію репродуктивної, трофічної, соціальної та захисної поведінки комах, а їх висока видоспецифічність є важливою еволюційною адаптацією, що підтримує стабільність популяцій і ефективність внутрішньовидової комунікації.

Алелохімікати. На відміну від феромонів, алелохімікати забезпечують міжвидову комунікацію. Вони поділяються на:

- аломони – вигідні продуценту (відлякування хижаків);
- кайромони – вигідні реципієнту (пошук господаря паразитоїдами);
- синомони – корисні обом видам (взаємодія рослина–ентомофаг).

У захисті рослин кайромони використовуються ентомофагами для локалізації фітофагів, тоді як синомони відіграють важливу роль у залученні паразитоїдів до пошкоджених рослин.

Хімічна комунікація є основою сучасних біотехнологій інтегрованого захисту рослин:

- феромонний моніторинг чисельності;
- масовий вилов шкідників;
- дезорієнтація самців (mating disruption);
- залучення ентомофагів семіохімікатами;
- біосенсорні системи ранньої діагностики

Акустична комунікація – передача інформації за допомогою звукових або вібраційних сигналів. В ентомології розрізняють:

- повітряні звуки (airborne signals);
- субстратні вібрації (substrate-borne vibrations);
- ультразвукові сигнали;
- тимбальні коливання.

Більшість комах сприймає звук тимпанальними органами, що можуть розташовуватися на передніх гомілках, грудях, черевці або крилах.

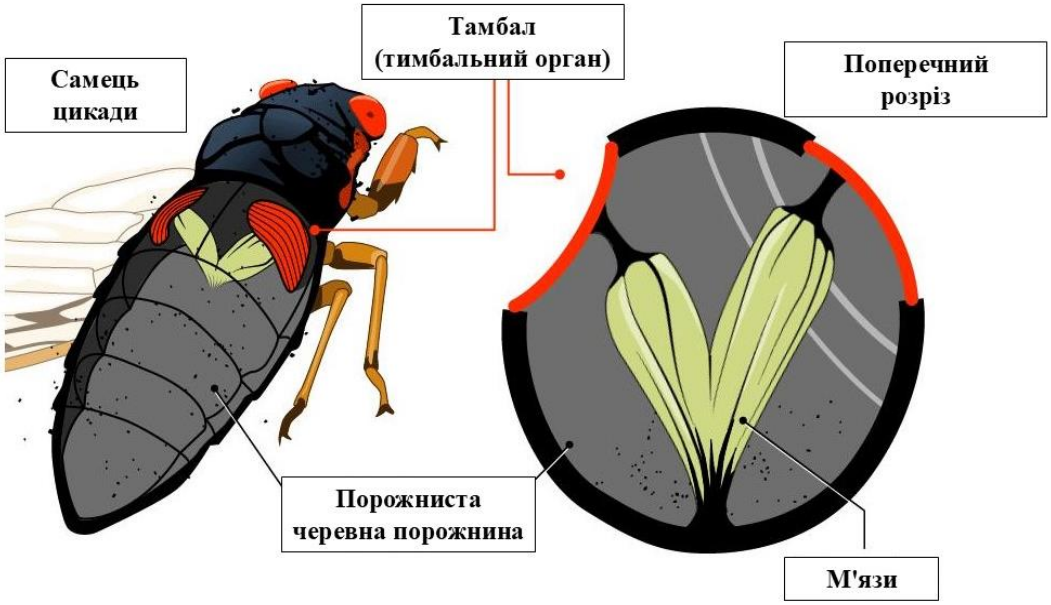


Рисунок 1.22. Утворення звуку на прикладі самця цикади (фото Haavik, L. J., Stephen, F. M., 2023) [52].

Механізми утворення звуку поділяються:

- Стридуляція (stridulation) – тертя скребка (scraper) об пилочку (file). Характерна для прямокрилих.
- Тимбальна вібрація (tymbal mechanism) – деформація спеціальної мембрани у цикад.
- Перкуторні сигнали – удари черевцем або ногами по субстрату.
- Вібраційні коливання рослин – основний спосіб комунікації багатьох клопів та цикадок.

Таблиця 1.6. Біологічні функції акустичних сигналів

Функція	**Приклад комах**
Приваблення самки	Цвіркуни *(Gryllidae spp.)*
Територіальна поведінка	Саранові (*Acrididae spp.)*
Конкуренція між самцями	Коники (*Tettigoniidae spp.)*
Координація соціальних дій	Мурахи (*Formicidae spp.)*
Захист від хижаків	Нічні метелики (*Noctuidae spp.)*

У прямокрилих видоспецифічний ритм стридуляції є одним із головних механізмів репродуктивної ізоляції. Самки аналізують частоту, тривалість імпульсів і пауз між ними, що запобігає міжвидовому схрещуванню [51, 52].

Вібраційна комунікація. Останні дослідження показали, що понад половина рядів комах використовує саме вібраційні сигнали, а не повітряний звук. Передача відбувається через листки, стебла, ґрунт або деревину. Особливо це характерно для представників Hemiptera, де самці й самки обмінюються серіями імпульсів під час пошуку партнера

Особливості зорового сприйняття. Візуальна комунікація базується на передачі інформації через:

- забарвлення тіла;
- просторові пози;
- рухи крил;
- світлові сигнали;
- поляризацію світла.

Сприйняття забезпечують фасеткові очі (oculi compositi) та оцели (ocelli). Багато видів здатні бачити ультрафіолетовий спектр, недоступний людині.

Яскраве забарвлення виконує різні функції:

- апосематизм – попередження про токсичність;
- статевий диморфізм – розпізнавання партнерів;
- мімікрія – наслідування небезпечних видів;
- територіальна демонстрація – демонстративні польоти бабок.

У денних метеликів ультрафіолетові візерунки крил є прихованими видоспецифічними сигналами, які використовуються під час залицяння.

Біолюмінесценція. Особливою формою візуальної комунікації є біолюмінесценція у світляків (Lampyridae). Світло утворюється в результаті ферментативної реакції люциферину та люциферази. Кожен вид має власний ритм світлових спалахів, що забезпечує точне розпізнавання статевого партнера.

Танець медоносних бджіл. У соціальних перетинчастокрилих важливою формою мультимодальної комунікації є танець бджіл (waggle dance). Він поєднує візуальні, тактильні та вібраційні сигнали. Напрямок руху щодо вертикалі відповідає куту між Сонцем і джерелом нектару, а тривалість прямолінійної ділянки відображає відстань до кормового об'єкта [51].

Тактильна комунікація. Тактильна комунікація передбачає безпосередній фізичний контакт між особинами. Вона здійснюється через:

- антенування;
- трофалаксис;
- дотики ногами;
- вібрацію кутикули;
- контактні хімічні сигнали.

Основними рецепторами є механосенсили (mechanosensilla) та тактильні щетинки (setae tactiles).

Антенування. Антени є не лише органом нюху, а й універсальним інструментом контактної комунікації. Під час антенування (antennation) мурахи визначають:

- належність до колонії;
- кастову приналежність;
- фізіологічний стан особини;
- готовність до трофалаксису.

Розпізнавання відбувається завдяки аналізу кутикулярних вуглеводнів (cuticular hydrocarbons), які формують індивідуальний хімічний профіль кожної колонії.

Трофалаксис – це передача рідкої їжі від однієї особини іншій. Проте його значення значно ширше: разом із кормом передаються гормони, ферменти, симбіотична мікрофлора та сигнальні молекули, що регулюють розвиток колонії. У бджіл і мурах трофалаксис забезпечує підтримання єдиного фізіологічного стану суперорганізму.

Контактні сигнали під час парування. У багатьох жуків і двокрилих завершальні етапи залицяння включають серію строго визначених тактильних рухів:

- дотик антенами;
- погладжування передніми ногами;
- вібрацію крил;
- контакт геніталіями.

Порушення послідовності цих елементів призводить до припинення копуляції, навіть за наявності статевих феромонів.

Сучасні дослідження доводять, що комахи рідко використовують лише один канал передачі інформації. Найчастіше формується мультимодальна сигнальна система, у якій різні типи сигналів взаємно доповнюють один одного. Послідовність мультимодальної комунікації [52]:



Рисунок 1.23. Послідовність мультимодальної комунікації (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT))

Наприклад, у клопів родини Pentatomidae самець спочатку приваблює самку агрегаційним феромоном, після чого самка відповідає вібраційними сигналами, далі відбувається візуальне зближення, а завершується процес тактильним контактом перед копуляцією. Така багаторівнева система значно

підвищує точність розпізнавання партнера й мінімізує ризик міжвидового схрещування [50, 51].

Таблиця 1.7. Порівняльна характеристика основних типів комунікації

Тип сигналу	Органи сприйняття	Дальність дії	Основна функція
Хімічний	Антени, ольфакторні сенсили	Від сантиметрів до кілометрів	Пошук партнера, сліди, тривога
Акустичний	Тимпанальні органи	Десятки метрів	Залицяння, територіальність
Візуальний	Фасеткові очі, оцели	У межах видимості	Демонстрація, орієнтація
Тактильний	Механорецептори, сенсили	Безпосередній контакт	Соціальна взаємодія, трофалаксис

Комунікація комах є складною інтегрованою системою передачі інформації, що забезпечує ефективне функціонування популяцій і соціальних угруповань. Провідну роль відіграє хімічна комунікація, заснована на використанні феромонів і інших семіохімікатів, однак акустичні, візуальні та тактильні сигнали істотно розширюють можливості поведінкової регуляції. Для більшості видів характерна мультимодальність, коли кілька типів сигналів діють послідовно або одночасно, підвищуючи надійність передачі інформації. Розуміння механізмів комунікації має важливе теоретичне значення для ентомології та практичне застосування в інтегрованому захисті рослин, біологічному контролі шкідників і моніторингу ентомофауни.

1.5.3. Соціальна поведінка комах та організація колоніальних угруповань

Соціальна поведінка комах є складним комплексом внутрішньовидових взаємодій, що забезпечують функціонування популяцій та колоніальних угруповань. У ентомології під соціальною поведінкою розуміють сукупність поведінкових реакцій, пов’язаних із комунікацією, репродукцією, турботою про потомство, добуванням і розподілом корму, захистом гнізда та регуляцією чисельності й функціонального складу угруповання. Найвищого рівня соціальної організації досягають ***еусоціальні комахи***, для яких характерні спільна турбота за потомством, перекривання поколінь у межах одного угруповання та чітко виражений ***репродуктивний поділ праці***. До еусоціальних комах належать медоносна бджола (*Apis mellifera*), джмелі (*Bombus* spp.), багато видів ос, мурахи (Formicidae) та терміти (Isoptera) [53].

Колоніальне угруповання соціальних комах функціонує як складна ***самоорганізована система***, у якій окремі особини виконують взаємопов’язані функції. Основою такої організації є ***кастовий поліморфізм і функціональна***

диференціація. У найбільш спеціалізованих колоніях розрізняють репродуктивну касту, представлену *маткою* та *самцями*, і стерильну або функціонально нерепродуктивну робочу касту. У мурах додатково може формуватися *солдатська каста*, спеціалізована на захисті гнізда. Кастова диференціація може мати морфологічний характер, коли представники різних каст істотно відрізняються за розмірами та будовою тіла, або бути переважно фізіологічною та поведінковою.

Характерним прикладом складної кастової організації є медоносна бджола (*Apis mellifera*). У бджолиній сім'ї функціонують матка, робочі бджоли та трутні. Матка є основною репродуктивною самкою, тоді як робочі особини виконують комплекс різноманітних функцій, пов'язаних із життєдіяльністю сім'ї. Для них характерний ***віковий поліетизм***, тобто закономірна зміна поведінкової спеціалізації в онтогенезі. Молоді робочі бджоли переважно виконують внутрішньогніздові функції – очищення комірок, годівлю личинок, догляд за маткою та підтримання мікроклімату. Згодом вони переходять до охорони льотка, а старші особини стають ***фуражирами***, які здійснюють виліт за нектаром, пилком, водою та прополісом. Така система забезпечує ефективний розподіл праці та дозволяє колонії оперативно реагувати на зміни кормової бази [54].

У мурашиних колоніях (*Formicidae* spp.) соціальна організація може бути ще складнішою. Наприклад, у листорізальних мурах родів *Atta* spp.та *Acromyrmex* spp. спостерігається виражений ***поліетизм*** **і** ***поліморфізм робочої касти***. Робочі особини різних морфологічних типів спеціалізуються на фуражуванні, транспортуванні рослинного матеріалу, догляді за розплодом, обслуговуванні гнізда та захисті колонії. Особливістю цих мурах є облігатний ***мутуалістичний симбіоз із грибами***, яких вони культивують у спеціальних камерах мурашника. Подрібнена рослинна маса використовується як субстрат для розвитку симбіотичного гриба, який є основним харчовим ресурсом колонії. Таким чином, соціальна організація мурах пов'язана не лише з внутрішньовидовою комунікацією, а й із міжвидовими симбіотичними взаємодіями [53, 54].

Важливим компонентом соціальної поведінки є ***комунікація.*** У колоніальних комах вона здійснюється за допомогою хімічних, тактильних, акустичних, вібраційних і візуальних сигналів. Особливе значення мають ***феромони*** – хімічні сигнальні речовини, які впливають на поведінку та фізіологічний стан інших особин того самого виду. У мурах феромонна комунікація забезпечує прокладання та підтримання ***трофічних стежок***, мобілізацію робочих особин до джерела корму, розпізнавання членів власної колонії та сигналізацію про небезпеку. У медоносних бджіл хімічна комунікація бере участь у підтриманні репродуктивної структури сім'ї, регуляції поведінки робочих особин та координації захисних реакцій.

Важливою особливістю колоніальних комах є ***стигмергія*** – координація діяльності особин через зміни, які вони залишають у навколишньому середовищі. Цей механізм особливо характерний для мурах і термітів.

Наприклад, прокладання феромонної стежки змінює хімічні властивості субстрату, що впливає на поведінку наступних особин. Аналогічно терміти можуть координувати будівельну діяльність шляхом реагування на локальні зміни структури будівельного матеріалу та хімічні сигнали. Завдяки стигмергії значна кількість особин здатна формувати складні споруди та підтримувати їхню функціональність без централізованого управління [53].

У термітів, наприклад у представників родів *Macrotermes* spp. та *Odontotermes* spp., спостерігається високий рівень кастової диференціації. Колонія включає ***репродуктивних особин, робочих*** **і** ***солдатів***. Робочі терміти забезпечують фуражування, будівництво та ремонт термітника, догляд за яйцями й німфами, тоді як солдати виконують переважно захисну функцію. Особливий інтерес становить симбіотична система травлення термітів. Мікроорганізми травного тракту – бактерії, археї та найпростіші – беруть участь у деградації целюлози та геміцелюлоз, завдяки чому терміти можуть використовувати деревину та інші лігноцелюлозні субстрати. У термітів родини *Termitidae* spp., які культивують гриби, додатково формується складна система ***симбіозу «комаха – гриб – мікробіота».***

Для соціальних комах характерна також ***трофалаксія*** – передача їжі або секретів між особинами через ротовий апарат. Цей процес має не лише трофічне, а й комунікативне значення. Трофалаксія сприяє розподілу поживних речовин між членами колонії, передачі хімічних сигналів та формуванню специфічного ***колоніального запаху***, за яким особини розпізнають членів власного угруповання. У медоносних бджіл трофалаксія є важливим механізмом передачі корму та хімічної інформації між робочими особинами [54].

Соціальна організація комах характеризується значною ***поведінковою пластичністю***. Незважаючи на наявність кастового та вікового поліетизму, функціональна спеціалізація не завжди є незмінною. За зміни чисельності колонії, доступності кормових ресурсів або загрози хижаків частина особин може змінювати свою поведінкову спеціалізацію. Наприклад, у мурашиних колоніях співвідношення між фуражирами та внутрішньогніздовими працівниками може змінюватися відповідно до потреб колонії. У бджолиній сім'ї зменшення кількості фуражирів може стимулювати перехід частини молодших робочих особин до зовнішньогніздової діяльності.

Важливе значення має ***соціальний імунітет***, тобто сукупність поведінкових механізмів, спрямованих на запобігання поширенню патогенів у колонії. До таких механізмів належать грумінг, взаємне очищення тіла, видалення загиблих особин, ізоляція заражених особин, санітарна поведінка та використання антимікробних речовин. У медоносних бджіл та мурах ці механізми доповнюють індивідуальну імунну відповідь і дозволяють колонії функціонувати як своєрідна ***надорганізмова система*** [54].

Сучасні дослідження соціальних комах показують, що поведінка колонії визначається взаємодією ***генетичних, нейроендокринних, епігенетичних, фізіологічних*** **та** ***екологічних факторів***. Зокрема, досліджується роль гормональної регуляції, експресії генів, нейромедіаторів і соціальних сигналів у

формуванні кастової диференціації та поведінкової спеціалізації. Водночас сучасна соціальна ентомологія дедалі частіше розглядає колонію не як просту сукупність особин, а як ***складну адаптивну систему***, у якій колективні властивості виникають у результаті численних локальних взаємодій між особинами [53].

Отже, соціальна поведінка комах є фундаментальним механізмом організації колоніальних угруповань і забезпечує ефективне використання кормових ресурсів, захист від ворогів, догляд за розплодом, підтримання гніздового мікроклімату та протидію патогенам. Найбільш досконалі форми соціальності сформувалися у мурах, бджіл, ос і термітів, де ***кастова диференціація, поліетизм, феромонна комунікація, трофалаксія, стигмергія, кооперативна поведінка та соціальний імунітет*** інтегруються в єдину функціональну систему. Саме висока ефективність самоорганізації колоній робить соціальних комах важливими модельними об'єктами для сучасних досліджень поведінкової екології, еволюційної біології, ентомології та біоінспірованих технологій.

Питання для обговорення та самоперевірки:

1. Що таке інстинктивна поведінка комах та яку роль у її формуванні відіграють ключові стимули (sign stimuli) і фіксовані комплекси дій (Fixed Action Patterns)?

2. У чому полягає відмінність між інстинктивною та набутою поведінкою комах? Наведіть приклади навчання у медоносної бджоли (Apis mellifera) та джмеля земляного (Bombus terrestris).

3. Що таке орієнтувальна діяльність комах? Чим відрізняються таксис, кінез та навігація?

4. Які види таксисів характерні для комах та яке значення вони мають у пошуку корму, статевого партнера й оптимальних умов існування?

5. Які механізми забезпечують навігацію медоносних бджіл і міграційну орієнтацію метелика монарха (Danaus plexippus)?

6. Які основні ознаки еусоціальності характерні для колоніальних комах?

7. Що таке кастова диференціація та поліетизм у соціальних комах? Наведіть приклади на медоносній бджолі, мурахах і термітах.

8. Яку роль відіграють феромони, трофалаксія та стигмергія у координації поведінки колоніальних комах?

9. Що таке самоорганізація колонії та яким чином локальні взаємодії окремих особин забезпечують формування колективної поведінки?

10. Що таке соціальний імунітет комах і які поведінкові механізми сприяють запобіганню поширенню патогенів у колонії?

Тема 1.6. Екологічні фактори та їх вплив на життєдіяльність, поведінку, розвиток і поширення комах

1.6.1. Абіотичні фактори середовища та їх вплив на комах

Абіотичні фактори є сукупністю фізичних і фізико-хімічних характеристик середовища, які визначають умови існування, активність, ріст, розвиток, розмноження, виживання та просторове поширення комах [55].



Рисунок 1.24. Взаємозв'язок абіотичних факторів середовища з фізіологічними, поведінковими та популяційними реакціями комах (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT))

Для ентомофауни особливе значення мають температура, вологість, світловий режим і рух повітря, оскільки через невеликі розміри тіла комахи перебувають під безпосереднім впливом мікроклімату біотопу. Реакція комах на ці фактори визначається видовою специфікою, фазою онтогенезу, фізіологічним станом та особливостями життєвого циклу.

Температура як основний фактор регуляції життєдіяльності комах. Температура є одним із найважливіших абіотичних факторів, що визначає метаболічну активність, швидкість розвитку, рухову активність, живлення, розмноження та виживання комах. На відміну від ендотермних тварин, більшість комах є ектотермними організмами, тобто температура їхнього тіла значною мірою залежить від температури навколишнього середовища. Тому зміни температурного режиму безпосередньо впливають на перебіг фізіологічних процесів [55].

Для кожного виду характерний певний діапазон толерантності до температури, у межах якого забезпечується нормальна життєдіяльність. У ньому виділяють мінімум, оптимум і максимум температурного фактора. Мінімум - це

найнижча температура, за якої ще можливе існування та здійснення життєво важливих фізіологічних процесів. Максимум – найвища температура, за якої організм ще здатний підтримувати життєдіяльність. За межами мінімального та максимального значень настає загибель організму.

Таблиця 1.8. Основні абіотичні фактори середовища та їх вплив на життєдіяльність комах

Абіотичний фактор	Основна реакція комах	Приклад
Температура	терморегуляція, діапауза, зміна швидкості розвитку	*Apis mellifera*, *Leptinotarsa decemlineata*
Вологість	регуляція водного балансу, вибір мікробіотопу	*Schistocerca gregaria*
Світло	фототаксис, циркадні ритми, фотоперіодизм	*Danaus plexippus*, нічні Lepidoptera
Вітер	анемотаксис, дисперсія, зміна льотної активності	*Bombyx mori*, Aphididae
Комплекс факторів	зміна фенології, чисельності та ареалу	різні види ентомофауни

Між мінімумом і максимумом розташована ***зона толерантності***, у межах якої інтенсивність життєвих процесів змінюється залежно від температури. ***Оптимум температури*** – це значення або вузький діапазон температур, за якого фізіологічні процеси, ріст, розвиток, живлення та розмноження відбуваються з найбільшою інтенсивністю. Безпосередньо біля мінімального та максимального значень розташовані ***зони песимуму***. ***Песимум*** – це ділянка діапазону толерантності, у якій життєдіяльність комахи істотно пригнічена, а ріст, розвиток, рухова активність і репродуктивні процеси різко знижуються. За тривалого перебування в зоні песимуму організм може загинути.

Таким чином, температурну реакцію комах можна представити як послідовність: *мінімум → зона песимуму → оптимум → зона песимуму → максимум.* Залежно від виду межі цих зон істотно відрізняються. Наприклад, ***ксеротермні комахи***, пристосовані до високих температур, мають вищий температурний оптимум, тоді як холодолюбні (***психрофільні)*** види характеризуються нижчим оптимумом.

У межах зони песимуму комахи можуть переходити до стану зниженої фізіологічної активності. За низьких температур це може проявлятися у вигляді ***холодового заціпеніння***, а за несприятливого сезонного впливу температури – у формуванні ***діапаузи***. Важливо розрізняти ці поняття: холодове заціпеніння є безпосередньою фізіологічною реакцією на низьку температуру, тоді як діапауза є генетично та нейрогуморально регульованим станом сезонного фізіологічного спокою.

Особливо чітко залежність розвитку від температури простежується у комах із повним метаморфозом. Наприклад, у колорадського жука (*Leptinotarsa decemlineata*) температура визначає швидкість розвитку яєць, личинок і лялечок, а отже, тривалість генерації та строки появи імаго. У медоносної бджоли (*Apis mellifera*) підтримання відносно стабільної температури в розплідній частині гнізда має принципове значення для нормального розвитку яєць, личинок і лялечок [56].

Низькі температури можуть спричиняти гіпобіоз, діапаузу або стан холодового заціпеніння. Діапауза є генетично детермінованим станом тимчасового фізіологічного спокою, який дозволяє переживати несприятливий сезон. Наприклад, у багатьох метеликів, жуків та двокрилих зимівля відбувається на певній стадії онтогенезу – яйця, личинки, лялечки або імаго. Водночас деякі комахи мають механізми холодостійкості, пов’язані з накопиченням кріопротекторних речовин, зокрема поліолів і цукрів.

Висока температура також може бути стресовим фактором. За перегрівання комахи використовують поведінкову терморегуляцію: змінюють положення тіла, переміщуються в затінені ділянки, занурюються в субстрат або змінюють час активності. Наприклад, багато ксеротермних видів активні переважно вранці та ввечері, коли температура поверхні ґрунту є нижчою. Отже, температура впливає не лише на фізіологічні процеси, а й на фенологію – сезонну та добову ритміку життєдіяльності комах.

Вологість і водний баланс організму. Вода є необхідною умовою нормального функціонування клітин, тканин і органів комах, тому вологість повітря та субстрату істотно впливає на їхню життєдіяльність. Особливе значення цей фактор має для дрібних наземних комах, у яких через високе співвідношення площі поверхні тіла до його об’єму потенційні втрати води можуть бути значними [55].

Основним органом, що регулює втрати води, є кутикула, особливо її восковий шар. Водночас газообмін через дихальця також пов'язаний із втратою води. Тому комахи мають комплекс морфологічних і фізіологічних адаптацій до різного рівня вологості.

За умов високої вологості активність багатьох ***гігрофільних*** видів підвищується. До них належать комахи, пов’язані з вологими ґрунтами, лісовою підстилкою та водоймами. Натомість ***ксерофільні*** види здатні існувати в умовах дефіциту вологи завдяки зменшенню транспірації, особливостям кутикули та поведінковим адаптаціям.

Показовим прикладом є пустельна сарана (*Schistocerca gregaria*), яка здатна існувати в умовах значного дефіциту води. Для неї характерні поведінкові та фізіологічні механізми, що забезпечують збереження води. Водночас для багатьох ґрунтових комах надмірне пересихання субстрату може призводити до загибелі яєць і личинок.

Вологість має важливе значення і для яйцекладки. Самиці багатьох видів вибирають для відкладання яєць субстрати з певними гідротермічними характеристиками. Тому зміна вологості може впливати на щільність популяції,

смертність преімагінальних стадій, тривалість розвитку та сезонну динаміку чисельності. У комплексі з температурою вологість формує так званий гідротермічний режим біотопу, який є одним із ключових компонентів мікроклімату [55].

Вплив світла, фотоперіоду та інтенсивності освітлення. Світло виконує не лише енергетичну функцію для рослин, але й виступає важливим сигнальним фактором для комах. Воно регулює добову активність, орієнтацію, пошук корму та статевого партнера, міграції, сезонну ритміку та діапаузу.

За характером добової активності комах умовно поділяють на денних, сутінкових і нічних. Наприклад, медоносна бджола активно фуражирує переважно вдень, тоді як багато лускокрилих (*Lepidoptera* spp.), зокрема совки (*Noctuidae* spp.), проявляють найбільшу активність у сутінковий і нічний час [55].

Важливе значення має ***фототаксис*** – спрямована рухова реакція на світло. Позитивний фототаксис характерний для багатьох нічних комах, які можуть летіти до джерела світла. Саме ця властивість використовується в ентомологічному моніторингу за допомогою світлових пасток.

Не менш важливим є фотоперіодизм, тобто реакція організму на співвідношення тривалості світлової та темнової фаз доби. Фотоперіод може бути сезонним сигналом, який визначає строки діапаузи, линяння, розмноження та міграційної активності. Для багатьох комах помірних широт саме зміна тривалості дня є важливим циркадним і сезонним Zeitgeber-сигналом, який синхронізує фізіологічні процеси з сезонним циклом.

У метелика-монарха (*Danaus plexippus*) сезонна міграційна поведінка пов’язана з комплексною взаємодією фотоперіодичних, температурних і циркадних механізмів. У багатьох видів комах фотоперіод взаємодіє з температурою, тому однакова тривалість дня за різних температурних умов може спричиняти різні фенологічні реакції.

Вітер та його значення для активності, польоту та поширення комах. Вітер є важливим фізичним фактором, який безпосередньо впливає на локомоцію, фуражування, дисперсію та міграцію комах. Особливо чутливими до руху повітря є літаючі форми, оскільки напрям і швидкість повітряного потоку визначають енергетичні витрати на політ та можливість контролювати траєкторію руху.

За слабкого або помірного вітру деякі комахи можуть використовувати повітряні потоки для анемохорної дисперсії, тобто пасивного перенесення на значні відстані. Особливо характерне таке поширення для дрібних комах – попелиць (*Aphididae* spp.), трипсів (*Thysanoptera* spp.), білокрилок (*Aleyrodidae* spp.) та деяких двокрилих [56].

Водночас сильний вітер може обмежувати льотну активність. Комахи зменшують інтенсивність польотів, шукають укриття в рослинності або переміщуються ближче до поверхні ґрунту. Для фуражирів медоносної бджоли швидкість вітру є одним із факторів, що визначають доцільність вильоту з гнізда. Сильний вітер збільшує енергетичні витрати та ускладнює повернення до колонії.

Вітер має також важливе значення для хеморецепції та пошуку статевого партнера. Феромони багатьох комах поширюються повітряними потоками, утворюючи хімічний шлейф. Самці можуть орієнтуватися відносно такого шлейфу за допомогою анемотаксису – спрямованого руху щодо повітряного потоку. Класичним прикладом є самець шовкопряда тутового (*Bombyx mori*), який сприймає статевий феромон бомбікол і здійснює орієнтований пошук самиці.

Таким чином, вітер одночасно може бути обмежувальним фактором для активного польоту та сприятливим чинником для пасивного розселення і поширення хімічних сигналів. Його вплив залежить від швидкості повітряного потоку, температури, вологості, морфології комахи та її життєвої стратегії [56].

Температура, вологість, світло та вітер діють на комах не ізольовано, а комплексно, формуючи мікрокліматичні умови конкретного біотопу. Їхня взаємодія визначає межі екологічної ніші виду, строки сезонної активності, темпи онтогенезу, плодючість, смертність, фенологію та просторову структуру популяцій. Наприклад, підвищення температури за одночасного зниження вологості може мати зовсім інший ефект, ніж підвищення температури за високої вологості. Тому в сучасній ентомології особливе значення має оцінювання комплексу абіотичних факторів, а не впливу кожного чинника окремо.

1.6.2. Біотичні фактори та взаємодії комах з іншими організмами

Біотичні фактори є важливою складовою середовища існування комах і визначають характер їхнього живлення, розмноження, виживання та просторового поширення. На відміну від абіотичних чинників, які пов'язані з температурою, вологістю, освітленістю та іншими фізико-хімічними властивостями середовища, біотичні фактори формуються внаслідок взаємодії комах з іншими живими організмами. До них належать кормові рослини, хижаки, паразити, конкуренти, мікроорганізми, а також особини власного виду.

Особливістю біотичних взаємодій комах є їхня багаторівневість. Один вид може одночасно бути фітофагом, об'єктом хижацтва, господарем паразитоїда та носієм симбіотичних мікроорганізмів. Тому окремі взаємодії доцільно розглядати не ізольовано, а як елементи складної трофічної мережі. Особливо показовими є взаємозв'язки за участю рослин, комах-фітофагів, природних ворогів та мікроорганізмів, оскільки мікробні симбіонти можуть змінювати як фізіологію комах, так і властивості рослин та характер взаємодії між трофічними рівнями [57].

Вплив кормових рослин і трофічні зв'язки. Рослини є одним із найважливіших біотичних ресурсів для комах. Вони можуть виступати джерелом поживних речовин, місцем розвитку, субстратом для відкладання яєць, укриттям або середовищем існування. Особливе значення мають взаємовідносини між рослинами та комахами-фітофагами, які використовують рослинні тканини як основне джерело їжі.

Характер взаємодії фітофага з кормовою рослиною визначається не лише її доступністю, а й хімічним складом, поживною цінністю, морфологічними

особливостями та здатністю до захисту. Рослини продукують широкий спектр вторинних метаболітів, які можуть виконувати захисну функцію та впливати на поведінку й фізіологію комах. До таких сполук належать алкалоїди, терпеноїди, фенольні речовини та інші метаболіти. Водночас окремі види комах у процесі еволюції сформували механізми детоксикації або уникнення рослинних захисних сполук.

Таким чином, взаємодія «рослина – комаха» є результатом взаємного еволюційного впливу. Рослина формує захисні механізми проти споживачів, тоді як фітофаги набувають адаптацій, що дають змогу використовувати певні види або групи рослин. Значну роль у цьому процесі можуть відігравати мікроорганізми, пов'язані з організмом комахи, оскільки вони здатні брати участь у перетравленні корму та метаболізмі токсичних рослинних речовин [57].

З екологічного погляду фітофаги є важливою ланкою трофічних мереж. Споживаючи рослинну біомасу, вони переносять речовину та енергію від продуцентів до консументів наступних рівнів. Самі рослиноїдні комахи, своєю чергою, стають кормом для хижаків і паразитоїдів. Унаслідок цього формується ланцюг взаємодій:

Рослина → комаха-фітофаг → хижак або паразитоїд → консумент вищого рівня.

Таблиця 1.9. Приклади трофічних зв'язків комах

Вид комахи	**Тип взаємодії**	**Кормовий ресурс / господар**	**Представники природних ворогів**
Колорадський жук (*Leptinotarsa decemlineata*)	Фітофагія	Пасльонові, зокрема картопля	Хижі клопи, хижі жуки, паразитоїди
Попелиця капустяна (*Brevicoryne brassicae*)	Фітофагія	Капустяні культури	Сонечка, золотоочки, сирфіди, паразитоїди
Капустяна білянка (*Pieris brassicae*)	Фітофагія	Капустяні	Паразитоїдні перетинчастокрилі, хижі комахи
Медоносна бджола (*Apis mellifera*)	Фітофілія, запилення	Нектар і пилок квіткових рослин	Паразити, хижаки, патогенні мікроорганізми
Терміти (Isoptera)	Фітофагія/детритофагія	Деревина, рослинні рештки	Мурахи, павуки, хижі комахи
Сонечко семикрапкове (*Coccinella septempunctata*)	Хижацтво	Попелиці та інші дрібні членистоногі	Птахи, паразитоїди

Однак у природних екосистемах такі зв'язки рідко мають форму простого ланцюга. Зазвичай вони утворюють розгалужені трофічні мережі, в яких один вид рослини може бути кормовим ресурсом для кількох видів комах, а один вид комахи може одночасно бути здобиччю кількох хижаків або господарем різних паразитоїдів [57].

Однак у природних екосистемах такі зв'язки рідко мають форму простого ланцюга. Зазвичай вони утворюють розгалужені трофічні мережі, в яких один вид рослини може бути кормовим ресурсом для кількох видів комах, а один вид комахи може одночасно бути здобиччю кількох хижаків або господарем різних паразитоїдів.

Таким чином, кормові рослини не лише забезпечують комах ресурсами, а й визначають структуру багатьох інших взаємодій у біоценозі. Зміна видового складу рослинності може спричинити відповідні зміни чисельності фітофагів та їхніх природних ворогів.

Хижацтво, паразитизм і конкуренція. Хижацтво є однією з основних форм міжвидових взаємодій у світі комах. Хижі комахи використовують інших членистоногих як джерело поживних речовин, що дає їм змогу забезпечувати власний ріст, розвиток і розмноження. До найбільш відомих хижих комах належать представники родин *Coccinellidae* spp., *Carabidae* spp., *Reduviidae* spp., а також богомоли та деякі личинки двокрилих і сітчастокрилих [58].

Особливу екологічну роль відіграють хижі комахи, які регулюють чисельність рослиноїдних видів. Наприклад, сонечка активно споживають попелиць, а личинки золотоочок можуть знищувати значну кількість дрібних фітофагів. Унаслідок цього хижацтво може опосередковано впливати на стан рослинності та продуктивність агроценозів.

Окремою формою взаємодії є *паразитизм,* а в ентомології особливо важливе явище *паразитоїдизму*. Паразитоїд відкладає яйця або іншу стадію розвитку в тіло чи на поверхню господаря, після чого личинка використовує його тканини для власного розвитку та зрештою призводить до загибелі господаря. Найбільше значення мають паразитоїди серед перетинчастокрилих та двокрилих.

Паразитоїди відіграють значну роль у регуляції чисельності комах-фітофагів. Водночас між самими паразитоїдами може виникати конкуренція за господаря. Дослідження показують, що результат такої конкуренції може залежати не лише від біологічних властивостей паразитоїдів, але й від мікроорганізмів, пов'язаних із паразитоїдом, його господарем або кормовою рослиною [58].

Конкуренція виникає тоді, коли два або більше організмів використовують один і той самий обмежений ресурс. У комах вона може бути внутрішньовидовою та міжвидовою. Конкурентна боротьба можлива за їжу, простір, місця розмноження, укриття або партнерів.

Для фітофагів особливо характерною є конкуренція за кормові рослини. Якщо на одній рослині одночасно живе велика кількість комах, дефіцит поживних ресурсів може призводити до зниження темпів розвитку, плодючості

та виживання. У деяких випадках конкуренти можуть змінювати фізіологічний стан рослини, унаслідок чого погіршуються або, навпаки, змінюються умови живлення іншого виду.

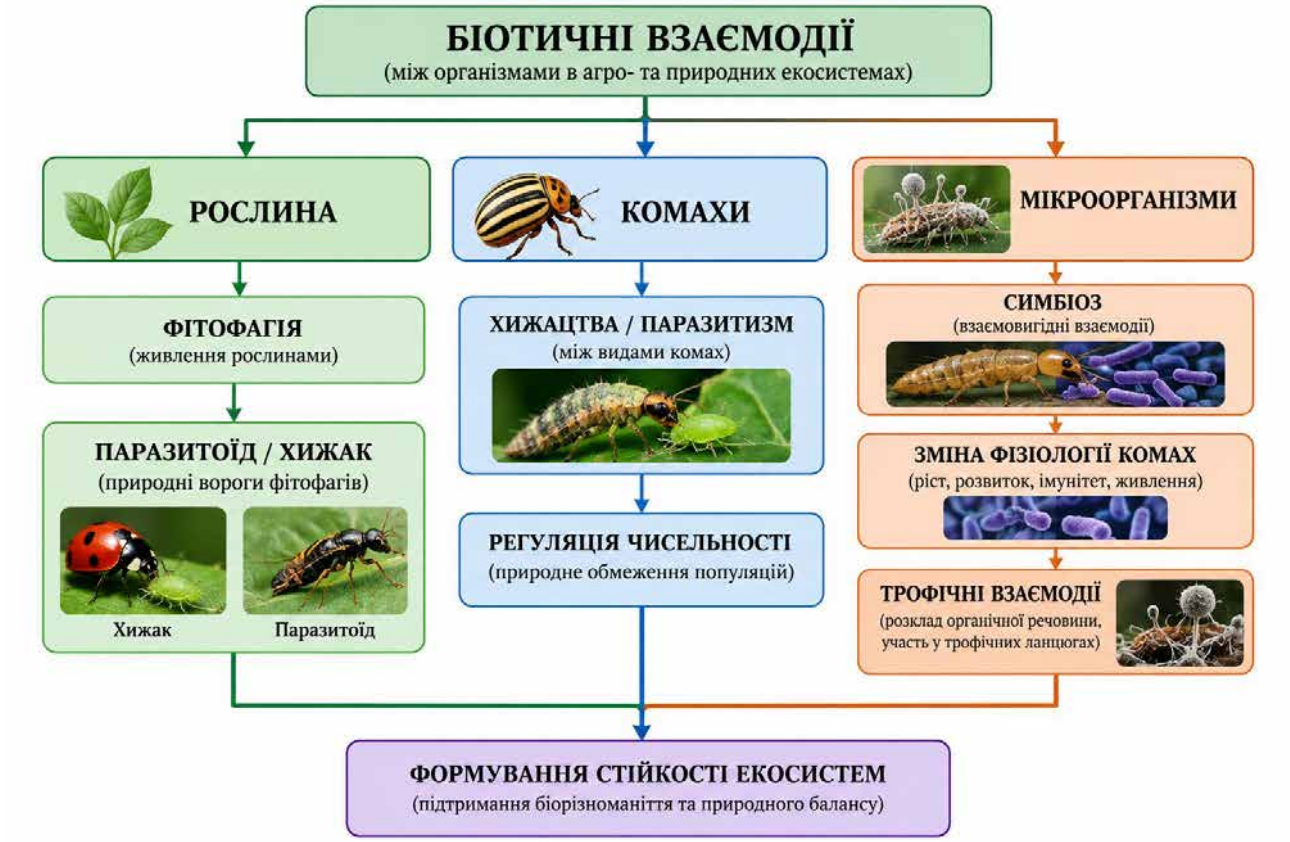


Рисунок 1.25. Основні міжвидові взаємодії комах (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT))

Симбіотичні взаємодії комах із мікроорганізмами та рослинами. *Симбіотичні зв'язки* є одним із найбільш складних аспектів біології комах. Мікроорганізми можуть колонізувати травний тракт, тканини, гемолімфу або зовнішні покриви комах. Особливо добре досліджені кишкові мікробіоми, які беруть участь у перетравленні їжі, метаболізмі поживних речовин, детоксикації та регуляції імунної системи.

У фітофагів симбіотичні мікроорганізми можуть компенсувати дефіцит окремих поживних речовин або сприяти засвоєнню складних компонентів рослинної їжі. Вони також можуть брати участь у розщепленні вторинних метаболітів рослин, що потенційно розширює спектр рослин, які здатна використовувати комаха. Таким чином, мікроорганізми фактично можуть розширювати метаболічні можливості організму-хазяїна [57, 58].

Особливий інтерес становить *тристороння взаємодія «рослина – комаха – мікроорганізм».* У такій системі мікробний симбіонт може змінювати реакцію рослини на пошкодження комахою, а також впливати на харчову цінність рослинної тканини та захисні механізми рослини. Водночас мікроорганізми самої рослини можуть змінювати поведінку та фізіологічний стан фітофага.

Отже, взаємодія між комахами та рослинами не обмежується безпосереднім споживанням рослинної тканини. Вона включає складну систему хімічних, фізіологічних і мікробіологічних зв'язків.

Таблиця 1.10. Приклади симбіотичних взаємодій комах із мікроорганізмами

Група комах	**Тип симбіозу**	**Функціональне значення мікроорганізмів**
Попелиці (*Aphididae* spp.)	Ендосимбіоз	Забезпечення дефіцитними поживними речовинами
Терміти (T*ermitidae* spp.)	Кишковий симбіоз	Розщеплення целюлози та використання деревини
Вусачі (*Cerambycidae* spp.)	Мікробний симбіоз	Участь у метаболізмі компонентів деревини та захисних речовин
Фітофаги	Кишковий мікробіом	Травлення та детоксикація рослинних сполук
Перетинчастокрилі-паразитоїди (*Braconidae, Ichneumonidae*)	Симбіоз із бактеріями та іншими мікроорганізмами	Вплив на взаємодію з господарем та успішність розвитку
Бджоли (*Apidae* spp.)	Кишкова мікробіота	Метаболізм їжі, підтримання фізіологічного стану та імунних функцій

Для термітів мікробний компонент має особливо важливе значення. Їхній спосіб життя пов'язаний із використанням деревини та інших целюлозовмісних субстратів, а кишкові мікроорганізми забезпечують важливі етапи переробки такого корму. Взаємодія між термітами та мікробіотою також пов'язана із соціальною поведінкою, оскільки обмін їжею між членами колонії сприяє циркуляції мікроорганізмів усередині соціальної групи.

Важливим напрямом сучасних досліджень є також вивчення ролі симбіонтів у стійкості комах до несприятливих чинників. Встановлено, що корисні бактерії можуть впливати на живлення, травлення, детоксикацію, імунітет, комунікацію та взаємодію комах із природними ворогами [57].

Внутрішньовидові взаємодії та соціальна організація. Внутрішньовидові взаємодії забезпечують функціонування популяцій комах та визначають їхню чисельність, просторову структуру й репродуктивну поведінку.

До основних форм таких взаємодій належать конкуренція, співпраця, територіальна поведінка, статевий добір, комунікація та турбота про потомство.

Конкуренція між особинами одного виду може виникати через обмеженість кормових ресурсів, місць відкладання яєць або територій. У багатьох видів комах спостерігається також конкуренція між самцями за доступ до самиць. Водночас у соціальних комах переважають кооперативні форми взаємодії.

Найскладніша соціальна організація характерна для *евсоціальних комах*, зокрема мурашок, бджіл, деяких ос і термітів. Для них характерні спільне вирощування потомства, перекриття поколінь, поділ репродуктивних і нерепродуктивних функцій та формування каст.

У колоніях соціальних комах окремі особини виконують різні функції. Наприклад, у бджіл та мурашок можна виділити репродуктивних особин і робочих особин, а в термітів додатково формуються солдати, функція яких пов'язана переважно із захистом колонії. Такий поділ праці дозволяє колонії функціонувати як цілісна система.

Сучасні дослідження соціальності комах показують, що фізіологічні процеси на рівні окремої особини тісно пов'язані з поведінкою інших членів колонії. Тобто колонія може розглядатися як інтегрована функціональна система, у межах якої спеціалізація окремих особин забезпечує виконання загальних завдань – добування їжі, догляд за потомством, захист та розмноження.

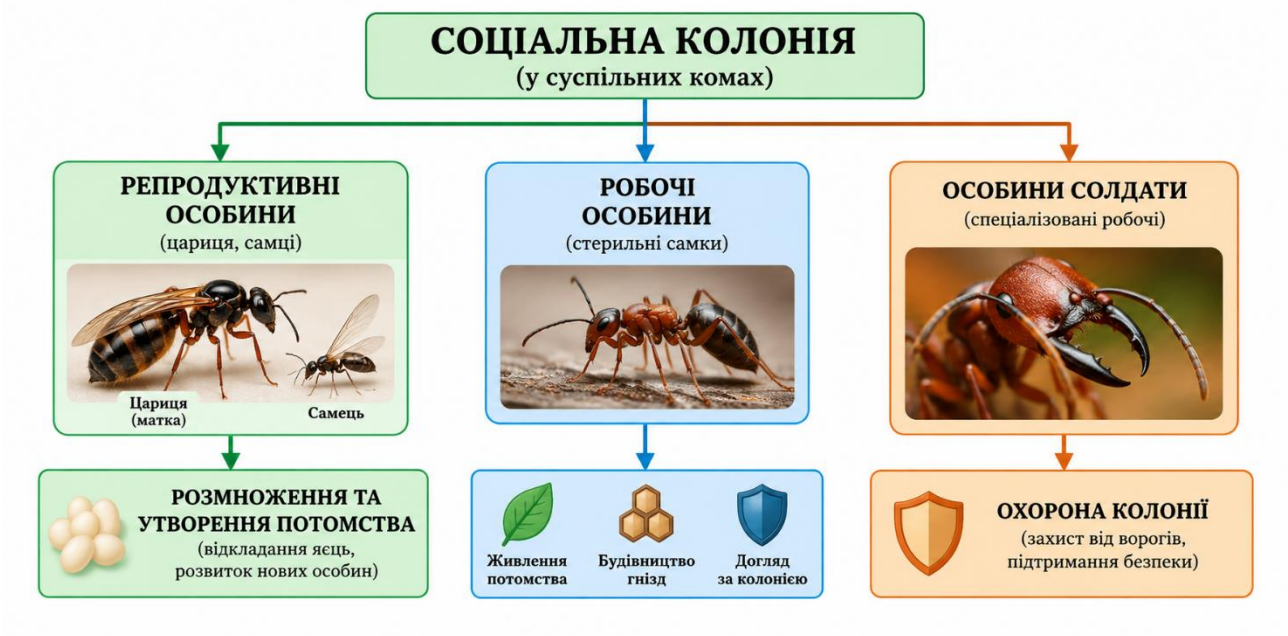


Рисунок 1.26. Організація соціальної колонії комах (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT))

Соціальна організація сприяє ефективному використанню ресурсів і підвищує стійкість колонії до зовнішніх загроз. Важливе значення має також хімічна та поведінкова комунікація між особинами. У багатьох соціальних комах

передавання інформації здійснюється за допомогою феромонів, тактильних сигналів, звуків та інших сигналів.

Особливе місце посідає ***трофалаксис*** – обмін їжею та рідинами між членами колонії. У термітів це явище має не лише харчове, а й мікробіологічне значення, оскільки може сприяти передаванню кишкової мікробіоти між особинами. Отже, соціальна поведінка та симбіотичні взаємодії можуть бути функціонально пов'язаними [57].

Біотичні фактори визначають практично всі основні аспекти існування комах – від вибору кормової рослини до взаємодії з хижаками, паразитоїдами, конкурентами та мікроорганізмами. Кормові рослини формують основу багатьох трофічних зв'язків, тоді як хижацтво і паразитизм є важливими механізмами регуляції чисельності популяцій.

Особливого значення набуває симбіоз із мікроорганізмами. Сучасні дослідження демонструють, що мікробні симбіонти можуть впливати на живлення, травлення, детоксикацію, імунні процеси та взаємодію комах із рослинами й природними ворогами. Таким чином, мікроорганізми слід розглядати як важливу складову екології комах, а не лише як супутній компонент їхнього організму [58].

У свою чергу, внутрішньовидові взаємодії забезпечують організацію популяцій, а у соціальних видів – формування складних колоніальних систем. Усе це свідчить, що комахи функціонують у природних екосистемах не ізольовано, а як елементи багаторівневих мереж взаємодій між рослинами, тваринами та мікроорганізмами.

1.6.3. Антропогенні фактори та їх вплив на популяції комах

Антропогенні фактори є важливою складовою комплексу екологічних чинників, що визначають сучасний стан популяцій комах, їхню чисельність, просторову структуру, видовий склад та функціональну роль у біоценозах. Комахи займають різноманітні екологічні ніші та виконують важливі функції в екосистемах, беручи участь у запиленні рослин, розкладанні органічної речовини, регуляції чисельності інших організмів і функціонуванні трофічних мереж. Водночас їхня чутливість до антропогенного впливу залежить від екологічної пластичності, особливостей життєвого циклу, кормової спеціалізації та вимог до умов середовища. Найбільш суттєвими чинниками є:

- трансформація і фрагментація біотопів,
- інтенсифікація сільського господарства,
- застосування пестицидів,
- вирубування лісів,
- урбанізація,
- забруднення ґрунтів і водойм,
- світлове забруднення
- зміна клімату [59].

Одним із найбільш значущих наслідків діяльності людини є скорочення площ природних біотопів. Розорювання степів і луків, осушення водно-болотних угідь, вирубування лісів та забудова територій призводять до втрати місць

живлення, розмноження та зимівлі комах. Особливо вразливими є ***стенотопні види*** з вузькою екологічною валентністю. Фрагментація природних територій додатково обмежує переміщення особин між локальними популяціями, зменшує генетичний обмін і підвищує ризик локального зникнення [59].

Показовим прикладом є представники родини Apidae spp., зокрема джміль земляний (*Bombus terrestris*) та джміль кам'яний (*Bombus lapidarius*). Їхня життєдіяльність залежить від наявності нектароносних і пилконосних рослин та придатних місць для гніздування. Зменшення площ луків, знищення польових меж і заміна різноманітної рослинності монокультурами скорочують кормову базу та можуть негативно впливати на чисельність і репродуктивний успіх популяцій запилювачів.

Інтенсивне сільськогосподарське виробництво чинить комплексний вплив на ентомофауну. Механічний обробіток ґрунту може знищувати яйця, личинок і лялечок ґрунтових комах, а застосування гербіцидів зменшує різноманіття трав'янистої рослинності. Особливе значення має використання інсектицидів, дія яких може поширюватися не лише на цільові види, а й на запилювачів та ентомофагів. Наприклад, у медоносної бджоли (*Apis mellifera*) вплив деяких пестицидів може спричиняти порушення орієнтації, харчової та рухової активності, а також репродуктивних процесів.

Застосування інсектицидів також може негативно впливати на хижих комах, які виконують функцію природних регуляторів чисельності фітофагів. До них належить сонечко семикрапкове (*Coccinella septempunctata*), що живиться переважно попелицями. Скорочення чисельності цього та інших ентомофагів, зокрема представників родини Chrysopidae (золотоочки), може послаблювати біологічний контроль популяцій шкідників і порушувати трофічні взаємозв'язки в агроценозах [60].

Вирубування лісів і спрощення структури лісових екосистем негативно впливають на види, пов'язані з деревною рослинністю та мертвою деревиною. Зменшення кількості старих дерев і відмерлих деревних субстратів обмежує можливості розвитку багатьох ксилофагів та сапроксильних комах. Зокрема, представники родин вусачі (*Cerambycidae* spp.) та рогачі (*Lucanidae* spp.) використовують деревину як субстрат для розвитку личинок, тому зміни структури лісу можуть призводити до скорочення їхніх локальних популяцій.

Урбанізація супроводжується скороченням природних територій, фрагментацією зелених зон, зміною мікроклімату та збільшенням рівня забруднення. Водночас парки, сади та інші зелені насадження можуть виконувати функцію рефугіумів для окремих видів. Їхня придатність для ентомофауни залежить від різноманіття рослинності, наявності квітучих рослин і природних субстратів. Надмірне скошування, видалення старих дерев та застосування засобів захисту рослин, навпаки, зменшують біотопічну цінність таких територій [60].

Окремим чинником є світлове забруднення, яке впливає передусім на нічних і сутінкових комах. Представники ряду лускокрилі (*Lepidoptera* spp.), зокрема родин совки (*Noctuidae* spp.), п'ядуни (*Geometridae* spp.), бражники

(*Sphingidae* spp.) та сатурнієві (*Saturniidae* spp.) можуть змінювати просторову орієнтацію та локомоторну активність під впливом штучного освітлення. Концентрація комах біля джерел світла може призводити до підвищених енергетичних витрат, збільшення ризику хижацтва та порушення пошуку кормових рослин і статевих партнерів.

Забруднення ґрунтів і водойм також впливає на ентомофауну. Ґрунтові комахи використовують ґрунтовий субстрат для живлення, зимівлі або розвитку окремих онтогенетичних стадій, тому надходження токсичних речовин може знижувати їхню життєздатність. Для водних комах особливе значення має якість води. Личинки представників *Ephemeroptera* spp., *Plecoptera* spp. та *Odonata* spp. реагують на зміни температури, вмісту розчиненого кисню та хімічного складу водного середовища. Забруднення та зміна гідрологічного режиму водойм можуть призводити до зменшення чисельності чутливих видів і перебудови структури водних ентомокомплексів.

Антропогенно зумовлена зміна клімату впливає на темпи розвитку, фенологію, тривалість життєвого циклу та ареали комах. Підвищення температури в окремих видів може сприяти збільшенню кількості генерацій протягом сезону та розширенню ареалу, тоді як перевищення оптимального температурного діапазону негативно впливає на виживання. Зміни температурного режиму можуть також порушувати синхронізацію між сезонною активністю комах та розвитком кормових рослин, що позначається на живленні та репродуктивному розвитку.

Сукупний вплив антропогенних чинників може проявлятися у зниженні чисельності популяцій, зміні їхньої вікової та статевої структури, зменшенні репродуктивного потенціалу, скороченні ареалів та просторовій ізоляції. При цьому евритопні й синантропні види часто краще пристосовуються до антропогенно трансформованих територій, тоді як стенотопні та спеціалізовані види є більш уразливими. У результаті відбувається не лише зменшення чисельності окремих видів, а й перебудова таксономічної та функціональної структури ентомофауни [59, 60].

Взаємозв’язок між антропогенним навантаженням і змінами популяцій комах можна представити так:

Антропогенна діяльність → трансформація біотопів та абіотичних умов → зміна кормової бази й місць розмноження → зміна смертності, народжуваності та дисперсії → зміна чисельності й структури популяцій → перебудова міжвидових взаємодій → зміна функціонування екосистем.

Наприклад: розорювання луків → зменшення різноманіття нектароносних рослин → скорочення кормової бази → зниження чисельності диких бджіл і джмелів → зменшення інтенсивності ентомофільного запилення.

Отже, антропогенні фактори здійснюють комплексний вплив на популяції комах, змінюючи умови їхнього існування, кормову базу, репродуктивні процеси, смертність і просторову структуру. Найбільш небезпечною є поєднана дія декількох чинників, оскільки втрата біотопів, фрагментація, хімічне забруднення та кліматичні зміни можуть взаємно

посилювати негативний ефект. Збереження різноманіття комах потребує охорони природних біотопів, підтримання екологічної зв'язаності територій, збереження різноманітної рослинності, раціонального використання пестицидів та зменшення забруднення довкілля.

Питання для обговорення та самоперевірки:

1. Що належить до абіотичних факторів середовища та яким чином вони впливають на життєдіяльність комах?

2. Поясніть поняття діапазону толерантності, мінімуму, оптимуму, максимуму та зони песимуму температурного фактора.

3. Які морфологічні, фізіологічні та поведінкові адаптації дозволяють комахам підтримувати водний баланс за різної вологості середовища?

4. Яку роль відіграють фототаксис, фотоперіодизм і циркадні ритми у регуляції добової та сезонної активності комах?

5. Що належить до основних біотичних факторів середовища існування комах та як вони впливають на чисельність і просторове поширення популяцій?

6. Яке значення мають кормові рослини у життєдіяльності комах-фітофагів та які механізми рослинного захисту можуть впливати на їхнє живлення?

7. Яку роль відіграють хижацтво, паразитоїдизм і конкуренція у регуляції чисельності популяцій комах? Наведіть приклади.

8. Яке функціональне значення мають симбіотичні взаємодії комах із мікроорганізмами та як вони можуть впливати на живлення, детоксикацію й імунні функції комах?

9. Які особливості внутрішньовидових взаємодій характерні для соціальних комах та у чому полягає біологічне значення поділу праці в евсоціальних колоніях?

10. Які основні антропогенні фактори впливають на чисельність, видовий склад і просторову структуру популяцій комах?

11. Як трансформація та фрагментація біотопів впливають на стенотопні й спеціалізовані види комах? Наведіть приклади.

12. Які наслідки для запилювачів та ентомофагів має інтенсифікація сільського господарства і застосування пестицидів?

13. Як світлове забруднення, забруднення ґрунтів і водойм та зміна клімату впливають на життєдіяльність і фенологію комах?

14. Чому сукупна дія кількох антропогенних факторів може бути більш небезпечною для популяцій комах, ніж вплив окремого чинника?

Тема. 1.7. Екологічні адаптації комах до умов середовища існування та механізми їх забезпечення

1.7.1. Екологічна пластичність та сезонні адаптації комах

Екологічна пластичність – це здатність організму змінювати морфологічні, фізіологічні, поведінкові та фенологічні характеристики у відповідь на варіації факторів навколишнього середовища без зміни генотипу. У сучасній ентомології цей феномен розглядають як один із ключових механізмів адаптації комах до сезонної мінливості клімату, що забезпечує підтримання життєздатності популяцій у різних екологічних умовах.

На відміну від довготривалих еволюційних змін, екологічна пластичність реалізується протягом життя особини або покоління шляхом *фенотипової пластичності* (phenotypic plasticity). Вона проявляється у зміні темпів розвитку, строків діапаузи, тривалості генерації, репродуктивної активності, пігментації, холодостійкості та поведінки. За даними сучасних оглядових досліджень, найбільш пластичними ознаками у комах є фотоперіодична реакція, термічна толерантність та фенологія розвитку, оскільки саме вони визначають синхронізацію життєвого циклу зі сприятливими сезонами [61].

Для видів помірної кліматичної зони України екологічна пластичність має особливе значення, адже сезонні коливання температури можуть перевищувати 30 °C протягом року. Саме тому більшість представників рядів *Coleoptera*, *Lepidoptera*, *Hymenoptera* та *Hemiptera* виробили складні системи сезонної регуляції онтогенезу. При цьому, членистоногі проявляють адаптацію до змін ***температури, вологості*** та ***освітленості.***

Температура є провідним абіотичним чинником, який визначає швидкість ембріонального розвитку, інтенсивність метаболізму, тривалість личинкових стадій і сезонну динаміку чисельності комах. Більшість видів є *ектотермними організмами*, тому температура тіла безпосередньо залежить від температури довкілля.

Сучасні ентомологічні дослідження свідчать [61, 62], що адаптація до температурних змін відбувається двома взаємодоповнювальними шляхами:

- ***Фізіологічна аклімація*** – короткочасне підвищення стійкості до температурного стресу.
- ***Фенологічна пластичність*** – зміна строків розвитку та переходу до діапаузи.

Показовим прикладом є колорадський жук (*Leptinotarsa decemlineata*), у якого підвищення середньодобової температури прискорює розвиток преімагінальних стадій та скорочує тривалість генерації. У Лісостепу України цей вид здатний формувати одну–дві генерації залежно від погодних умов року [62].

Іншим прикладом є медоносна бджола (*Apis mellifera*), яка демонструє унікальну соціальну терморегуляцію. Робочі бджоли підтримують температуру розплоду в межах 34 – 35 °C шляхом вібрації грудних м'язів, вентиляції гнізда та

випаровування води, що забезпечує нормальний розвиток личинок навіть за значних коливань зовнішньої температури.

Вологість визначає ефективність водного обміну, інтенсивність транспірації та виживання ранніх стадій розвитку. Через велике співвідношення площі поверхні тіла до маси дрібні комахи особливо чутливі до дегідратації.

Основними механізмами збереження води є:

- потовщення воскового шару кутикули;
- регуляція відкривання дихалець;
- накопичення осмотично активних речовин;
- вибір оптимального мікробіотопу.

У попелиць родини Aphididae підвищення вологості сприяє збільшенню виживання партеногенетичних самиць та прискоренню розвитку колоній. Натомість пустельна сарана (*Schistocerca gregaria*) характеризується ксерофільними адаптаціями: щільною кутикулою, зменшеними втратами води та поведінковим уникненням перегрівання.

Для багатьох ґрунтових жуків родини Carabidae, поширених у Поліссі та Лісостепу України, оптимальна вологість є визначальним фактором успішної яйцекладки та розвитку личинок.

Фотоперіодична адаптація. Найбільш надійним сигналом наближення сезонних змін є фотоперіод – співвідношення світлої та темної частин доби. На відміну від температури, тривалість дня практично не змінюється між роками, тому комахи використовують її як прогностичний екологічний сигнал.

Дослідження механізмів фотоперіодизму показали, що циркадний годинник інтегрує інформацію про довжину дня й температуру, після чого активуються гормональні шляхи, які визначають початок або припинення діапаузи. Ключову роль у цьому процесі відіграють гени period, timeless та інші компоненти циркадної системи.

У білана капустяного (*Pieris brassicae*), широко поширеного на території України, скорочення світлового дня індукує діапаузу лялечки, що забезпечує зимівлю та синхронізацію появи імаго навесні.

Сезонні зміни життєдіяльності. Сезонність є фундаментальною особливістю життєвого циклу більшості комах помірної зони. Вона проявляється у закономірній зміні фаз розвитку, активності, живлення та розмноження відповідно до річного циклу кліматичних умов [63].



Рисунок 1.26. Основні типи сезонної активності (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT))

За даними сучасних оглядових досліджень, центральним механізмом сезонної адаптації є ***діапауза*** (diapause) – генетично запрограмований стан фізіологічного спокою, який істотно відрізняється від звичайного холодового заціпеніння. Діапауза виникає ще до настання несприятливих умов, що свідчить про її випереджувальний характер.

Таблиця 1.11. Характеристика діапаузуючих стадій онтогенезу комах

Стадія зимівлі	Приклад виду
Яйце	Сарана перелітна (*Locusta migratoria*)
Личинка	Хрущ травневий (*Melolontha melolontha*)
Лялечка	Білан капустяний (*Pieris brassicae*)
Імаго	Сонечко семикрапкове (*Coccinella septempunctata*)

Морфологічні, фізіологічні та поведінкові адаптації. Сезонна пластичність реалізується на кількох рівнях організації організму.

Морфологічні адаптації. Морфологічні зміни пов'язані з формуванням сезонних фенотипів (seasonal polyphenism). До них належать:

- зміна інтенсивності меланізації кутикули;
- варіювання товщини кутикулярного покриву;
- накопичення жирового тіла;
- розвиток крилатих і безкрилих форм.

Класичним прикладом є попелиці (*Aphis fabae*), у яких навесні переважають безкрилі партеногенетичні самиці, тоді як восени формуються крилаті статеві покоління, здатні до міграції на первинного господаря. У сонечка семикрапкового (*Coccinella septempunctata*) восени спостерігається посилення меланізації кутикули, що підвищує ефективність поглинання сонячної енергії під час весняного прогрівання [62, 63].

*Фізіологічні адаптації***.** Фізіологічні механізми забезпечують підвищення стійкості до несприятливих умов. Найважливішими серед них є:

- синтез кріопротекторів (гліцерол, сорбітол, трегалоза);
- зниження інтенсивності дихання;
- накопичення ліпідних резервів;
- пригнічення репродуктивної функції;
- гормональна регуляція діапаузи.

Дослідження зимуючих комах показали, що накопичення поліолів істотно знижує температуру замерзання гемолімфи та стабілізує клітинні мембрани під час переохолодження. Саме тому багато видів жуків і метеликів успішно переживають зиму за негативних температур.

Поведінкові адаптації. Поведінкові реакції дозволяють комахам уникати несприятливого впливу довкілля без значних фізіологічних витрат. До найважливіших належать:

- міграції;
- вибір місця зимівлі;
- агрегація;
- зміна добової активності;
- терморегуляційна поведінка.

Наприклад, сонечка семикрапкові формують масові зимові скупчення під корою дерев, у підстилці або серед каміння. Такі агрегації створюють стабільніший мікроклімат і зменшують втрати тепла. У медоносної бджоли восени формується зимовий клуб, у якому температура центральної частини підтримується значно вищою за температуру навколишнього середовища. Це є прикладом колективної поведінкової адаптації, властивої лише соціальним комахам [61].

Білан капустяний (*Pieris brassicae*) зимує у фазі лялечки, а індукція діапаузи залежить переважно від скорочення фотоперіоду. Кропив'янка (*Aglais urticae*) переживає зиму у стадії імаго, накопичуючи значні запаси ліпідів і використовуючи захищені місця зимівлі. Американський білий метелик (*Hyphantria cunea*) формує зимуючу лялечку в коконі під рослинними рештками, що забезпечує високу виживаність у лісостепових умовах України.

Колорадський жук восени припиняє живлення, накопичує жирове тіло та занурюється у ґрунт на глибину 20–50 см, де переходить у зимову діапаузу. Сонечко семикрапкове демонструє агрегаційну поведінку та зимівлю імаго, а травневий хрущ (*Melolontha melolontha*) проводить зимовий період у стадії личинки, що дозволяє уникнути впливу низьких температур на поверхні ґрунту.

У медоносної бджоли основною сезонною адаптацією є формування зимового клубу та народження довгоживучих зимових бджіл, які характеризуються збільшеним жировим тілом і високою концентрацією запасних білків. У джмеля земляного (*Bombus terrestris*) зимує лише запліднена матка, тоді як робочі особини восени гинуть. Паразитоїд (*Trichogramma evanescens)*, широко використовуваний у біологічному захисті рослин, переходить у діапаузу переважно на стадії передлялечки всередині яйця господаря.

Попелиці характеризуються сезонною зміною способів розмноження: навесні та влітку переважає партеногенез, а восени формується статеве покоління, яке відкладає зимуючі яйця. Шкідлива черепашка (*Eurygaster integriceps*) після завершення живлення мігрує до лісосмуг і переходить у літню, а згодом зимову діапаузу. Клоп-солдатик (*Pyrrhocoris apterus*) утворює великі зимові агрегації під рослинними рештками, що є типовою поведінковою адаптацією до холодного періоду [61 – 63].

Екологічна пластичність є універсальним механізмом пристосування комах до сезонної мінливості середовища та забезпечує узгодження життєвого циклу з річною динамікою кліматичних факторів. Найважливішими регуляторами сезонних адаптацій виступають температура, вологість і фотоперіод, які інтегруються нейроендокринною системою та визначають строки діапаузи, темпи розвитку й репродуктивну активність. Для видів

українського ареалу характерне поєднання морфологічних, фізіологічних і поведінкових адаптацій, що дозволяє ефективно переживати несприятливі періоди року та підтримувати стабільність популяцій у природних і агроекосистемах.

1.7.2. Діапауза та міграції як механізми адаптації комах

Сезонні зміни клімату є одним із найважливіших екологічних чинників, що визначають життєвий цикл комах помірної кліматичної зони. У процесі еволюції сформувалися два універсальні механізми пристосування до несприятливих умов – діапауза та міграція. Діапауза забезпечує переживання періодів холоду, посухи або нестачі кормових ресурсів шляхом тимчасового пригнічення розвитку, тоді як міграція дозволяє переміщуватися до територій із більш сприятливими умовами існування. Сучасні дослідження свідчать, що обидва механізми тісно пов'язані з фенотиповою пластичністю, фотоперіодичною регуляцією та нейроендокринними процесами, які забезпечують синхронізацію життєвого циклу із сезонною динамікою довкілля [64].

Діапауза (diapause) – це генетично детермінований, гормонально регульований стан тимчасового фізіологічного спокою, що супроводжується призупиненням або істотним уповільненням розвитку, зниженням інтенсивності метаболізму, репродуктивної активності та споживання енергії. На відміну від холодового заціпеніння або гіпобіозу, діапауза виникає до настання несприятливих умов і є випереджувальною адаптивною реакцією організму.

Сучасні ентомологічні дослідження показують, що діапауза є одним із ключових механізмів формування *унівольтинних* і *семівольтинних* життєвих циклів. Навіть види, потенційно здатні утворювати декілька генерацій на рік, можуть переходити до одногенераційного розвитку під впливом фотоперіоду та температури. Така стратегія підвищує виживання популяції в умовах сезонної нестабільності та розглядається як прояв еволюційної стратегії bet-hedging - «розподілу ризику» між поколіннями [65].

Біологічне значення діапаузи полягає у:

- переживанні несприятливих сезонів (зими або літньої посухи);
- синхронізації розвитку із фенологією кормових рослин;
- регуляції кількості генерацій протягом року;
- підвищенні холодо- та посухостійкості;
- підтриманні стабільності популяцій у мінливих кліматичних умовах.

Типи діапаузи та фактори її індукції. За механізмом виникнення діапаузу поділяють на *облігатну* та *факультативну.*

Облігатна діапауза є обов'язковою складовою життєвого циклу виду й виникає незалежно від умов середовища. Вона характерна переважно для моновольтинних видів, життєвий цикл яких жорстко синхронізований із сезонами [64].

Факультативна діапауза формується лише за наявності певних екологічних сигналів. Найважливішим індукуючим фактором є фотоперіод, тоді

як температура, вологість, якість корму та щільність популяції модифікують інтенсивність відповіді.

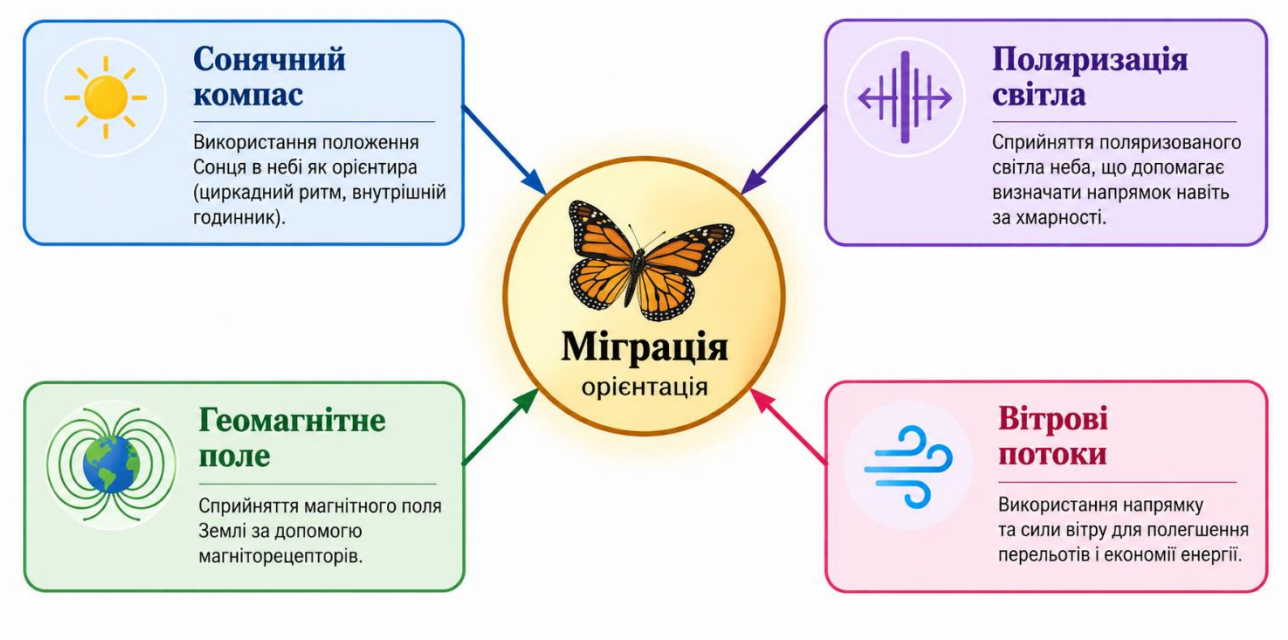


Рисунок 1.27. Основні фактори індукції діапаузи (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT))

Експериментальні роботи останніх років підтверджують, що мігруючі метелики та бабки використовують сонячний компас, який синхронізується циркадним годинником. Додатковими орієнтирами слугують поляризоване світло неба, геомагнітне поле та напрямок повітряних потоків [65].

Таблиця 1. 12. Класифікація міграцій комах за дальністю переміщення виділяють

Тип міграції	**Відстань**	**Приклад**
Локальна	До 10 км	Сонечка (Coccinellidae)
Регіональна	10–200 км	Бабки (Aeshnidae)
Далекомагістральна	Понад 500 км	Метелик-монарх (*Danaus plexippus*)

Для більшості українських мігруючих видів характерні регіональні сезонні міграції, пов’язані з переміщенням між місцями літнього розвитку та зимівлі.

Одним із найкраще досліджених мігруючих видів є будяковий метелик (*Vanessa cardui*), який регулярно трапляється на території України. Цей вид здійснює багатогенераційні міграції між Північною Африкою, Середземномор’ям і Європою. Загальна протяжність міграційного циклу може перевищувати 10 000 км, причому жодна окрема особина не долає весь маршрут – його завершують кілька послідовних поколінь.

У фауні України також відзначаються міграційні перельоти білана глодового (*Aporia crataegi*) та бражника берізкового (*Agrius convolvuli*), які

з’являються у великій кількості після переміщення теплих повітряних мас із південних регіонів.

Бабки належать до найефективніших літаючих хижаків серед комах. Для України характерні сезонні міграції бабки осінньої (*Aeshna mixta*) та окремих видів роду *Sympetrum*. Особливо цікавою є *Pantala flavescens*, яка вважається рекордсменом серед комах за дальністю міграцій. Її багатопоколінний маршрут між Африкою, Індією та Азією перевищує 15 000 км і пов’язаний із сезонною циркуляцією мусонів.

Міграції саранових є класичним прикладом екологічної пластичності. За низької щільності популяції перелітна сарана (*Locusta migratoria*) веде поодинокий спосіб життя. Проте збільшення чисельності викликає фазову трансформацію, що супроводжується зміною забарвлення, морфології, поведінки та формуванням міграційних зграй.

Сучасні молекулярні дослідження демонструють, що перехід між солітарною і грегарною фазами регулюється комплексом нейромедіаторів, гормонів і генетичних мереж, які змінюють розподіл енергетичних ресурсів між репродукцією та тривалим польотом.

Серед двокрилих важливими мігрантами є журчалки (Syrphidae), зокрема *Episyrphus balteatus*, які щорічно заселяють агроценози України та відіграють важливу роль у біологічному контролі попелиць. Крилаті форми попелиць (*Aphididae*) здійснюють масові регіональні перельоти між первинними й вторинними рослинами-господарями, забезпечуючи швидке заселення посівів зернових і овочевих культур [66].

Діапауза і міграція є взаємодоповнювальними механізмами сезонної адаптації комах, які забезпечують збереження популяцій в умовах циклічної зміни кліматичних факторів. Діапауза ґрунтується на нейроендокринній регуляції фізіологічного спокою та дозволяє переживати несприятливі періоди року, тоді як міграція забезпечує просторове переміщення до територій із оптимальними умовами розвитку. Для ентомофауни України характерні різноманітні стратегії зимівлі, фотоперіодичної регуляції та сезонних міграцій, що визначають фенологію видів, їх екологічну пластичність і практичне значення в природних та агроекосистемах.

1.7.3. Захисні пристосування комах

Захисні пристосування є комплексом морфологічних, фізіологічних, хімічних і поведінкових адаптацій, що сформувалися в процесі еволюції під дією природного добору. Їх основною функцією є зменшення ймовірності виявлення, нападу або успішного поїдання комах хижаками та паразитоїдами. Сучасні ентомологічні дослідження показують, що найпоширенішими первинними захисними стратегіями є крипсис (маскування), апосематизм і хімічний захист, тоді як серед вторинних переважають втеча, деіматична поведінка та активна оборона [65].

Морфологічні захисні адаптації. Морфологічні адаптації охоплюють особливості будови тіла, які знижують ризик ушкодження або ускладнюють

захоплення комахи хижаком. До них належать потовщена кутикула, шипи, вирости екзоскелета, захисне опушення, а також спеціалізована форма тіла.

У представників родини *Carabidae* spp. добре розвинений міцний хітиновий покрив, який підвищує стійкість до механічних ушкоджень. Личинки золотоочок (*Chrysoperla carnea*) використовують покрив із рослинних решток і залишків здобичі, утворюючи своєрідний маскувальний «щит», що одночасно виконує захисну й криптичну функцію [64].

Маскування та криптичне забарвлення. **Крипсис (crypsis)** – це адаптація, за якої забарвлення, форма або текстура тіла максимально відповідають фону навколишнього середовища, роблячи комаху малопомітною для хижаків. Ефективність крипсису залежить не лише від пігментації, а й від вибору субстрату, положення тіла та часу активності.

Серед видів комах типовим прикладом є паличник звичайний (*Bacillus rossius*), який за формою тіла нагадує суху гілочку. Гусениці багатьох п'ядунів (*Geometridae* spp.) також імітують тонкі пагони рослин, а личинки деяких совок (*Noctuidae*) набувають кольору кори дерев або листкової підстилки.

Мімікрія (mimicry) – це еволюційно сформоване наслідування зовнішнього вигляду, забарвлення або поведінки іншого організму чи предмета з метою підвищення виживання. В ентомології найбільше значення мають бейтсівська та мюллерівська мімікрія.

За бейтсівської мімікрії нешкідливий вид наслідує небезпечний або отруйний організм. Наприклад, муха-журчалка (*Episyrphus balteatus*), поширена в агроценозах України, за жовто-чорним забарвленням нагадує ос родини *Vespidae* spp., хоча не має жала. *Мюллерівська мімікрія* характерна для кількох токсичних видів, які мають подібне попереджувальне забарвлення й таким чином посилюють навчальний ефект для хижаків.

Апосематизм (aposematism) – це яскраве контрастне забарвлення, яке сигналізує потенційним хижакам про токсичність, неприємний смак або наявність ефективних засобів захисту. Найчастіше поєднуються червоні, жовті, помаранчеві та чорні кольори, що добре сприймаються хребетними хижаками.

Класичним прикладом є сонечко семикрапкове (*Coccinella septempunctata*), гемолімфа якого містить алкалоїди, а червоно-чорне забарвлення попереджає про його неїстівність. Подібну функцію виконують жовто-чорні смуги у багатьох ос (*Vespula germanica*) та джмелів (*Bombus terrestris*) [65].

Хімічний та механічний захист. Хімічний захист реалізується шляхом синтезу або накопичення токсичних, подразнювальних чи відлякувальних речовин, які виділяються спеціалізованими екзокринними залозами. Найпоширенішими компонентами є алкалоїди, терпеноїди, фенольні сполуки, органічні кислоти та хінони.

У жуків-турунів (*Carabus* spp.) захисні залози виділяють їдкий секрет, який відлякує дрібних ссавців і птахів. Особливо відомими є жуки-бомбардири (*Carabidae* spp.), здатні викидати струмінь гарячої суміші бензохінонів, температура якої наближається до 100 °C. Механічний захист проявляється у

використанні шипів, колючих щетинок і твердого екзоскелета, що ускладнює захоплення комахи хижаком.

Поведінкові способи уникнення хижаків. Поведінкові адаптації дозволяють комахам уникати контакту з ворогом без значних енергетичних витрат. До найпоширеніших належать танатоз (thanatosis), швидка втеча, завмирання, агрегація та деіматична поведінка.

Танатоз полягає в імітації стану загибелі й добре виражений у довгоносиків (*Curculionidae* spp.), які після дотику падають на ґрунт і тривалий час залишаються нерухомими. У денного павичевого ока (*Aglais io*) під час раптової небезпеки миттєво розкриваються крила з великими «очними» плямами, що є прикладом деіматичної демонстрації – короткочасного залякування хижака [66].

Захисні пристосування суттєво підвищують індивідуальну виживаність, зменшують прес хижаків і паразитоїдів та сприяють підтриманню стабільності популяцій. Водночас вони є важливим чинником коеволюції систем «хижа–жертва», оскільки вдосконалення захисних механізмів комах супроводжується розвитком ефективніших стратегій пошуку здобичі у природних ворогів. Для агроекосистем України це має практичне значення, оскільки захисні адаптації впливають на ефективність ентомофагів і визначають особливості біологічного контролю чисельності шкідників.

Питання для обговорення та самоперевірки:

1. Що таке екологічна пластичність комах і які ознаки належать до проявів фенотипової пластичності?

2. Якими механізмами комахи адаптуються до сезонних змін температури, вологості та фотоперіоду? Наведіть приклади видів.

3. Чому діапауза вважається головним механізмом сезонної адаптації комах і чим вона відрізняється від холодового заціпеніння?

4. Дайте визначення діапаузи та поясніть, чим вона відрізняється від холодового заціпеніння і гіпобіозу.

5. Які існують типи діапаузи та які абіотичні фактори індукують її виникнення у комах?

6. Що таке міграція комах, які її основні причини та які типи міграцій виділяють за дальністю переміщення?

7. Які механізми орієнтації використовують мігруючі комахи під час сезонних перельотів?

8. Наведіть приклади сезонних міграцій метеликів, бабок, саранових або двокрилих та поясніть їх екологічне значення.

9. Які основні морфологічні, хімічні та поведінкові захисні адаптації сформувалися у комах у процесі еволюції? Наведіть приклади.

10. Поясніть відмінності між крипсисом, мімікрією та апосематизмом. Яке біологічне значення має кожна з цих стратегій?

11. Як захисні пристосування комах впливають на виживання особин, регуляцію чисельності популяцій та взаємовідносини у системі «хижак–жертва»?

Тема 1.8. Популяційна екологія комах: структура, динаміка чисельності та механізми регуляції популяцій в природних і агроекосистемах

1.8.1. Структура та організація популяцій комах

Популяція – це сукупність особин одного виду, які тривалий час населяють певну територію, вільно схрещуються між собою, мають спільний генофонд і функціонують як відносно самостійна демографічна та еволюційна система. У популяційній екології саме популяція, а не окрема особина, є основною одиницею аналізу, оскільки її структура та зміни визначають стійкість виду, адаптивний потенціал і здатність до освоєння нових біотопів.

Популяції комах характеризуються надзвичайно високою динамічністю. Завдяки короткому життєвому циклу, значній плодючості та швидкій зміні поколінь їх чисельність може змінюватися в десятки й навіть сотні разів протягом одного сезону. Особливо це властиво фітофагам агроекосистем, зокрема попелицям (*Aphididae* spp.), трипсам (*Thripidae* spp.) та білокрилкам (*Aleyrodidae* spp.), які здатні швидко колонізувати кормові рослини за сприятливих умов.

До основних екологічних характеристик популяції належать:

- **чисельність** – загальна кількість особин;
- **щільність** – кількість особин на одиницю площі або об’єму;
- **народжуваність** – інтенсивність утворення нових особин;
- **смертність** – частка особин, що елімінується протягом певного часу;
- **дисперсія** – переміщення особин між локальними угрупованнями;
- **генетична структура** – співвідношення генотипів і рівень генетичного різноманіття [67].

У природних екосистемах популяції часто існують не ізольовано, а у вигляді метапопуляцій – систем локальних субпопуляцій, між якими відбувається обмін особинами. Така просторова організація характерна для багатьох денних метеликів, джмелів та жуків, що населяють фрагментовані ландшафти Полісся й Лісостепу України. Міграція між окремими локалітетами компенсує локальні вимирання та підтримує генетичну цілісність виду.

Просторова, вікова й статева структура популяцій. Структура популяції визначає розподіл особин за простором, віком і статтю та безпосередньо впливає на темпи росту чисельності й адаптивні можливості виду. У ентомології розрізняють просторову, вікову та статеву структуру популяцій, які є взаємопов’язаними компонентами популяційної організації.

Просторова структура характеризує закономірності розміщення особин у межах ареалу або біотопу. *Залежно від характеру використання ресурсів виділяють три основні типи розподілу [67]*:

- **Випадковий** – особини розміщені хаотично; трапляється рідко, переважно у видів із рівномірним розподілом ресурсів.
- **Рівномірний** – формується за наявності територіальної поведінки або конкуренції; характерний для окремих хижих жуків родини *Carabidae* spp.

➢ **Агрегований (груповий)** – найбільш поширений тип, за якого особини концентруються навколо кормових рослин, місць зимівлі або розмноження. Саме агрегований розподіл властивий колоніям попелиць, личинкам американського білого метелика (*Hyphantria cunea*) та багатьом листогризучим лускокрилим.



Рисунок 1.28. Схеми просторової структури популяцій комах (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT))

У польових агроценозах України колонії чорної бобової попелиці (*Aphis fabae*) формують локальні скупчення на молодих пагонах, тоді як сонечко семикрапкове (*Coccinella septempunctata*) концентрується саме в місцях максимальної щільності попелиць, що демонструє взаємозв'язок просторової структури популяцій фітофага та ентомофага.



Рисунок 1.29. Стадії розвитку та вікова структура комах (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT))

Вікова структура популяції. Вікова структура відображає співвідношення особин різних стадій онтогенезу: яйця, личинки, лялечки та імаго. Для комах із повним перетворенням (*Holometabola*) саме вікова структура визначає інтенсивність майбутнього відтворення популяції [66, 67].

У популяціях травневого хруща (*Melolontha melolontha*) переважають личинки, оскільки їх розвиток триває 3 – 4 роки, тоді як імагінальна стадія існує лише кілька тижнів. Натомість у медоносної бджоли (*Apis mellifera*) одночасно присутні всі вікові групи, що забезпечує безперервне функціонування колонії.

Співвідношення вікових груп дозволяє оцінити перспективи розвитку популяції:

- **прогресивна популяція** – переважають молоді стадії;
- **стабільна** – усі вікові групи представлені рівномірно;
- **регресивна** – домінують старші особини, а молодих стадій мало [67].

Такі показники широко використовують під час прогнозування чисельності шкідників у системах інтегрованого захисту рослин.

Статева структура характеризує співвідношення самців і самиць у популяції. У більшості комах співвідношення наближається до 1:1, однак у багатьох групах воно може істотно змінюватися залежно від типу розмноження.

У попелиць (*Aphididae* spp.) протягом весни та літа популяція майже повністю складається з партеногенетичних самиць, тоді як статеві особини з'являються лише восени. У перетинчастокрилих (*Hymenoptera* spp.) діє гаплодиплоїдна система визначення статі: самки розвиваються із запліднених яєць і є диплоїдними, а самці – із незапліднених яєць та мають гаплоїдний набір хромосом. Така система характерна для бджіл, джмелів, мурах і багатьох паразитоїдів та забезпечує високу адаптивність соціальних популяцій.

Генетична різноманітність є фундаментальною властивістю популяції, що визначає її еволюційний потенціал, адаптивність і стійкість до змін довкілля. Вона формується внаслідок мутацій, рекомбінації, міграції особин та природного добору й проявляється у різноманітності генотипів усередині популяції.

У сучасній популяційній ентомології особливу увагу приділяють потоку генів (gene flow) – обміну алелями між локальними популяціями внаслідок дисперсії особин. Високий рівень міграції підтримує генетичну однорідність виду, тоді як ізоляція сприяє формуванню локальних екотипів та адаптації до специфічних умов середовища.

Прикладом високої генетичної мінливості є колорадський жук (*Leptinotarsa decemlineata*), популяції якого характеризуються значною адаптивною здатністю до інсектицидного навантаження. Завдяки великій чисельності, високій плодючості та інтенсивному потоку генів цей вид швидко формує резистентні популяції в різних регіонах України.

На противагу цьому, ізольовані популяції рідкісних денних метеликів, зокрема представників родини *Nymphalidae* spp., що мешкають у фрагментованих лучних біотопах, характеризуються нижчим рівнем генетичного різноманіття. Це зменшує їхню здатність адаптуватися до змін клімату та антропогенної трансформації середовища.

Генетична різноманітність тісно пов'язана з **екологічною пластичністю** популяції – здатністю різних генотипів реалізовувати широкий спектр фенотипових реакцій у відповідь на зміну екологічних факторів. Саме поєднання генетичної мінливості та фенотипової пластичності забезпечує довготривалу стабільність популяцій комах у природних і агроекосистемах [67].

Структура популяції комах є багаторівневою системою, що охоплює просторову, вікову, статеву та генетичну організацію особин. Її параметри безпосередньо визначають інтенсивність розмноження, рівень виживання, дисперсію та адаптивний потенціал виду. Для ентомофауни України характерне широке різноманіття типів популяційної організації – від агрегованих колоній попелиць до соціальних популяцій перетинчастокрилих і метапопуляцій денних метеликів, що відображає високу екологічну пластичність комах у різних природних зонах.

1.8.2. Динаміка чисельності та фактори смертності комах

Динаміка чисельності є однією з центральних категорій популяційної ентомології, оскільки характеризує закономірні зміни чисельності та щільності популяції в просторі і часі. Чисельність ентомопопуляції формується під впливом співвідношення плодючості, смертності, міграції, а їхнє співвідношення визначає напрямок зміни популяційного угруповання – зростання, стабілізацію або скорочення. У найпростішому вигляді чисельність наступного покоління можна розглядати як результат додавання нових особин, втрат через смертність та змін, пов'язаних із переміщенням особин між популяціями [68].

Для ентомологічних досліджень важливим є розмежування абсолютної чисельності, щільності популяції та відносної чисельності. Абсолютна чисельність характеризує загальну кількість особин певного виду на визначеній території, тоді як щільність відображає кількість особин на одиницю площі або об'єму середовища. Відносна чисельність використовується переважно під час моніторингу, коли визначають кількість особин за одиницю часу вилову, кількістю пасток, облікових маршрутів або іншого стандартизованого зусилля. Саме показники щільності та її зміни дозволяють виявляти фази наростання або депресії популяції.

Відродження у комах визначається здатністю популяції продукувати нових особин протягом певного проміжку часу. Її кількісними характеристиками є плодючість самиць, кількість відкладених яєць, частка запліднених яєць та перехід потомства на наступні стадії онтогенезу. Однак потенційна яйцепродукція самиці не є тотожною фактичному приросту популяції, оскільки між стадіями яйце → личинка → лялечка → імаго відбувається значна елімінація особин.

Важливою характеристикою популяції є *репродуктивний потенціал*, тобто потенційна здатність популяції до відтворення за певних умов. Він залежить від вікової та статевої структури популяції, співвідношення самиць і самців, віку статевозрілих особин, кількості генерацій протягом року та тривалості репродуктивного періоду. Особливе значення має нетто-коефіцієнт відтворення, який характеризує середню кількість дочірніх самиць, що припадає

на одну самицю протягом її репродуктивного циклу. Якщо цей показник перевищує одиницю, популяція за інших рівних умов має потенціал до зростання.

Реалізація репродуктивного потенціалу істотно залежить від структури життєвого циклу. У видів із кількома генераціями протягом року зміни чисельності можуть відбуватися значно швидше, ніж у моноциклічних видів. Наприклад, попелиця зелена яблунева (*Aphis pomi*) за сприятливих умов здатна швидко збільшувати чисельність завдяки партеногенетичному розмноженню та чергуванню поколінь. Натомість у видів із тривалим розвитком і однією генерацією на рік зміни чисельності відбуваються повільніше.

Не менш важливим демографічним показником є смертність. В ентомології доцільно аналізувати не лише загальний рівень смертності, а й вікову або стадійну структуру смертності. Найбільш уразливими можуть бути певні фази онтогенезу, причому фактор, що визначає основні втрати чисельності, не обов'язково діє однаково на яйця, личинок, лялечок та імаго. Саме тому для популяційного аналізу використовують таблиці виживання (life tables), у яких простежують послідовне зменшення чисельності когорти на різних стадіях розвитку.

Особливе значення має поняття ключового фактора смертності – процесу, який спричиняє найбільш суттєві зміни чисельності певної генерації. Його визначення дає можливість встановити, на якій стадії онтогенезу відбуваються основні втрати. Наприклад, у фітофагів критичною може виявитися виживаність личинок, тоді як у видів із ґрунтовими лялечками визначальними можуть бути втрати саме на преімагінальній стадії.

Водночас смертність не слід розглядати виключно як пряме знищення особин. Важливе значення мають сублетальні ефекти, за яких особина виживає, але втрачає частину репродуктивного потенціалу, затримує розвиток або зменшує кількість потомства. Тому сучасний популяційний аналіз дедалі більше орієнтується не тільки на показник смертності, а на сукупність vital rates – демографічних параметрів виживання, розвитку та репродукції, які спільно визначають темпи росту популяції [68].

У популяціях комах смертність може мати преімагінальний та імагінальний характер. На стадіях яйця, личинки або німфи втрати особин безпосередньо визначають кількість особин, які досягнуть статевозрілого стану. Для голометабольних комах особливо важливим є співвідношення виживання окремих стадій, оскільки навіть за високої плодючості імаго чисельність дорослої частини популяції може залишатися низькою через високу смертність личинок або лялечок.

У структурі популяційної регуляції розрізняють щільнісно-залежні та щільнісно-незалежні процеси. Перші змінюють інтенсивність залежно від щільності популяції та можуть формувати механізм негативного зворотного зв'язку. За високої щільності посилюється внутрішньопопуляційна конкуренція, зростають втрати на окремих стадіях розвитку, а репродуктивна продуктивність

окремих самиць може знижуватися. Такі механізми здатні обмежувати надмірне зростання популяції.

Характерним прикладом є совка *Spodoptera litura*, у якої підвищення щільності личинок може супроводжуватися змінами росту, розвитку та показників життєздатності. Подібні щільнісно-залежні ефекти особливо характерні для личинкових стадій голометаболних комах, оскільки саме личинка є основною трофічно активною стадією, яка безпосередньо використовує ресурси для росту. Сучасні дослідження показують, що щільність личинок може впливати не лише на їхню виживаність, але й на розміри тіла, тривалість розвитку та подальші репродуктивні характеристики імаго.

У деяких видів висока щільність популяції здатна спричиняти фазову мінливість (фазовий поліморфізм). Найвідомішим прикладом є перелітна сарана (*Locusta migratoria*) та споріднені види, у яких зміна щільності угруповання супроводжується комплексом морфологічних, фізіологічних і поведінкових змін. Таким чином, щільність популяції може виступати не лише статистичною характеристикою, а й сигналом, який запускає перебудову життєвої стратегії виду.

Чисельність більшості видів комах характеризується вираженою **сезонною циклічністю**. Протягом року популяція проходить послідовні фази – від зимової депресії до весняного відновлення, наростання чисельності, досягнення максимуму та подальшого зниження. Ця динаміка тісно пов’язана з послідовністю поколінь та переходом особин між онтогенетичними стадіями.

Для полівольтинних видів характерне формування декількох піків чисельності протягом одного вегетаційного сезону. Наприклад, популяції попелиць (*Aphididae* spp.) можуть демонструвати швидке наростання чисельності протягом весняно-літнього періоду, після чого відбувається різке скорочення чисельності та формування статевого покоління. У моновольтинних видів сезонна крива чисельності зазвичай має один основний максимум, який відповідає періоду появи імаго або найбільшої чисельності личинок.

Важливою характеристикою є фенологічна структура популяції, тобто співвідношення особин різних стадій онтогенезу в певний момент. Наприклад, поява перших імаго колорадського жука (*Leptinotarsa decemlineata*) супроводжується переходом популяції від переважання зимуючих особин до активної генерації, після чого формується послідовність яйцекладок, личинкових стадій, лялечок і нового покоління імаго. Тому крива чисельності фактично є відображенням проходження популяцією життєвого циклу.

На багаторічному масштабі спостерігаються циклічні, флуктуаційні та нерегулярні зміни чисельності. Для деяких видів характерне чергування періодів депресії та масового розмноження. Особливо виражені багаторічні коливання спостерігаються у низки лісових фітофагів, зокрема непарного шовкопряда (*Lymantria dispar*) та деяких листовійок. У фазі підйому чисельність популяції може швидко збільшуватися, формуючи спалах масового розмноження, після чого відбувається її різке скорочення.

При цьому багаторічна динаміка не обов'язково має чітко регулярний період. Вона може формуватися внаслідок взаємодії вікової структури популяції, тривалості генерації, щільнісно-залежної регуляції, виживання окремих стадій та просторового переміщення особин. Саме тому сучасна популяційна ентомологія розглядає динаміку чисельності як результат взаємодії багатьох демографічних процесів, а не як просту реакцію популяції на окремий фактор.

Показовим є дослідження багаторічної динаміки совки *Abrostola asclepiadis*, у якої чисельність яєць і личинок протягом 15 років могла відрізнятися на один–два порядки. Це демонструє, що довготривалі ряди спостережень необхідні для правильного розмежування короткочасних флуктуацій та стійких тенденцій популяційної динаміки [68].

Отже, динаміка чисельності комах є результатом функціонування популяційної демографії, у якій взаємодіють наталітет, морталітет, виживання окремих онтогенетичних стадій, репродуктивний потенціал, імміграція та еміграція. Для практичної ентомології особливо важливим є встановлення того, на якій стадії життєвого циклу відбувається основне скорочення чисельності та які демографічні процеси визначають перехід популяції від фази депресії до наростання або спалаху чисельності. Такий підхід є основою прогнозування масових розмножень шкідників і розроблення ефективних систем ентомологічного моніторингу.

1.8.3. Регуляція популяцій та спалахи масового розмноження

Регуляція чисельності є складним популяційним процесом, у результаті якого чисельність ентомопопуляції підтримується в певних межах або зазнає періодичних коливань. На відміну від розгляду окремих причин смертності, у цьому випадку важливим є механізм взаємодії між щільністю популяції, природними ворогами та здатністю ентомофагів і патогенів реагувати на збільшення кількості потенційних хазяїв. Сучасні моделі популяційної ентомології показують, що регуляція чисельності може виникати внаслідок складних щільнісно-залежних зворотних зв’язків, причому вони можуть діяти із часовим запізненням [69] .

Природна регуляція ентомопопуляцій реалізується через сукупність механізмів, які перешкоджають необмеженому збільшенню чисельності. Одним із центральних є щільнісна регуляція, за якої інтенсивність процесу, що обмежує популяцію, змінюється залежно від її щільності. При збільшенні кількості особин на одиницю площі зростає ймовірність їхнього контакту з природними ворогами, а також посилюється дія внутрішньопопуляційних механізмів регуляції.

Особливого значення набуває негативний зворотний зв’язок. Якщо чисельність фітофага зростає, збільшується доступність його особин для хижаків і паразитоїдів. У результаті смертність фітофага може підвищуватися, що зменшує кількість особин наступних генерацій. Після скорочення чисельності господаря або жертви, своєю чергою, зменшується доступність кормового ресурсу для ентомофагів, що може призводити до подальшого зниження їхньої

чисельності. Таким чином формується трофічний регуляторний контур «фітофаг – природний ворог» [69].

Однак така регуляція не завжди є миттєвою. Між збільшенням чисельності комахи-фітофага та відповідним зростанням чисельності його природних ворогів може існувати часовий лаг. Він пов'язаний із тривалістю розвитку ентомофага, пошуком хазяїна, формуванням наступної генерації та накопиченням інфекційного потенціалу патогенів. Саме такі запізнілі взаємодії можуть спричиняти не плавне підтримання чисельності, а її циклічні коливання.

Важливим регуляторним механізмом є також просторова неоднорідність популяції. Ентомопопуляція рідко розподілена рівномірно: вона складається з локальних скупчень, або плям заселення, між якими відбувається дисперсія. Для паразитоїдів значення має не тільки загальна чисельність хазяїна, але й просторова концентрація його особин. Імовірність знаходження хазяїна паразитоїдом змінюється залежно від масштабу просторової організації популяції.

Регуляторні механізми можуть змінюватися і залежно від функціональної структури угруповання. Наприклад, хижі клопи, жуки, личинки сітчастокрилих, паразитичні перетинчастокрилі та двокрилі формують різні рівні трофічного контролю. Крім того, самі ентомофаги можуть бути об'єктами гіперпаразитизму та вторинного хижацтва, що послаблює їхній регуляторний вплив на популяцію фітофага. Отже, природна регуляція не є однолінійною системою, а формується мережею взаємопов'язаних трофічних зв'язків.

Роль ентомофагів, паразитоїдів і патогенів у контролі популяцій. Важливе місце в регуляції чисельності займають **ентомофаги** – організми, які використовують комах як кормовий ресурс або господаря. Серед них особливу роль відіграють **хижі** комахи та **паразитоїди**. На відміну від типових паразитів, паразитоїд у процесі свого онтогенезу зазвичай розвивається за рахунок одного хазяїна, зрештою спричиняючи його загибель. До найважливіших груп належать представники *Hymenoptera* spp. та *Diptera* spp [69].

Характерним прикладом є паразитоїд *Cotesia glomerata*, личинки якого розвиваються в гусеницях білана жилкуватого. Після завершення внутрішнього розвитку личинки паразитоїда залишають тіло хазяїна, спричиняючи його загибель або різке зниження життєздатності. Іншим прикладом є *Trichogramma* spp., представники яких паразитують переважно в яйцях лускокрилих. Завдяки цьому вони можуть впливати на чисельність шкідника ще до появи фітофагової личинки.

Хижаки, своєю чергою, можуть знищувати значну кількість особин різних онтогенетичних стадій. Наприклад, *Coccinellidae* spp.живляться попелицями, кокцид та інших дрібних *Sternorrhyncha* spp., а личинки *Chrysopidae* spp. активно знищують попелиць і молодші личинкові стадії інших фітофагів. Важливо, що регуляторна роль хижаків визначається не тільки кількістю спожитих жертв, а й функціональною відповіддю – зміною інтенсивності споживання залежно від щільності жертви.

Окрему групу становлять ентомопатогени – віруси, бактерії, гриби та нематоди, здатні спричиняти захворювання і загибель комах. Підвищення щільності популяції може полегшувати горизонтальну передачу інфекційних агентів через збільшення частоти контактів між особинами. Особливо важливими є ентомопатогенні гриби, серед яких представники родів *Beauveria* spp. та *Metarhizium* spp. За результатами сучасного огляду польових досліджень, ентомопатогенні гриби виявляються в широкого кола видів комах і можуть бути одним із компонентів природної смертності популяцій, хоча їхній внесок у польових умовах часто поступається впливу хижаків і паразитоїдів.

Суттєву роль можуть відігравати й ентомопатогенні віруси, зокрема бакуловіруси. Показовим є використання нуклеополіедровірусів проти личинок деяких лускокрилих. Наприклад, вірусні інфекції здатні спричиняти масову загибель личинок *Spodoptera* spp.та інших фітофагів. У такому випадку патоген може швидко поширюватися в щільному угрупованні, після чого чисельність хазяїна різко зменшується.

Таким чином, ентомофаги та патогени виконують не лише функцію безпосереднього знищення окремих особин. Вони можуть змінювати темпи росту популяції, вікову структуру, виживання окремих стадій та репродуктивний внесок наступної генерації, формуючи механізм природного контролю.

Причини та закономірності спалахів масового розмноження комах. Спалах масового розмноження – це період різкого, часто багаторазового збільшення чисельності популяції, унаслідок якого вид може переходити від відносно низької фонової чисельності до рівня, за якого істотно змінюється його вплив на рослинні угруповання, лісові або агроценози. У лісовій ентомології такі явища особливо характерні для низки листогризучих та хвоєгризучих фітофагів. Сучасні дослідження показують, що спалахи можуть бути результатом нелінійної взаємодії темпів росту популяції, запізнілих регуляторних механізмів, просторової неоднорідності та декількох стабільних або нестабільних станів популяційної системи [69].

Однією з передумов спалаху є перехід популяції через критичний поріг чисельності. На низькій щільності природні вороги можуть ефективно стримувати збільшення чисельності. Проте за певних умов швидкість відтворення фітофага тимчасово перевищує сумарний регуляторний вплив, унаслідок чого виникає фаза експоненційного або близького до нього наростання.

Важливим поняттям є градація чисельності – послідовна зміна стану популяції від депресивної фази через наростання до кульмінації та подальшого спаду. Особливо характерною така динаміка є для екосистем лісу. Наприклад, непарний шовкопряд *(Lymantria dispar*) за певних умов може переходити від локальної низької чисельності до формування великих осередків масового розмноження. Під час кульмінаційної фази личинки здатні спричиняти значне пошкодження листкового апарату дерев.

Іншим прикладом є сосновий шовкопряд (*Dendrolimus pini*), популяції якого за певних умов можуть формувати осередки підвищеної чисельності в

соснових насадженнях. Для таких видів характерним є не лише збільшення кількості особин, а й просторове розширення осередку, тобто поширення популяційної хвилі на сусідні ділянки.

Для деяких прямокрилих, зокрема перелітної сарани (*Locusta migratoria*), масове збільшення чисельності супроводжується змінами фенотипу та поведінки. За високої щільності виникає фазовий поліморфізм, у межах якого змінюються морфологічні ознаки, локомоторна активність і схильність до формування скупчень. У результаті локальна популяція може переходити до гетерогенного або стадного стану, що сприяє просторовому розселенню.

Причиною переходу до фази масового розмноження може бути також порушення природної трофічної мережі. Зменшення чисельності ентомофагів або порушення їхнього контакту з популяцією фітофага здатне послабити механізми регуляції. Саме тому антропогенна трансформація екосистем іноді змінює не абсолютну чисельність окремого виду безпосередньо, а структуру взаємодій, унаслідок чого популяція отримує можливість перейти до фази наростання [68, 69].

Отже, спалах масового розмноження не є наслідком одного ізольованого чинника. Це популяційний процес, що виникає внаслідок порушення співвідношення між репродуктивним потенціалом та регуляторними механізмами, причому значення мають часові запізнення, просторова структура популяції, ефективність ентомофагів, паразитоїдів і патогенів та нелінійність взаємодій. Саме тому прогнозування спалахів у сучасній ентомології базується на тривалому моніторингу популяцій, аналізі їхньої вікової структури, щільності та просторової організації.

Питання для обговорення та самоперевірки:

1. Які основні регуляційні процеси визначають динаміку чисельності ентомопопуляцій?

2. Що таке наталітет, морталітет і репродуктивний потенціал популяції комах та як вони взаємопов'язані?

3. Що таке ключовий фактор смертності та яке його значення для регуляції чисельності комах на різних стадіях онтогенезу?

4. Яку роль відіграють ентомофаги, паразитоїди та ентомопатогени у природній регуляції чисельності комах? Наведіть приклади конкретних видів.

5. Що таке щільнісно-залежна регуляція та як механізм негативного зворотного зв'язку впливає на чисельність ентомопопуляції?

6. Що називають спалахом масового розмноження комах і які основні механізми можуть спричинити перехід популяції до фази масового розмноження?

7. Що таке градація чисельності комах та які основні фази проходить популяція під час спалаху масового розмноження? Наведіть приклади видів, для яких характерна така динаміка.

Тема 1.9. Комахи в екосистемах: трофічні взаємозв'язки, екосистемні функції та біологічна роль у природних і агроекосистемах

1.9.1 Трофічна роль комах у функціонуванні екосистем

У класичному розумінні ***трофічний ланцюг*** – це послідовність організмів, через яку відбувається передача речовини та енергії від продуцентів до консументів і редуцентів. Проте в реальних екосистемах взаємовідносини між організмами мають значно складніший характер і формують трофічні мережі (food webs), у яких один вид може одночасно бути споживачем кількох ресурсів і слугувати кормовим об'єктом для багатьох інших організмів. Саме комахи є одним із центральних елементів цих мереж завдяки величезному видовому різноманіттю та широкому спектру екологічних ніш [70].

На відміну від простих лінійних моделей, сучасна трофічна екологія описує екосистеми як багаторівневі мережі взаємодій, у яких комахи поєднують декілька трофічних рівнів. Наприклад, гусінь білана капустяного (*Pieris brassicae*) є консументом першого порядку, водночас слугуючи живителем для паразитичних перетинчастокрилих (*Cotesia glomerata*) та здобиччю для комахоїдних птахів. Таким чином одна й та сама популяція інтегрується одночасно у декілька ланок харчової мережі.



Рисунок 1.30. Комахи як структурні елементи трофічної мережі (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT))

У природних біоценозах України найбільш складні трофічні мережі формуються в лісових та лучних екосистемах, де одночасно взаємодіють сотні видів комах. Наприклад, у дубових насадженнях листогризучі лускокрилі, деревинні ксилофаги, хижі туруни, паразитоїди та детритофаги утворюють багаторівневу систему, яка забезпечує безперервний потік енергії між живою та мертвою органічною речовиною.

Важливою особливістю трофічних мереж є функціональна взаємозамінність видів. Якщо чисельність одного виду зменшується, його екологічну нішу частково можуть займати близькі за трофічною спеціалізацією

організми. Саме така надлишковість підвищує екологічну стійкість екосистем і знижує ризик порушення кругообігу речовин.

Трофічні зв'язки в агроекосистемах

В агроценозах трофічні мережі мають спрощену структуру через домінування однієї або кількох культурних рослин. Це призводить до зростання ролі окремих видів комах у функціонуванні екосистеми. Наприклад, у посівах пшениці озимої популяції злакових попелиць (Sitobion avenae, Rhopalosiphum padi) стають центральною ланкою трофічної мережі, оскільки є кормом для сонечок, журчалок, золотоочок, павуків та численних паразитичних ос. Втрата будь-якої з цих груп змінює інтенсивність природної регуляції чисельності шкідників і впливає на стабільність агроекосистеми.

Потоки енергії та кругообіг речовин за участю комах. Однією з фундаментальних функцій комах є участь у біологічному потоці енергії – процесі послідовного перенесення хімічної енергії між трофічними рівнями екосистеми. Джерелом енергії є сонячне випромінювання, яке акумулюється продуцентами під час фотосинтезу, після чого через комах передається до вищих консументів і редуцентів [70].



Рисунок 1.31. Передача енергії в екосистемі (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT))

На кожному етапі значна частина енергії витрачається на дихання, рух, ріст і підтримання життєдіяльності, тому лише невелика її частина переходить до наступного трофічного рівня. Комахи відіграють винятково важливу роль саме як проміжні трансформатори енергії, оскільки перетворюють рослинну біомасу на високоенергетичний тваринний білок, доступний для птахів, амфібій, рептилій і дрібних ссавців.

Особливо велике значення це має для лучних екосистем України. У період масового розвитку коників (*Tettigoniidae* spp.), саранових (*Acrididae* spp.) та цикадок (*Cicadellidae* spp.) формується значна частина кормової бази комахоїдних птахів, зокрема жайворонків, трясогузок і шпаків. Таким чином комахи забезпечують вертикальну передачу енергії від рослинного покриву до хребетних консументів.

Комахи у кругообігу органічної речовин. Окрім передачі енергії, комахи істотно впливають на біогеохімічний кругообіг речовин, прискорюючи механічне подрібнення рослинних і тваринних решток. На відміну від мікроорганізмів, які здійснюють переважно біохімічну мінералізацію, комахи виконують функцію біологічної фрагментації субстрату, збільшуючи площу поверхні для дії бактерій і грибів [70].

У лісових екосистемах України значну роль у цьому процесі відіграють:

- жуки-гнойовики (*Geotrupes stercorarius*);
- мертвоїди (*Silphidae* spp.);
- личинки двокрилих (*Calliphoridae* spp.);
- термітоїдні таргани родини Blattidae у теплих біотопах.

Завдяки їхній діяльності прискорюється руйнування детриту, зменшується накопичення органічних решток і відбувається швидше повернення азоту, фосфору та вуглецю до ґрунтового середовища.

Роль комах у кругообігу вуглецю й азоту. Сучасні екологічні дослідження показують, що комахи не лише переміщують органічну речовину між трофічними рівнями, а й істотно впливають на цикли вуглецю та азоту. Споживаючи рослинну біомасу, вони перетворюють складні полімери целюлози й лігніну на доступніші для мікроорганізмів сполуки. Фекалії комах характеризуються високою мікробіологічною активністю та є важливим джерелом легкодоступного органічного азоту для ґрунтової мікрофлори.

Особливо показовим прикладом є діяльність личинок чорної львинки (Hermetia illucens). Хоча цей вид природно поширений переважно у теплих регіонах, нині його активно використовують у біоконверсії органічних відходів. Личинки здатні швидко трансформувати харчові та рослинні рештки у білкову біомасу й фрас, що містить мінералізовані сполуки азоту, фосфору та калію. Цей процес розглядають як ефективний механізм повернення поживних елементів до біологічного кругообігу.

Трофічні мережі як показник стійкості екосистем. Одним із сучасних напрямів екології є дослідження стійкості трофічних мереж (food web resilience). Встановлено, що екосистеми з високим видовим різноманіттям комах характеризуються більшою кількістю альтернативних трофічних зв'язків, а тому краще витримують втрату окремих видів або кліматичні коливання. Зменшення різноманіття комах призводить до спрощення харчових мереж, ослаблення передачі енергії між рівнями та зниження ефективності кругообігу речовин.

Для природних і агроекосистем України це має особливе значення, оскільки підтримання різноманіття ентомофауни сприяє стабільності екологічних процесів, продуктивності рослинних угруповань та природному функціонуванню біогеоценозів [70].

Комахи займають центральне місце у трофічних мережах наземних екосистем, забезпечуючи передачу енергії між продуцентами, консументами та редуцентами. Їхня участь у механічному подрібненні органічної речовини, формуванні детриту та регуляції кругообігу біогенних елементів робить ентомофауну одним із ключових компонентів функціонування природних і агроекосистем. Висока різноманітність трофічних зв'язків підвищує екологічну стійкість біоценозів і підтримує безперервність біогеохімічних процесів.

1.9.2. Екологічні взаємодії комах з іншими організмами

Екологічні взаємодії комах з іншими організмами є основою функціонування природних і агроекосистем. У процесі еволюції комахи

сформували різноманітні типи міжвидових зв'язків із рослинами, мікроорганізмами та тваринами, які можуть мати взаємовигідний, нейтральний або антагоністичний характер. Сучасна екологія розглядає ці взаємодії як мультитрофічні системи, у яких зміни одного компонента впливають на інші рівні трофічної мережі. Особливе значення мають симбіотичні асоціації та хімічна комунікація між організмами, що визначають адаптивність комах до мінливих умов середовища [69].

Взаємодія комах із рослинами. Взаємовідносини між комахами і рослинами належать до найдавніших прикладів коеволюції. Протягом понад 300 млн років рослини формували механізми захисту, тоді як комахи виробляли пристосування для подолання фізичних і хімічних бар'єрів. У результаті виникли складні екологічні системи, у яких рослини виступають не лише джерелом поживних речовин, а й середовищем існування, місцем розвитку та розмноження багатьох видів комах [70].

Однією з характерних особливостей цих взаємодій є спеціалізація до рослини-господаря. Значна частина фітофагів має вузьке коло кормових рослин, що обумовлено адаптацією до їхнього хімічного складу. Наприклад, білан капустяний (*Pieris brassicae*) пов'язаний із рослинами родини *Brassicaceae* spp., тоді як колорадський жук (*Leptinotarsa decemlineata*) переважно розвивається на пасльонових культурах.

Рослини активно реагують на пошкодження комахами. Після живлення фітофагів у тканинах активуються сигнальні системи, що стимулюють синтез захисних білків, фенольних сполук, терпеноїдів та летких органічних речовин (VOCs). Ці леткі сполуки виконують подвійну функцію: вони пригнічують розвиток шкідників і водночас приваблюють природних ворогів – паразитоїдів та хижаків. Такий механізм отримав назву індукований непрямий захист рослин і є одним із найважливіших прикладів тристоронньої взаємодії «рослина–комаха–ентомофаг» [68, 70].

Симбіотичні взаємодії комах із мікроорганізмами. Одним із найбільш інтенсивно досліджуваних напрямів сучасної ентомології є вивчення мікробіому комах. Кишкові бактерії, дріжджі та інші симбіонти виконують функції, які значно розширюють фізіологічні можливості організму-хазяїна. Вони беруть участь у перетравленні їжі, синтезі незамінних амінокислот і вітамінів, детоксикації рослинних алелохімікатів, а також підвищують стійкість комах до патогенів і температурного стресу.

Класичним прикладом є попелиці (*Aphididae* spp.), які перебувають в облігатному симбіозі з бактерією *Buchnera aphidicola*. Оскільки рослинний сік бідний на незамінні амінокислоти, симбіонт забезпечує їх синтез, підтримуючи нормальний ріст і репродуктивну здатність комахи. Без цієї бактерії розвиток попелиць стає неможливим.

Не менш важливими є *факультативні симбіонти*. Наприклад, бактерія *Hamiltonella defensa* здатна підвищувати стійкість окремих популяцій попелиць до паразитичних ос шляхом синтезу токсичних білків, що демонструє роль

мікроорганізмів у формуванні екологічних взаємодій між трьома трофічними рівнями.

Сучасні молекулярні дослідження також показали, що між рослинами та комахами відбувається обмін мікробіотою. Під час живлення бактерії можуть переноситися зі слиною, екскрементами або поверхнею тіла комах на рослинні тканини, змінюючи склад філосферного та ризосферного мікробіому. У відповідь рослинні мікроорганізми впливають на харчову поведінку комах і ефективність їх розвитку, формуючи складну трипартидну систему взаємодій «рослина–комаха–мікробіом».

Взаємодія комах із тваринами. Взаємовідносини комах із тваринами охоплюють мутуалізм, коменсалізм, паразитизм і хижацтво. Ці зв'язки регулюють чисельність популяцій, підтримують біологічну рівновагу та забезпечують функціонування харчових мереж [70].

Одним із найвідоміших прикладів мутуалізму є взаємодія мурах (*Formicidae* spp.) з попелицями. Попелиці виділяють солодку падь, яка є джерелом вуглеводів для мурах, тоді як мурахи активно захищають колонії від сонечок, золотоочок і паразитичних ос. Такий тип взаємовідносин підвищує виживання обох партнерів і часто сприяє збільшенню чисельності попелиць у агроценозах.

Іншим прикладом взаємовигідних відносин є симбіоз інжирових дерев із осами-запилювачами родини *Agaonidae* spp.. Кожен вид інжиру має специфічного запилювача, а завершення життєвого циклу обох організмів можливе лише за наявності партнера, що вважається одним із найбільш вузькоспеціалізованих прикладів коеволюції.

Антагоністичні взаємодії представлені паразитизмом і хижацтвом. Паразитичні перетинчастокрилі родин *Braconidae* spp. та *Ichneumonidae* spp. відкладають яйця в тіло або на поверхню личинок інших комах. Личинки паразитоїдів розвиваються за рахунок тканин хазяїна й завершують розвиток його загибеллю. Саме тому паразитоїди займають проміжне положення між паразитами та хижаками і мають надзвичайно важливе значення у природній регуляції чисельності шкідників.

Комахи також є важливою кормовою базою для численних хребетних тварин. У період вигодовування пташенят комахоїдні птахи можуть знищувати тисячі гусениць, личинок жуків і двокрилих за добу. Таким чином формується тісний функціональний зв'язок між ентомофауною та вищими консументами екосистеми.

Коеволюція як основа екологічних взаємодій. Більшість взаємовідносин комах з іншими організмами є результатом коеволюції – взаємного еволюційного вдосконалення ознак партнерів. У процесі такого розвитку рослини формують нові захисні метаболіти, комахи – механізми їх детоксикації, а паразитоїди вдосконалюють способи пошуку хазяїв за допомогою летких хімічних сигналів. Сучасні дослідження підтверджують, що саме коеволюційні процеси лежать в основі високого біорізноманіття комах і визначають складність мультитрофічних екологічних систем [70].

Екологічні взаємодії комах із рослинами, мікроорганізмами та тваринами формують складну систему мультитрофічних зв'язків, яка забезпечує стабільність природних і агроекосистем. Симбіоз, коеволюція, хімічна комунікація та міжвидові взаємодії визначають адаптивний потенціал комах, впливають на продуктивність рослинних угруповань і підтримують біологічну рівновагу в екосистемах.

1.9.3. Екологічне значення комах у агроекосистемах

Комахи виконують комплекс екологічних функцій, які забезпечують стабільність, продуктивність і саморегуляцію природних та агроекосистем. Вони беруть участь у запиленні рослин, трансформації органічної речовини, ґрунтоутворенні, кругообігу біогенних елементів і природній регуляції чисельності інших організмів. Сучасні екологічні дослідження свідчать, що саме різноманіття ентомофауни є одним із головних показників екологічної стійкості біоценозів, а скорочення чисельності комах негативно впливає на функціонування екосистем і продуктивність сільськогосподарських культур [71].

Запилення як ключова екологічна функція комах. Ентомофільне запилення є одним із найважливіших процесів, що забезпечує статеве розмноження покритонасінних рослин. Під час мігрування на суцвіття комахи переносять пилок між тичинками та приймочками, сприяючи перехресному запиленню, формуванню насіння і плодів. Близько трьох чвертей видів квіткових рослин помірної зони хоча б частково залежать від комах-запилювачів.

Найефективнішими запилювачами є представники ряду *Hymenoptera* spp., насамперед медоносна бджола (*Apis mellifera*), джмелі (*Bombus* spp.) та поодинокі бджоли родин *Andrenidae* spp., *Megachilidae* spp. і *Halictidae* spp. Важливу роль також відіграють метелики (*Lepidoptera* spp.), журчалки (*Syrphidae* spp.) та окремі види жуків [71].

В агроекосистемах України ентомофільне запилення має вирішальне значення для вирощування соняшнику, ріпаку, гречки, яблуні, вишні, сливи, гарбузових культур та багатьох ягідників. Наприклад, джмелі характеризуються високою активністю за низьких температур і похмурої погоди, тому є незамінними запилювачами томата, лохини та конюшини.



Рисунок 1.32. Основні групи комах-запилювачів (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT)

Запилення має не лише екологічне, а й господарське значення, оскільки впливає на урожайність, якість плодів, масу насіння та генетичне різноманіття рослинних популяцій.

Розкладання органічної речовини та участь комах у ґрунтоутворенні. Іншою важливою екологічною функцією комах є детритна трансформація органічної речовини. Комахи прискорюють механічне подрібнення рослинних і тваринних решток, створюючи оптимальні умови для подальшої діяльності бактерій і грибів. У результаті прискорюється мінералізація органічних сполук і повернення поживних елементів до ґрунту.

Найбільше значення у цьому процесі мають детритофаги та копрофаги. Жуки-гнойовики (*Geotrupes stercorarius*) закопують екскременти тварин у ґрунт, збагачуючи його органічною речовиною та покращуючи аерацію. Представники родини *Silphidae* spp. беруть участь у розкладанні трупів дрібних хребетних, а личинки багатьох двокрилих активно мінералізують органічні залишки [71].



Рисунок 1.33. Участь комах у кругообігу органічної речовини (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT))

У лісових біогеоценозах діяльність ксилофагів, зокрема вусачів (*Cerambycidae* spp.) і короїдів (*Scolytinae* spp.), сприяє руйнуванню мертвої деревини, що є важливим етапом формування гумусу та відновлення кругообігу вуглецю.

Останніми роками особливу увагу приділяють личинкам чорної львинки (*Hermetia illucens*), які ефективно перетворюють харчові відходи на білкову біомасу та органічне добриво (фрас). Цей процес розглядають як перспективний напрям циркулярної біотехнології та екологічної утилізації органічних відходів.

Біологічний контроль чисельності шкідливих організмів. **Біологічний контроль** – це природне або кероване регулювання чисельності шкідливих організмів за участю їхніх природних ворогів: хижаків, паразитоїдів і ентомопатогенних мікроорганізмів. У природних екосистемах цей механізм підтримує екологічну рівновагу, а в агроценозах є основою інтегрованого захисту рослин.

Серед найбільш ефективних ентомофагів України важливе місце займають сонечка (*Coccinellidae* spp.), золотоочки (*Chrysopidae* spp.), журчалки (*Syrphidae* spp.) та паразитичні оси родин *Braconidae* spp. і *Ichneumonidae* spp. Їх

розвиток тісно пов’язаний із популяціями попелиць, білокрилок, листокруток та інших фітофагів [71].

Особливе практичне значення має трихограма (*Trichogramma evanescens*), яка паразитує яйця багатьох видів лускокрилих шкідників. Її масове розведення та випуск у посіви кукурудзи, овочевих і плодових культур широко застосовується в системах біологічного захисту рослин України.

Ефективність біологічного контролю значною мірою залежить від збереження біорізноманіття ентомофагів. Створення квіткових смуг, лісосмуг і ділянок природної рослинності підвищує чисельність корисних комах, покращуючи природне пригнічення популяцій шкідників без надмірного використання інсектицидів.

Екологічне значення комах мають комплексний характер і одночасно забезпечують продуктивність рослинних угруповань, підтримання родючості ґрунтів та стабільність трофічних мереж. У природних екосистемах вони є невід’ємною складовою біогеохімічних циклів, а в агроекосистемах визначають ефективність запилення, природної регуляції шкідників і екологічну безпеку агроландшафтів. Збереження різноманіття ентомофауни є важливою умовою підтримання екологічної рівноваги, оскільки кожна функціональна група комах виконує специфічну роль у кругообігу речовин, передачі енергії та формуванні стійких природних біоценозів.

Питання для обговорення та самоперевірки:

1. Поясніть відмінності між трофічним ланцюгом і трофічною мережею. Яку роль комахи виконують у багаторівневих трофічних взаємодіях?

2. Яким чином комахи беруть участь у потоці енергії та біогеохімічному кругообігу вуглецю й азоту? Наведіть приклади видів.

3. Чому високе видове різноманіття комах є важливим показником стійкості природних і агроекосистем?

4. Які основні екологічні функції виконують комахи у природних та агроекосистемах?

5. Яке значення мають комахи-запилювачі та ентомофаги для продуктивності сільськогосподарських культур? Наведіть приклади.

6. Яку роль відіграють комахи у розкладанні органічної речовини, ґрунтоутворенні та кругообігу біогенних елементів?

Тема 1.10. Біорізноманіття комах та сучасні екологічні виклики: глобальні зміни, антропогенний вплив і заходи збереження ентомофауни

1.10.1. Вплив глобальних змін і урбанізації на біорізноманіття комах.

Глобальні зміни довкілля та урбанізація є одними з основних чинників мінливості сучасної ентомофауни. Особливе значення мають підвищення середньої температури, зміна режиму опадів, збільшення частоти посух і температурних екстремумів, а також скорочення та фрагментація природних біотопів. Оскільки комахи є *пойкілотермними організмами*, температура безпосередньо визначає швидкість їхнього метаболізму, тривалість онтогенезу, строки линяння, статеве дозрівання та репродуктивну активність. Зміна температурного режиму може спричиняти фенологічні зсуви, зокрема ранні строки появи імаго, зміщення періодів розмноження та збільшення кількості генерацій у видів із коротким життєвим циклом. Водночас екстремальні температури та дефіцит вологи можуть перевищувати фізіологічну толерантність окремих видів і знижувати їхню виживаність. Сучасні дослідження підкреслюють, що реакція комах на кліматичні зміни є *видовоспецифічною* та залежить від термостійкості, екологічної пластичності, особливостей життєвого циклу і доступності мікрокліматичних рефугіумів [72].

Кліматичні зміни також впливають на просторову структуру популяцій. Потепління може сприяти розширенню ареалів окремих видів у напрямку вищих широт або висот, тоді як види з вузькою екологічною валентністю можуть втрачати придатні для існування території. Особливо важливим є порушення синхронності між фенологією комах та їхніх кормових організмів. Наприклад, рання поява фітофагів за підвищених температур не завжди збігається з розвитком кормових рослин, що може змінювати трофічні взаємозв'язки. Подібні зміни впливають і на ентомофагів, оскільки порушення чисельності їхніх жертв позначається на функціонуванні трофічних мереж.

Другим важливим чинником є урбанізація, яка супроводжується заміною природного рослинного покриву штучними поверхнями, фрагментацією біотопів і формуванням мозаїчного міського ландшафту. Для комах це означає скорочення площ придатних місць живлення, розмноження та зимівлі. Крім того, міське середовище характеризується специфічним мікрокліматом, зокрема проявом ефекту міського теплового острова, підвищенням температури поверхні та зміною вологості. Додатковими стресорами є світлове, шумове та хімічне забруднення, а також інтенсивне косіння рослинності і використання пестицидів. Огляд сучасних досліджень показує, що зі збільшенням щільності міської забудови загалом спостерігається зниження видового різноманіття та чисельності комах, хоча реакція різних таксонів істотно відрізняється [72].

Водночас урбанізовані території не завжди є несприятливими для всіх представників класу Insecta. Парки, ботанічні сади, міські луки, присадибні ділянки, зелені дахи та інші ділянки з різноманітною рослинністю можуть виконувати функцію рефугіумів і підтримувати локальні популяції запилювачів,

хижих комах та інших функціональних груп. Важливу роль відіграє якість таких оселищ і їхня просторова зв'язаність. Збереження екологічних коридорів між зеленими ділянками сприяє дисперсії особин і підтриманню метапопуляційної структури. Отже, сучасний міський ландшафт доцільно розглядати не лише як фактор деградації ентомофауни, а і як середовище, у якому за відповідного управління можливе збереження частини ентомологічного різноманіття.

Глобальні кліматичні зміни та урбанізація діють комплексно, змінюючи абіотичні умови, структуру біотопів, фенологію, чисельність і просторове поширення комах. Найбільш уразливими є стенотопні, малорухомі та вузькоспеціалізовані види, тоді як евритопні і синантропні види можуть успішніше освоювати антропогенно трансформовані території. Сучасні дослідження наголошують на необхідності врахування взаємодії кліматичних факторів та урбанізації під час прогнозування майбутньої структури ентомофауни й розроблення заходів її охорони.

1.10.2. Інвазійні види комах та їхній вплив на природні й агроекосистеми

Інвазійні, або чужорідні інвазійні, види комах є важливим чинником трансформації природних та агроекосистем. Під інвазією розуміють процес проникнення виду за межі його природного ареалу, подальшого **акліматизаційного освоєння нової території, натуралізації та формування життєздатних популяцій**, здатних до активного поширення. Особливо сприятливими для інвазій є антропогенно трансформовані біотопи, агроландшафти, транспортні коридори та урбанізовані території. Сучасна глобалізація торгівлі, переміщення рослинного матеріалу, деревини й ґрунту, а також зміна кліматичних умов сприяють розширенню потенційних ареалів багатьох фітофагів. Дослідження останніх років показують, що успішність інвазій значною мірою визначається **екологічною пластичністю, високою репродуктивною здатністю, ефективною дисперсією та толерантністю до абіотичного стресу** [73].

У природних екосистемах інвазійні комахи можуть змінювати структуру місцевих ентомокомплексів через **міжвидову конкуренцію, хижацтво, фітофагію та порушення трофічних зв'язків**. Особливо вразливими є аборигенні види, які мають вузьку трофічну спеціалізацію або обмежені можливості до зміни кормових рослин. Інвазійний вид, потрапляючи в нове середовище, може використовувати ресурси, які раніше були доступними місцевим консументам, формуючи нові конкурентні взаємодії. Крім прямих ефектів, важливе значення мають **непрямі трофічні ефекти**: зміна чисельності фітофагів може впливати на ентомофагів, паразитоїдів і запилювачів, а порушення взаємодій «рослина–комаха» здатне змінювати функціонування цілих угруповань. Сучасні метааналітичні дослідження підтверджують, що чужорідні інвазії можуть призводити до зниження чисельності та видового

багатства аборигенних комах, хоча сила такого ефекту істотно залежить від систематичної групи та типу інвазійного впливу [73].

В агроекосистемах інвазійні комахи становлять особливу загрозу через їхню здатність швидко досягати ***економічного порогу шкідливості*** та спричиняти втрати врожаю. Значну частину таких видів становлять поліфаги, які можуть використовувати широкий спектр культурних і дикорослих рослин. Серед відомих прикладів – *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae), *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Pentatomidae), *Diabrotica virgifera virgifera* (Coleoptera: Chrysomelidae), *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) та *Agrilus planipennis* (Coleoptera: Buprestidae). Їхня діяльність може спричиняти дефоліацію, пошкодження генеративних органів, мінування листків, висмоктування рослинних соків, пошкодження плодів і судинних тканин. Окремі види здатні також переносити фітопатогенні організми, посилюючи комплексний негативний ефект для рослин.

Сприятливими умовами для інвазійних комах в агроценозах є монокультури, спрощення структури агроландшафтів, недостатня різноманітність кормових ресурсів та порушення природних механізмів біологічного контролю. Водночас інтенсивне застосування інсектицидів може сприяти формуванню резистентних популяцій, особливо за порушення принципів інтегрованого захисту рослин. Економічні наслідки інвазій охоплюють не лише безпосереднє зниження врожайності, а й витрати на моніторинг, карантин, локалізацію осередків та проведення захисних заходів. Глобальні оцінки свідчать про особливо значну частку комах у загальних економічних збитках від інвазійних наземних безхребетних [73].

Важливою сучасною тенденцією є посилення взаємодії між біологічними інвазіями та глобальними змінами клімату. Підвищення температури може сприяти виживанню зимуючих стадій, збільшенню кількості генерацій за сезон і розширенню ареалів теплолюбних видів. Унаслідок цього деякі інвазійні фітофаги отримують можливість заселяти території, які раніше були для них несприятливими. Тому сучасний ентомологічний моніторинг дедалі більше орієнтується не лише на виявлення нових видів, а й на оцінювання їхнього потенціалу натуралізації, швидкості дисперсії та можливих екосистемних наслідків.

Основою запобігання негативним наслідкам є фітосанітарний контроль, раннє виявлення, систематичний моніторинг, карантинні заходи та інтегроване управління чисельністю інвазійних популяцій. Перспективним напрямом вважають використання феромонних пасток, дистанційного моніторингу, молекулярної діагностики та біологічного контролю із застосуванням специфічних природних ворогів. Водночас сучасні дослідження наголошують на необхідності обережного підходу до інтродукції ентомофагів, оскільки вони самі можуть створювати ризики для нецільових видів. Отже, ефективна стратегія боротьби з інвазійними комахами має поєднувати профілактику занесення, ранню діагностику, прогнозування поширення та екологічно обґрунтоване регулювання чисельності.

1.10.3. Охорона біорізноманіття комах і збереження запилювачів

Охорона біорізноманіття комах є важливою складовою сучасної природоохоронної діяльності, оскільки комахи виконують ключові ***екосистемні функції*** та забезпечують стабільність трофічних мереж, процесів розкладання органічної речовини, ґрунтоутворення і запилення рослин. Особливе значення мають ентомофільні запилювачі, серед яких представники рядів *Hymenoptera* spp,, *Lepidoptera* spp., *Diptera* spp. та *Coleoptera* spp. До найбільш важливих груп належать дикі бджоли (*Apoidea* spp), джмелі (*Bombus* spp.), медоносна бджола (*Apis mellifera*), метелики, молі та сирфіди (*Syrphidae* spp). Сучасні дослідження свідчать про зниження чисельності й видового різноманіття багатьох груп комах під впливом втрати та фрагментації біотопів, інтенсифікації сільського господарства, застосування пестицидів, забруднення довкілля, інвазійних видів і кліматичних змін. Сукупна дія цих чинників може посилювати демографічну нестабільність популяцій та знижувати їхню здатність до відновлення [74].

Важливим напрямом збереження ентомофауни є охорона та відновлення природних місць існування. Для комах особливе значення мають різнотравні луки, узлісся, степові ділянки, заплавні території, старовікові дерева та інші біотопи, які забезпечують кормові, репродуктивні й зимувальні ресурси. У агроекосистемах ефективними природоохоронними заходами вважають створення квіткових смуг, польових меж, живоплотів, лісосмуг та ділянок природної рослинності. Такі елементи агроландшафту підвищують доступність нектару й пилку, створюють місця для гніздування та зимівлі комах і сприяють формуванню екологічних коридорів. Дослідження 2024 року показали, що збільшення кількості квіткових ресурсів позитивно впливає на видове багатство та чисельність запилювачів, а природоохоронне управління луками сприяє підтриманню їхнього різноманіття [74].

Особливу увагу приділяють раціональному використанню засобів захисту рослин. Інсектициди можуть спричиняти як летальність, так і сублетальні ефекти у запилювачів, зокрема порушення орієнтації, живлення, репродуктивної поведінки та розвитку. Тому важливим компонентом охорони ентомофауни є інтегрований захист рослин (ІЗР), що передбачає моніторинг чисельності шкідників, використання біологічних методів регуляції та мінімізацію застосування хімічних препаратів. Сучасні огляди наголошують, що зменшення пестицидного навантаження є одним із важливих напрямів збереження популяцій диких запилювачів.

Важливе значення має також збереження таксономічного та генетичного різноманіття комах. Охорона лише окремих «корисних» видів, наприклад *Apis mellifera*, не може повністю компенсувати втрати диких запилювачів, оскільки різні види характеризуються специфічними трофічними зв’язками, фенологією, способами гніздування та спектром рослин-господарів. Саме тому сучасні природоохоронні програми орієнтуються на підтримання різноманітних угруповань запилювачів, а не лише окремих видів. Важливим напрямом є також моніторинг чисельності та поширення комах, використання біоіндикації, молекулярних методів і залучення громадськості до програм citizen science [74].

Отже, ефективне збереження біорізноманіття комах потребує комплексного підходу, який поєднує охорону біотопів, відновлення деградованих екосистем, екологізацію агроландшафтів, скорочення пестицидного навантаження та систематичний ентомологічний моніторинг. Особливо важливо підтримувати безперервність кормових і репродуктивних ресурсів запилювачів протягом усього вегетаційного сезону. Сучасні дослідження підтверджують, що збереження різноманіття запилювачів підвищує стійкість екосистем та надійність екосистемної послуги запилення, що має безпосереднє значення для функціонування природних угруповань і продуктивності агроекосистем.

Питання для обговорення та самоперевірки:

1. Як глобальні кліматичні зміни впливають на фенологію, чисельність і просторове поширення популяцій комах?

2. Яким чином урбанізація змінює структуру ентомофауни та які міські біотопи можуть виконувати функцію рефугіумів для комах?

3. Що таке інвазійний вид комах і які біологічні властивості сприяють його успішній натуралізації та поширенню на новій території?

4. Який вплив інвазійні комахи можуть здійснювати на аборигенні види та трофічні взаємозв'язки у природних екосистемах? Наведіть приклади інвазійних видів.

5. Чому глобальні кліматичні зміни можуть сприяти поширенню інвазійних комах та збільшенню їхньої шкодочинності в агроекосистемах?

6. Які основні чинники призводять до зниження чисельності та різноманіття комах?

7. Яке значення комах-запилювачів для функціонування природних і агроекосистем?

8. Які основні загрози існують для популяцій диких бджіл та інших запилювачів?

9. Які заходи сприяють збереженню біорізноманіття комах і запилювачів?

10. Яку роль відіграють природні оселища, квіткові ресурси та екологічні коридори у збереженні запилювачів?

11. Які методи моніторингу використовують для оцінювання стану популяцій комах-запилювачів?

12. Яке значення мають заповідні території та природоохоронні заходи для збереження рідкісних видів комах?

13. Як зміна клімату та скорочення кормової бази можуть впливати на чисельність і видове різноманіття запилювачів?

14. Які основні причини скорочення чисельності комах-запилювачів у сучасних агроекосистемах?

15. Які заходи можна застосовувати для збереження різноманіття комах-запилювачів?

РОЗДІЛ 2. СИСТЕМАТИКА КОМАХ

Тема 2.1. Значення систематики комах для діагностики видів. Основні таксони. Надклас шестиногі (Hexapoda). Клас ентогнатні (Entognatha)

Комахи (Insecta) є найбільш різноманітною групою тварин. На сучасному етапі відомо та науково описано близько 1 млн видів комах, що становить понад половину всіх описаних видів тварин. Водночас фактичне видове різноманіття комах залишається невідомим. Сучасні оцінки припускають наявність приблизно 5–6 млн видів, а результати нових досліджень із використанням ДНК-баркодингу свідчать, що глобальне різноманіття може бути значно більшим – щонайменше 14–20 млн видів.

Для фауни України наводять понад 25 000 видів комах, однак ця цифра не є остаточною і постійно уточнюється внаслідок виявлення нових для території видів, перегляду систематичного положення відомих таксонів та подальшого вивчення ентомофауни України [75,76].

Велика кількість видів, значна морфологічна різноманітність, недостатня вивченість багатьох груп, наявність криптичних видів та постійне отримання нових молекулярно-генетичних даних зумовлюють те, що система комах не є остаточно сформованою. Систематичні зміни відбуваються не лише на рівні родів і родин, а й щодо вищих таксонів. Молекулярно-філогенетичні дослідження дають змогу уточнювати еволюційні зв'язки між групами та переглядати традиційні класифікації [77-80].

Важливу роль у сучасній систематиці відіграють морфологічні, палеонтологічні, молекулярно-генетичні та біоінформатичні методи. Зокрема, ДНК-баркодинг та аналіз геномних даних доповнюють морфологічні методи під час розмежування близьких і криптичних видів, уточнення їхньої спорідненості та виявлення раніше не врахованого видового різноманіття [81, 82]. Глобальні електронні каталоги, зокрема Catalogue of Life, постійно оновлюються: версія 2025 року містила понад 2,2 млн сучасних видів, а протягом відповідного циклу до каталогу було додано 48 766 нових прийнятих видових назв [83].

Таким чином, сучасна систематика комах є динамічною галуззю біології, у якій класифікаційні схеми постійно уточнюються відповідно до нових морфологічних, молекулярних і філогенетичних даних. Тому будь-яка система комах у навчальній літературі має розглядатися як відображення сучасного рівня наукових знань, а не як остаточна й незмінна класифікація.

Систематика комах – це розділ ентомології, який вивчає різноманіття комах, їхню класифікацію, спорідненість, походження та правила наукового найменування. Вона має надзвичайно важливе значення для точної діагностики видів, оскільки зовні подібні комахи можуть істотно відрізнятися за біологією, екологією, шкідливістю та чутливістю до засобів захисту рослин. Правильне визначення виду є необхідною умовою для розроблення ефективних заходів контролю чисельності шкідників, прогнозування їх розвитку та збереження корисних організмів [84, 85, 86, 87, 88].

Ідентифікація комах ґрунтується на вивченні комплексу морфологічних ознак: будови голови, ротового апарату, вусиків, грудей, крил, ніг, черевця, а також статевих і личинкових структур. Для визначення видів використовують визначники, діагностичні таблиці, атласи, колекційний матеріал, а в сучасній систематиці також молекулярно-генетичні методи, зокрема аналіз ДНК-баркодів. Особливо важливо правильно визначати близькі види, які можуть мати подібний зовнішній вигляд, але різну кормову спеціалізацію або різне господарське значення [89, 90, 91, 92, 93, 94].

Основною одиницею систематики є вид (species). Сукупність близьких видів об'єднують у рід (genus), близькі роди – у родину (family), родини – в ряд (order), ряди – у клас (class), а класи – у тип (phylum). Для комах основною систематичною одиницею є клас Insecta (Комахи), який належить до типу Arthropoda (Членистоногі). У практичній ентомології найчастіше використовують такі основні таксономічні категорії: тип → клас → ряд → родина → рід → вид. За необхідності між ними можуть використовуватися проміжні категорії – підтип, підклас, підряд, підродина, підрід тощо [95, 96, 97, 98, 99, 100, 101].

Систематичне положення виду записують за ієрархічним принципом. Наприклад, сонечко семикрапкове має положення: Arthropoda → Insecta → Coleoptera → Coccinellidae → Coccinella → Coccinella septempunctata Linnaeus, 1758. Такий підхід дає змогу не лише встановити назву організму, а й визначити його спорідненість з іншими таксонами (рис.2.1).

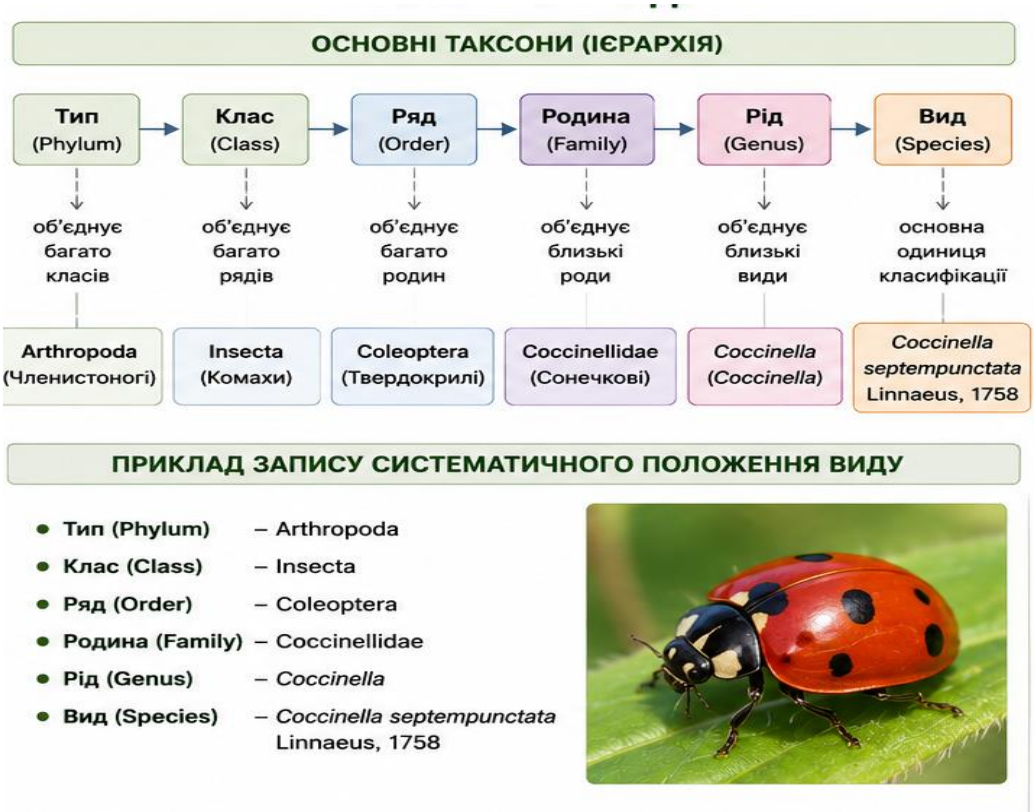


Рисунок. 2.1.Основні таксони і приклад запису таксономічного положення виду(рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT)

Надклас Hexapoda - Шестиногі

- **Entognatha - ентогнатні**
  - Protura
  - Collembola
  - Diplura
- **Insecta - комахи**
  - **Archaeognatha - щетинохвостки**
  - **Zygentoma - лусочниці**
  - **Pterygota - крилаті комахи**
    - **Palaeoptera**
      - Ephemeroptera
      - Odonata
    - **Neoptera**
      - **Polyneoptera**
        - Blattodea
        - Mantodea
        - Orthoptera
        - Dermaptera
        - Phasmatodea
        - Plecoptera
        - Embioptera
        - Grylloblattodea
        - Mantophasmatodea
        - Zoraptera
      - **Paraneoptera**
        - Psocodea
        - Thysanoptera
        - Hemiptera
      - **Holometabola**
        - Coleoptera
        - Hymenoptera
        - Lepidoptera
        - Diptera
        - Trichoptera
        - Neuroptera
        - Raphidioptera
        - Megaloptera
        - Mecoptera
        - Siphonaptera
        - Strepsiptera



Рисунок 2.2. Ознаки для ідентифікації комах та приклад близьких видів (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT)

.

Надклас Hexapoda (Шестиногі)

Надклас Hexapoda належить до підтипу Tracheata типу Arthropoda. Характерною ознакою шестиногих є будова грудного відділу, який складається з трьох сегментів: передньо-, середньо- та задньогрудей, кожен із яких несе по одній парі ходильних кінцівок. Саме наявність трьох пар грудних ніг є однією з найважливіших ознак, що відрізняє шестиногих від інших членистоногих.

Тіло Hexapoda поділене на голову, груди та черевце. На голові розташована одна пара вусиків, ротовий апарат різного типу та, у більшості комах, складні фасеткові очі й прості вічка. Груди несуть три пари кінцівок; у представників класу Insecta середньо- та задньогруди можуть нести крила. Черевце складається з низки сегментів, кількість і ступінь розвитку яких варіюють у різних групах.

На кінці черевця можуть розташовуватися церки, грифельки, яйцеклад або інші спеціалізовані придатки.

До складу надкласу Hexapoda в сучасних класифікаціях відносять два основні класи: Entognatha та Insecta. У представників Entognatha ротові органи втягнуті всередину головної капсули, тоді як у комах (Insecta) ротові придатки, як правило, зовнішньо розташовані. Важливою відмінністю Entognatha є також специфічна будова голови та ротового апарату.

Клас Entognatha

Entognatha – група дрібних шестиногих, для яких характерне внутрішнє розташування ротових органів. До них належать переважно ґрунтові та підстилкові організми. Складні очі у більшості представників відсутні або редуковані, а прості вічка можуть бути відсутні. Верхні щелепи (мандибули) мають специфічне з'єднання з головною капсулою (рис.2.3).

Черевце зазвичай складається з 6–11 сегментів. На окремих сегментах можуть зберігатися рудиментарні черевні кінцівки. У деяких представників на кінці черевця є церки, однак непарного членистого хвостового придатка немає. Трахейна система розвинена слабко або може бути відсутня, тому газообмін часто відбувається через поверхню тіла.

Для окремих представників характерні своєрідні типи постембріонального розвитку – анаморфоз, за якого кількість сегментів збільшується під час розвитку, та протометаболія, коли молоді й статевозрілі особини можуть мати додаткові линяння.

Клас **Entognatha** традиційно поділяють на три ряди: Protura, Diplura та Collembola.

Отже, основними *діагностичними ознаками* Hexapoda є:

- наявність трьох пар грудних кінцівок,
- одна пара вусиків,
- поділ тіла на голову, груди й черевце,

Основними діагностичними ознаками Entognatha є:

- втягнуті ротові органи,
- специфічні особливості будови черевця.

Розуміння цих ознак є необхідним для визначення представників шестиногих і правильного встановлення їхнього систематичного положення.

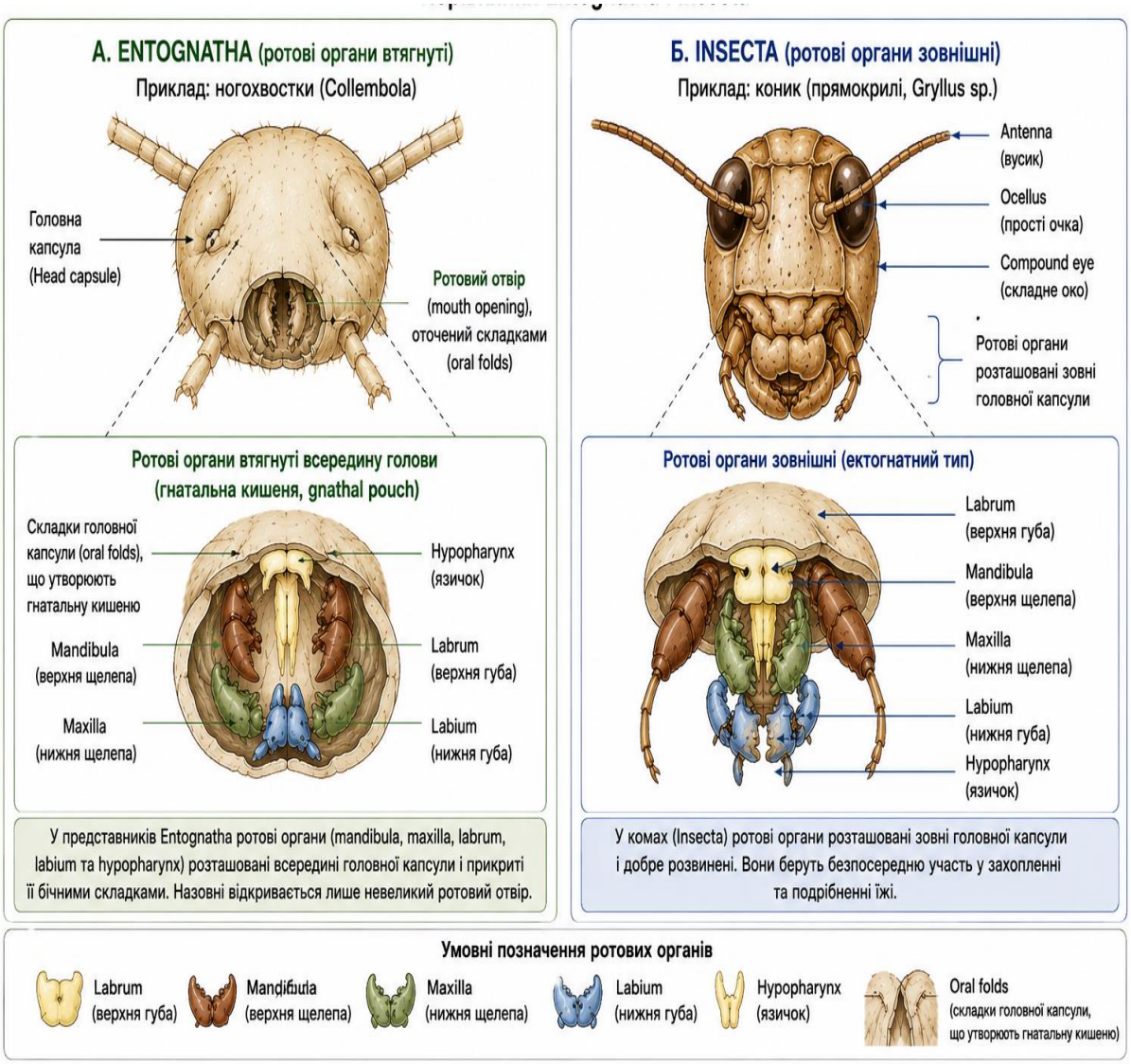


Рисунок 2.3. Ентогнатний тип будови ротового апарату Hexapoda: порівняння Entognatha і Insecta (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT)

.

2.1.1. Ряд протури, або безсяжкові (Protura)

Протури (Protura) – дуже дрібні ґрунтові шестиногі, які належать до класу Entognatha. Це одна з найменш помітних і своєрідних груп шестиногих. Довжина тіла більшості представників становить близько 0,5–2 мм, тому їх можна виявити лише під час спеціального відбору ґрунтових і підстилкових проб [102]. Тіло видовжене, червоподібне, зазвичай безбарвне або світло-жовтувате.

Загальні риси. Найхарактернішою ознакою протур є відсутність вусиків і очей. На *голові* розташовані ротові органи гризучого типу, втягнуті всередину головної капсули, що є характерною ознакою Entognatha. Замість вусиків важливу сенсорну функцію виконують передні ноги. Вони значно довші й тонші за середні та задні ноги, під час руху тварина часто тримає їх піднятими над поверхнею субстрату. На передніх ногах розташовані численні сенсорні волоски

та чутливі структури, за допомогою яких протури орієнтуються в ґрунті [102, 103,104].

Груди складаються з трьох сегментів і несуть три пари ніг. Черевце у дорослих особин має до 12 сегментів, причому для протур характерний анаморфний розвиток – у процесі постембріонального розвитку кількість черевних сегментів збільшується. На перших трьох черевних сегментах зберігаються рудиментарні кінцівки, які мають значення для діагностики окремих груп.

На VIII сегменті черевця розташовані спеціалізовані черевні залози, будова яких та особливості їхніх покривних структур використовуються як важливі систематичні ознаки. У різних представників відрізняються також форма й кількість щетинок, будова кінцівок, сенсорних органів, ротових придатків і черевних придатків.

Трахейна система у протур розвинена неоднаково. У представників родини Eosentomidae наявні дихальні отвори на грудях і розвинена трахейна система, тоді як у багатьох інших протур трахейна система відсутня або значно редукована.

Живлення протур вивчене недостатньо. Вважають, що вони споживають переважно грибний міцелій, мікроорганізми та рідкий вміст рослинних і грибних клітин. Таким чином, протури є складовою ґрунтових мікроартропод і беруть участь у процесах розкладання органічної речовини та функціонуванні ґрунтових екосистем.

Поширення. Протури мають майже космополітичне поширення. Вони відомі з Європи, Азії, Африки, Північної та Південної Америки, Австралії та інших регіонів. Найчастіше вони населяють лісові ґрунти, гумусовий горизонт, лісову підстилку, мохи, гнилу деревину та ризосферу. Особливо сприятливими є вологі, багаті на органічну речовину мікробіотопи [102].

Через дуже малий розмір і прихований спосіб життя протури часто залишаються непоміченими. Їх виявляють переважно шляхом вилучення ґрунтової фауни з використанням лійок Берлезе-Тульгрена або інших методів екстракції ґрунтових мікроартропод.

У світовій фауні відомо понад 800 описаних видів протур, об'єднаних приблизно у 76 родів; кількість видів продовжує збільшуватися внаслідок дослідження недостатньо вивчених ґрунтових екосистем [105, 106, 107].

Фауна України також є достатньо різноманітною, однак вивчена нерівномірно. У доступних фауністичних дослідженнях для території України наводиться понад 40 видів, а в окремих узагальненнях – до 58 видів із 12 родів і 3 родин. Найкраще досліджені Карпати, Розточчя, Поділля та окремі території півдня України [108].

Представники. Серед представників Protura найбільш відомі види родів *Eosentomon, Acerentomon, Acerentulus, Proturentomon, Gracilentulus* та інших. Особливо різноманітним є рід *Eosentomon*, який належить до родини Eosentomidae і є одним із найбагатших за кількістю видів родів протур.

Для фауни України наводили, зокрема, *Eosentomon transitorum, Eosentomon armatum, Eosentomon delicatum, Eosentomon semiarmatum, Acerentulus xerophilus, Acerentulus halae, Proturentomon pectinatum* та інші види.



Рисунок 2.4. Загальний вигляд протури (Protura): А - фронтальний; Б - латеральний вигляд (за D. E. Walter; джерело: Tipping (2023).

2.1.2. Ряд двохвостки (Diplura)

Двохвостки (Diplura) Назва ряду походить від грецьких слів *diploos* - подвійний і *oura* - хвіст та пов'язана з характерними парними церками на кінці черевця. Двохвостки є безкрилими, позбавленими очей організмами з м'яким, видовженим тілом і втягнутими всередину головної капсули ротовими органами

Сучасні публікації продовжують уточнювати систематику та видове різноманіття групи, тому кількість відомих видів постійно змінюється. Загалом сучасна фауна Diplura налічує близько 1000 описаних видів [109].

Загальні риси. Розміри тіла більшості двохвосток становлять приблизно 2–10 мм, хоча серед представників окремих родин трапляються значно більші види. Тіло видовжене, м'яке, часто білувате, жовтувате або світло-коричневе, без добре розвиненої пігментації. Така будова пов'язана з життям у ґрунті, підстилці та інших темних мікробіотопах.

Голова добре відокремлена від грудей, складні очі та прості вічка відсутні. Вусики добре розвинені, довгі, багаточленикові та виконують переважно сенсорну функцію. Ротовий апарат ентогнатного типу: мандибули, максили, лабіум та інші ротові придатки втягнуті всередину головної капсули.

Груди складаються з трьох сегментів, кожен із яких несе по одній парі ходильних ніг. Крила відсутні. Ноги приблизно однакові за будовою, складаються з кількох члеників і закінчуються лапкою з двома кігтиками.

Черевце складається з 10 добре виражених сегментів. На деяких черевних сегментах зберігаються рудиментарні придатки – стилі (styli) та вивертні пухирці, які здатні поглинати воду. На кінці черевця розташована найхарактерніша ознака двохвосток – пара церок (cerci). Їхня будова має велике систематичне значення [110-114].

Характер живлення двохвосток різноманітний. Представники Campodeoidea переважно живляться грибами, органічними рештками та дрібними ґрунтовими організмами, а окремі види можуть бути всеїдними. Japygoidea та Projapygoidea

переважно є хижаками і живляться дрібними членистоногими, зокрема ногохвостками, кліщами, личинками комах та іншими дрібними ґрунтовими безхребетними.

Розвиток відбувається без метаморфозу. Молоді особини загалом схожі на дорослих, але відрізняються меншими розмірами та ступенем розвитку окремих структур. Для Diplura характерні численні линяння протягом життя.

Діагностичні ознаки Diplura:

1. дрібні розміри та видовжене м'яке тіло;
2. відсутність очей;
3. наявність однієї пари довгих багаточленикових вусиків;
4. ентогнатний тип ротового апарату;
5. три сегменти грудей і три пари ніг;
6. відсутність крил;
7. 10 сегментів черевця;
8. наявність рудиментарних черевних придатків - стилів і вивертних пухирців;
9. на кінці черевця - пара церок

Поширення. Двохвостки мають майже космополітичне поширення і зустрічаються в різних природних зонах світу. Вони населяють ґрунт, лісову підстилку, гумусовий горизонт, мохи, гнилу деревину, простір під камінням і корою. Значна частина видів пристосована до життя в глибоких шарах ґрунту та підземних порожнинах. Окремі види спеціалізувалися до життя в печерах, де можуть мати дуже специфічні морфологічні адаптації.

Найбільша різноманітність Diplura спостерігається в ґрунтових екосистемах тропічних і помірних регіонів. Водночас поширення окремих родин істотно відрізняється. Наприклад, родина Campodeidae широко представлена в Палеарктиці та Голарктиці, тоді як багато представників родини Japygidae характерні для тепліших регіонів.

Двохвостки ведуть переважно прихований спосіб життя, тому їх рідко можна побачити на поверхні ґрунту. Для дослідження їх чисельності використовують відбір ґрунтових проб та екстракцію ґрунтової фауни, зокрема за допомогою лійок Берлезе-Тульгрена [115-119].

Видове різноманіття. Diplura є відносно невеликою за кількістю видів групою шестиногих. У фундаментальному світовому огляді 2021 року було наведено 1008 описаних видів і 141 рід, об'єднані у 10 родин. Найбільшу частину різноманіття становили Campodeidae - 491 вид та Japygidae - 343 види [109].

Класифікація Diplura історично переглядалася, в сучасному огляді біорізноманіття Diplura наведені 10 родин: Campodeidae, Procampodeidae, Anajapygidae, Projapygidae, Octostigmatidae, Japygidae, Parajapygidae, Evalljapygidae, Dinjapygidae, Heterojapygidae.

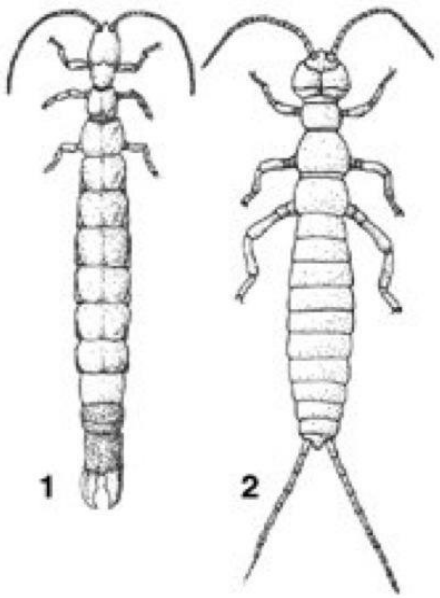


Рисунок 2.5. Морфологічне різноманіття двохвосток (Diplura) та особливості будови церків (за Sendra et al. (2021): 1 – *Japyx confusus* Silv., 2 – *Campodea plusiochaeta* Silv.



Рисунок 2.6. Двохвостка родини Campodeidae (Diplura). Фото: Andy Murray.

2.1.3. Ряд ногохвостки (Collembola)

Це одна з найчисельніших і найпоширеніших груп ґрунтових мікроартропод. Назва ряду пов'язана з характерним стрибальним апаратом, основною частиною якого є фуркула (furcula), або стрибальна вилка.

Загальні риси. Розміри тіла більшості ногохвосток становлять приблизно 0,2–6 мм, хоча в окремих видів можуть бути дещо більшими. Тіло може бути видовженим або кулястим. Забарвлення різноманітне: від білого та світло-сірого до жовтого, коричневого або темного; у багатьох видів на тілі є характерний плямистий чи смугастий малюнок.

Голова добре відокремлена від грудей. Ротовий апарат ентогнатного типу, тобто його основні частини втягнуті всередину головної капсули. Вусики зазвичай складаються з чотирьох члеників, хоча їхня будова може змінюватися

у різних групах. Очі часто представлені групами простих вічок – омматидіїв, кількість яких може варіювати; у частини ґрунтових форм очі редуковані або повністю відсутні [120].

Груди складаються з трьох сегментів і несуть три пари ніг. У ногохвосток гомілка і лапка часто функціонально утворюють тибіотарзус. Крила відсутні.

Черевце у більшості форм складається з шести сегментів і несе характерний комплекс придатків. На першому черевному сегменті розташований вентральний тубус (ventral tube, collophore), на третьому – ретинакулум (retinaculum), або зачіпка, а на четвертому – фуркула (furcula). У стані спокою фуркула підігнута під черевце та утримується ретинакулумом. Під час стрибка зчеплення звільняється, фуркула різко випрямляється і відштовхує тіло від субстрату [121-125].

У деяких груп, особливо серед ґрунтових форм, фуркула редукована або повністю відсутня. Саме особливості будови фуркули, ретинакулума, вентрального тубуса, вусиків, очей та щетинок широко використовують для діагностики та систематики ногохвосток.

Трахейна система розвинена лише у частини видів; у багатьох представників газообмін здійснюється безпосередньо через покриви тіла. Мальпігієві судини відсутні, а видільну функцію виконують інші структури, зокрема кишкові та покривні органи.

Розвиток прямий, без метаморфозу; молоді особини загалом подібні до дорослих, але мають менші розміри та неповністю сформовані статеві структури в процесі розвитку проходять численні линяння.. Для Collembola характерні численні линяння не лише на ювенільних стадіях, а й після досягнення статевої зрілості. Такий тип розвитку називають *протоморфозом*.

Поширення. Ногохвостки мають майже космополітичне поширення та трапляються практично в усіх наземних екосистемах. Їх знаходять у лісовій підстилці, ґрунті, мохах, лишайниках, під корою дерев, у гнилій деревині, на поверхні водойм, у печерах, а також у теплицях та інших штучних біотопах.

Вони пристосувалися до життя в дуже різних умовах – від вологих тропічних лісів до арктичних і субантарктичних територій. Деякі види мешкають навіть у льодових та високогірних екосистемах. Така екологічна пластичність є однією з причин надзвичайно широкого поширення групи.

У ґрунтових екосистемах ногохвостки можуть досягати дуже високої чисельності. Вони є одними з основних представників ґрунтової мікрофауни та беруть участь у формуванні ґрунтових харчових мереж.

Більшість ногохвосток живиться грибами, водоростями, бактеріями, мікроорганізмами, детритом та органічними рештками. Завдяки цьому вони беруть участь у розкладанні органічної речовини, трансформації поживних елементів і формуванні ґрунту.

Частина видів є хижаками та живиться дрібними безхребетними, нематодами, яйцями й личинками інших членистоногих. Отже, ногохвостки займають різні трофічні рівні ґрунтових екосистем [125-128].

Деякі види можуть мати господарське значення. За високої чисельності окремі ногохвостки здатні пошкоджувати проростки, корені та молоді рослини, особливо в умовах теплиць і закритого ґрунту. Водночас більшість видів не є шкідниками рослин і виконують важливі екосистемні функції.

Сучасне видове різноманіття та систематика

Ногохвостки є значно різноманітнішою групою, ніж вважалося раніше. Станом на сучасний етап досліджень описано понад 9000 видів Collembola, об'єднаних приблизно у 700–750 родів і 33 родини [129]. У 2023 році для групи наводили понад 9400 описаних видів, 715 родів і 33 родини; сучасні огляди 2026 року також підтверджують понад 9000 описаних видів [121].

Класифікація Collembola протягом тривалого часу змінювалася. Традиційний поділ на Arthropleona та Symphypleona був переглянутий на основі морфологічних і молекулярно-філогенетичних досліджень. Водночас взаємозв'язки між окремими базальними групами Collembola ще не можна вважати остаточно встановленими. Сучасні дослідження повного геному та мітохондріальних геномів продовжують уточнювати філогенетичні зв'язки між чотирма рядами та родинами.

У сучасній систематиці загальноприйнятим є поділ на чотири ряди:

- Poduromorpha,
- Entomobryomorpha,
- Symphypleona,
- Neelipleona.

Poduromorpha: переважно ногохвостки з добре сегментованим видовженим тілом; характерною ознакою є наявність добре розвиненого передньогрудного тергіта.

Entomobryomorpha: переважно видовжені форми з добре вираженою сегментацією тіла; часто мають довгі вусики, ноги та добре розвинену фуркулу.

Symphypleona: переважно кулясті ногохвостки, у яких сегменти грудей і черевця значною мірою злиті; фуркула зазвичай добре розвинена.

Neelipleona: дуже дрібні кулясті форми з характерною редукцією вусиків і специфічною будовою грудей та черевних сегментів.

Морфологічні відмінності між цими чотирма групами добре виражені, однак сучасні молекулярні дослідження показують, що еволюційні взаємозв'язки між ними складніші, ніж передбачала традиційна морфологічна класифікація.

Основні представники. До поширених і добре відомих родів належать *Folsomia, Isotoma, Onychiurus, Hypogastrura, Orchesella, Entomobrya, Lepidocyrtus, Sminthurus, Sminthurides, Tomocerus* та інші.

Серед представників, що часто трапляються у ґрунтовій фауні, можна назвати *Folsomia candida, Isotoma viridis, Hypogastrura socialis, Orchesella cincta, Entomobrya multifasciata, Lepidocyrtus lignorum* та *Sminthurus viridis*. Видовий склад конкретних територій істотно залежить від типу ґрунту, вологості, рослинності, температури та кількості органічної речовини.

Діагностичні ознаки Collembola:

1. дуже дрібні розміри тіла;
2. ентогнатний ротовий апарат;
3. одна пара вусиків;
4. три пари грудних ніг;
5. відсутність крил;
6. шість черевних сегментів;
7. ventral tube (collophore) на I черевному сегменті;
8. retinaculum на III сегменті;
9. furcula на IV сегменті;
10. здатність до стрибків за допомогою фуркули;
11. наявність або редукція очних плям;
12. різноманітна будова щетинок і покривних структур;
13. протоморфний розвиток і численні линяння



Рис. 2.6. Представник ногохвосток (Collembola). (Фото: Khymyn.O, Державний природознавчий музей НАН України).

Питання для обговорення та самоперевірки

1. Що вивчає систематика комах?
2. Яке значення має систематика для діагностики видів комах?
3. Що таке діагностика виду?
4. Які основні морфологічні ознаки використовують для визначення виду комах?
5. Чому правильне визначення виду фітофага важливе для захисту рослин?
6. Які завдання вирішує систематика у сучасній ентомології?
7. Що таке таксон?
8. Які основні таксономічні категорії використовують у систематиці тварин?
9. У чому полягає відмінність між поняттями «таксономічна категорія» і «таксон»?
10. Що таке вид як основна таксономічна одиниця?
11. Яке значення має бінарна номенклатура у назвах комах?
12. З яких двох частин складається наукова назва виду?
13. Яке значення має авторство наукової назви виду?
14. Що таке рід, родина, ряд і клас у систематичній ієрархії?
15. Як визначають систематичне положення невідомого виду комахи?
16. Що таке надклас Hexapoda — Шестиногі?
17. Які основні ознаки характеризують представників Hexapoda?
18. Яка кількість грудних сегментів характерна для шестиногих?
19. Скільки ходильних ніг мають типові представники Hexapoda?
20. Які основні групи входять до надкласу Hexapoda?
21. Чим Entognatha відрізняються від Insecta за будовою ротового апарату?
22. Що означає термін Entognatha?
23. Яка особливість розташування ротових органів характерна для Entognatha?
24. Які основні групи традиційно відносять до Entognatha?
25. Які особливості будови тіла характерні для колембол (Collembola)?
26. Яку роль відіграє фуркула у Collembola?
27. Які особливості будови характеризують Protura?
28. Які особливості будови характеризують Diplura?
29. Яке значення представників Entognatha в ґрунтових екосистемах?
30. Чому знання систематики та діагностичних ознак Hexapoda й Entognatha важливе для фахівця із захисту і карантину рослин?
31. Які морфологічні ознаки використовують для розмежування основних груп надкласу Hexapoda?
32. Яке значення мають вусики, ротовий апарат і будова ніг під час діагностики представників Hexapoda?
33. Які особливості розвитку та способу життя характерні для представників Entognatha?
34. Чим представники Collembola, Protura та Diplura відрізняються за будовою та способом життя?

Тема 2.1. Клас комахи (Insecta). Підклас безкрилі комахи (Apterygota)

Клас Комахи (Insecta) – найбільша за видовим різноманіттям група наземних членистоногих, для представників якої характерний ектогнатний (зовнішній) ротовий апарат. На відміну від Entognatha, ротові придатки комах розташовані зовні головної капсули.

Тіло комах поділене на три відділи: голову, груди та черевце. Голова утворена кількома сегментами, які злилися в єдину головну капсулу. На ній розташовані одна пара вусиків, складні фасеткові очі, прості вічка та ротові придатки. Тип ротового апарату може бути гризучим, колючо-сисним, сисним, лижучим або іншим, залежно від способу живлення.

Груди складаються з трьох сегментів – передньогрудей, середньогрудей і задньогрудей. Кожен грудний сегмент несе по одній парі ніг. У крилатих комах середньо- та задньогруди можуть нести по парі крил. Черевце первинно складається з 11 сегментів, але в сучасних комах кількість зовнішньо помітних сегментів зазвичай менша внаслідок редукції та злиття окремих сегментів.

Для більшості комах характерне відкладання яєць, хоча відомі види з живородінням та іншими формами відтворення. Постембріональний розвиток у різних групах може бути без метаморфозу, з неповним або повним перетворенням. У примітивних безкрилих комах молоді особини загалом подібні до дорослих і проходять численні линяння.

Підклас первиннобезкрилі (Apterygota)

Apterygota – традиційна назва для первиннобезкрилих комах, тобто груп, які не мають крил не лише в сучасних представників, а й у їхніх еволюційних предків. Водночас сучасні філогенетичні дослідження показали, що Apterygota не є природною (монофілетичною) групою. Тому в сучасній систематиці цей термін переважно використовують як зручне морфологічне об'єднання двох давніх ліній – Archaeognatha та Zygentoma, а не як самостійний еволюційний таксон.

До традиційно виділюваних первиннобезкрилих належать дрібні комахи з прямим або близьким до прямого розвитком, без крил і без стадії лялечки. На відміну від Entognatha, вони мають *ектогнатні* ротові органи.

Тіло переважно невелике, видовжене, вкрите хітиновою кутикулою та часто лусочками або щетинками. Голова добре розвинена, з однією парою вусиків і ротовими органами гризучого типу. Груди складаються з трьох сегментів і несуть три пари ніг. Крила та їхні зачатки відсутні.

Черевце складається з декількох добре помітних сегментів і може мати різноманітні придатки. На кінці черевця зазвичай розташовані два церки та непарний кінцевий придаток – епіпрокт або парацерк. Для багатьох представників характерні також черевні стилі.

Розвиток прямий, без метаморфозу. Молоді особини подібні до дорослих, але мають менші розміри та відрізняються ступенем розвитку окремих структур. Особливістю Archaeognatha та Zygentoma є здатність до линяння після

досягнення статевої зрілості; така особливість нехарактерна для більшості інших комах [130-132].

Сучасне систематичне положення

Історично до Apterygota включали не тільки первиннобезкрилих комах, а й Protura, Diplura та Collembola. Сучасні дослідження показали, що ці групи не належать до класу Insecta у вузькому сучасному розумінні та мають інше систематичне положення. Тому Protura, Diplura і Collembola не слід включати до підкласу Apterygota класу Insecta.

У сучасних схемах до первиннобезкрилих комах відносять два ряди:

Archaeognatha (=Microcoryphia) – щетинохвостки, або стрибальні щетинохвостки;

Zygentoma (= Thysanura) – лусочниці, термобії та споріднені форми.

Поширення та спосіб життя

Первиннобезкрилі комахи поширені в різних регіонах світу, переважно в наземних біотопах. Вони заселяють лісову підстилку, ґрунт, поверхню кори, скелі, каміння, мохи, лишайники, гнилу деревину, а деякі види пов'язані з мурашниками та термітниками.

Представники Archaeognatha переважно ведуть вільний спосіб життя. Їх часто можна знайти на поверхні ґрунту, каміння, скелях, корі дерев та в рослинній підстилці. Для них характерна висока рухливість і здатність стрибати.

Представники Zygentoma можуть бути вільноживучими, синантропними, мирмекофільними або термітофільними. Деякі види добре пристосувалися до життя в житлових і господарських приміщеннях, складах, бібліотеках, пекарнях та інших місцях із підвищеною температурою або доступністю органічної їжі.

Діагностичні ознаки Apterygota:

1. відсутність крил протягом усього життєвого циклу;
2. ектогнатний ротовий апарат;
3. одна пара вусиків;
4. три пари грудних ніг;
5. прямий розвиток без стадії лялечки;
6. численні линяння протягом життя;
7. наявність черевних придатків у частини сегментів

Разом із тим Archaeognatha та Zygentoma істотно відрізняються за будовою ротового апарату та низкою інших морфологічних ознак. У Archaeognatha мандибули мають одну точку прикріплення (монокондильні), тоді як у Zygentoma вони двокондильні, тобто мають дві точки зчленування з головною капсулою. Саме ця відмінність є однією з важливих ознак, що підтверджує самостійність двох еволюційних ліній [133, 134].

2.2.1. Ряд Archaeognatha (= Microcoryphia) – щетинохвостки.

Archaeognatha – давня група первиннобезкрилих комах із видовженим, циліндричним тілом. Тіло зазвичай вкрите лусочками. Характерною особливістю є велика голова, великі складні очі, які часто зближені або стикаються, та добре розвинені вічка [130].

Мандибули монокондильні, тобто з'єднані з головною капсулою лише в одній точці. Це дозволяє їм здійснювати своєрідні рухи під час живлення. Максиля́рні щупики добре розвинені та багаточленикові.

Передньогруди відносно короткі, середньо- та задньогруди розвинені краще. На ногах і черевних сегментах можуть бути стилі та інші придатки. На кінці черевця розташовані довгі парні церки та непарний кінцевий придаток.

Однією з найхарактерніших особливостей Archaeognatha є здатність до стрибків. Під час стрибка тварина відштовхується черевцем і задніми ногами, що дозволяє їй швидко залишати поверхню субстрату. Вони швидко пересуваються по каменях, корі дерев та інших поверхнях і при небезпеці здатні здійснювати стрибки

Живляться переважно водоростями, лишайниками, грибами, органічними рештками та рослинним матеріалом. Вони не мають істотного господарського значення як шкідники.

Сучасні Archaeognatha представлені двома родинами: Machilidae та Meinertellidae [131, 132].

Основні представники. До відомих представників належать види родів *Machilis, Petrobius, Dilta, Meinertellus* та інших. Типовим представником є *Machilis polypoda* – вид із родини Machilidae, поширений у Європі [133,134].

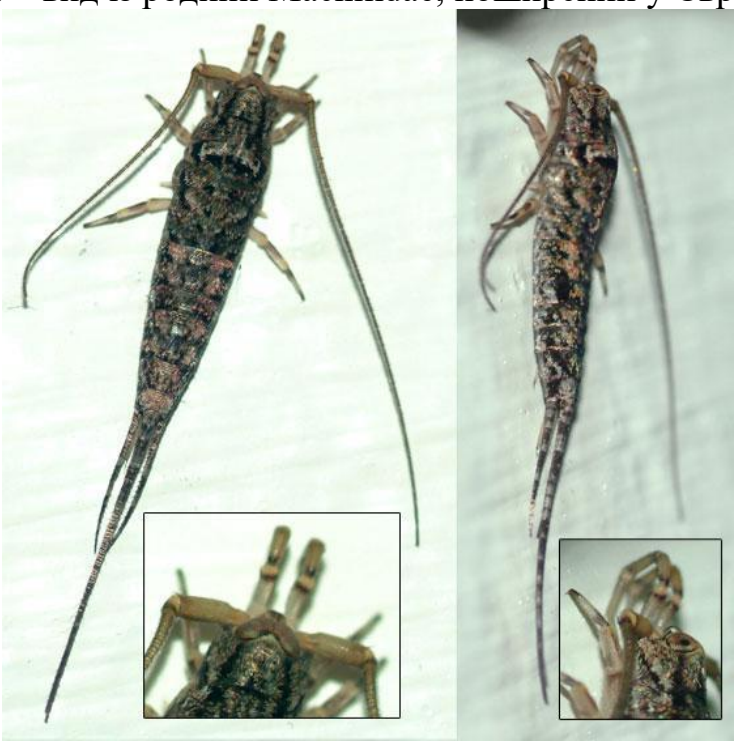


Рисунок 2.7. Представник ряду Archaeognatha (щетинохвостки), родина Machilidae *Machiloides banks*i. Фото: Katja Schulz.

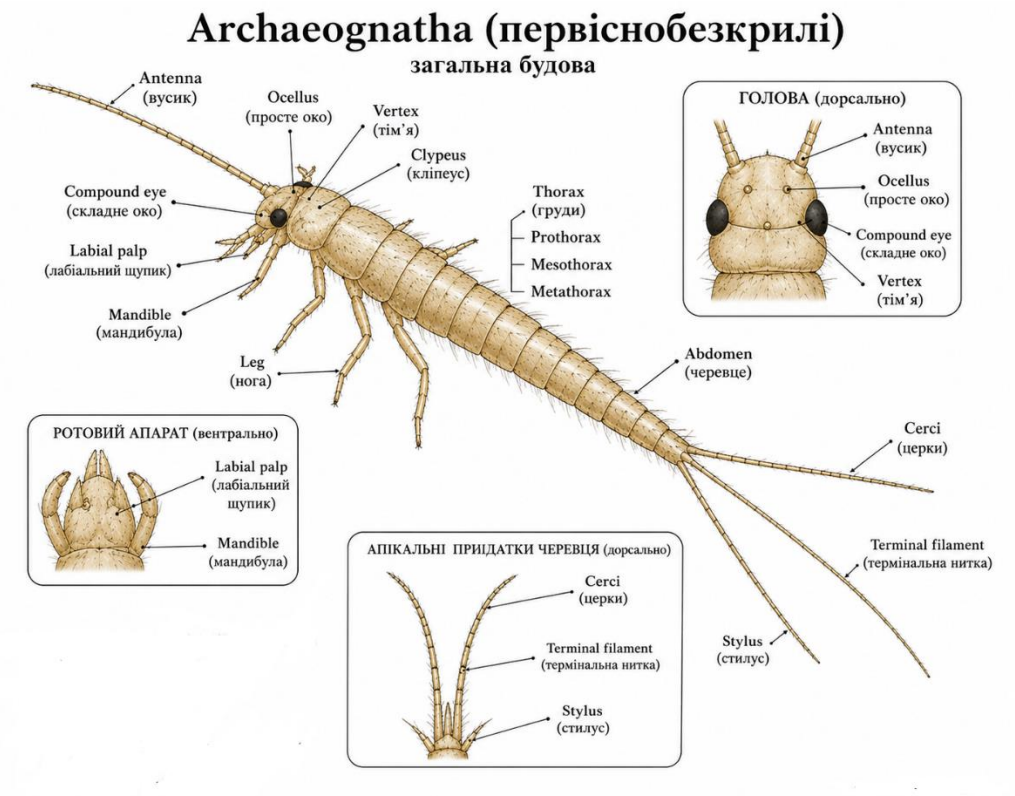


Рисунок 2.8 . Діагностичні ознаки зовнішньої будови Archaeognatha (Microcoryphia) (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT)

Діагностичні ознаки Archaeognatha:

1. тіло видовжене, циліндричне, вкрите лусочками
2. голова гіпогнатична, з великими фасетковими очима, які часто зближені або стикаються;
3. прості очка (вічка) добре розвинені;
4. вусики довгі, багаточленикові;
5. ротовий апарат гризучого типу;
6. Mandibula (верхня щелепа) зчленована з головною капсулою в одній точці;
7. Maxilla (нижня щелепа) з добре розвиненим семичлениковим щупиком;
8. груди складаються з трьох сегментів, на кожному — по парі ходильних ніг;
9. на грудних сегментах розвинені бічні вирости, спрямовані донизу;
10. на середніх і задніх тазиках у багатьох видів є styli (грифельки);
11. черевце складається з 10 сегментів;
12. на черевних сегментах розвинені парні styli (грифельки);
13. на кінці черевця розташовані довгі парні cerci (церки) та непарний terminal filament (кінцевий філамент);
14. церки й кінцевий філамент багаточленикові та вкриті лусочками; вусики довгі, багаточленикові;

2.2.2. Ряд Zygentoma (= Thysanura) – лусочниці.

Zygentoma – первиннобезкрилі комахи з видовженим, зазвичай дорсовентрально сплощеним тілом, вкритим дрібними лусочками. Представники ряду мають добре розвинені вусики, але складні очі часто редуковані, а вічка відсутні.

Ротовий апарат гризучого типу. На відміну від Archaeognatha, мандибули *дикондильні,* тобто мають дві точки з'єднання з головною капсулою. Ця особливість зближує Zygentoma з крилатими комахами та іншими Dicondylia [135-137].

Черевце має добре виражену сегментацію та несе парні стилі на окремих сегментах. На кінці черевця розташовані парні церки та непарний кінцевий придаток – епіпрокт, що разом формують характерний трикінцевий вигляд.

На відміну від Archaeognatha, лусочниці не здатні активно стрибати. Вони швидко бігають, а лусочки, що легко відриваються від поверхні тіла, можуть виконувати захисну функцію.

Більшість видів живиться органічними рештками, грибами, водоростями та рослинними матеріалами. Синантропні види можуть споживати борошно, крохмаль, цукор, папір, клей, тканини та інші органічні матеріали, тому окремі представники мають господарське значення.

У сучасному каталозі Zygentoma описано понад 680 видів, а нові таксони продовжують описуватися. У 2026 році опубліковано великий анотований каталог ряду, який містить дані про понад 689 описаних видів [135].

До сучасних родин Zygentoma належать Lepidotrichidae, Lepismatidae, Nicoletiidae, Maindroniidae та Protrinemuridae.

Основні представники

Лусочниця звичайна (*Lepisma saccharina* Linnaeus, 1758) – космополітичний синантропний вид завдовжки приблизно 8–13 мм. Тіло видовжене, сріблясто-сіре, вкрите лусочками; вусики та кінцеві придатки довгі. Вид часто трапляється у житлових приміщеннях, особливо в місцях із підвищеною вологістю. Живиться крохмалистими та цукристими речовинами, папером, клеями й іншими органічними матеріалами.

Термобія хатня (*Thermobia domestica* Packard, 1873) – теплолюбний синантропний вид завдовжки близько 8–12 мм. Тіло сірувате або буре з жовтуватими плямами. Часто трапляється в пекарнях, на підприємствах харчової промисловості, складах та інших теплих приміщеннях.

Серед інших представників відомі види родів *Ctenolepisma, Thermobia, Acrotelsa, Nicoletia* та інших [138, 139].

Apterygota розглядається традиційну/функціональну групу первиннобезкрилих, а не як монофілетичний підклас у філогенетичному сенсі. Archaeognatha є ранньою відокремленою лінією Insecta, тоді як Zygentoma розглядають як близьку до Pterygota групу в межах Dicondylia. Тому сучасна філогенетична схема не підтримує традиційне об'єднання всіх первиннобезкрилих в один природний таксон.

Сучасна схема:
Insecta → Archaeognatha
Insecta → Dicondylia → Zygentoma + Pterygota

Таблиця 2.1. Порівняльні ознаки Archaeognatha та Zygentoma

Ознака	Archaeognatha	Zygentoma
Тіло	Переважно циліндричне	Переважно дорсовентрально сплощене
Складні очі	Великі, часто зближені	Редуковані або відсутні
Вічка	Зазвичай добре розвинені	Відсутні
Мандибули	Монокондильні	Дикондильні
Здатність до стрибків	Добре розвинена	Відсутня
Основне середовище	Ґрунт, підстилка, скелі, кора	Ґрунт, підстилка, кора, печери, житла
Основні родини	Machilidae, Meinertellidae	5 сучасних родин
Представник	*Machilis*	*Lepisma*, *Thermobia*



Рисунок 2.9. Лусочниця звичайна (*Lepisma saccharina* Linnaeus, 1758), представник ряду Zygentoma. Фото: Mirko Schoenitz.

Питання для обговорення та самоперевірки

1. Які основні ознаки характеризують клас Insecta Комахи?
2. Які особливості будови тіла є характерними для представників класу Insecta?
3. На які відділи поділяється тіло комахи?
4. Які основні функції виконує голова комахи?
5. Яку роль відіграють вусики у житті та діагностиці комах?
6. Які типи ротових апаратів характерні для комах?
7. Які основні функції грудей у комах?
8. Скільки пар ходильних ніг мають дорослі комахи?
9. Які основні частини входять до складу ноги комахи?
10. Які типи видозмін ніг зустрічаються у комах?
11. Які основні ознаки характеризують крила комах?
12. Що таке жилкування крил і яке воно має значення для систематики?
13. Що таке безкрилі комахи (Apterygota)?
14. Які особливості будови відрізняють Apterygota від крилатих комах?
15. Чому представників Apterygota вважають первиннобезкрилими?
16. Чи характерні для Apterygota личинкові стадії, які різко відрізняються від імаго?
17. Що таке анаморфоз і чи характерний він для окремих представників первиннобезкрилих?
18. Які основні групи традиційно відносять до підкласу Apterygota?
19. Які особливості будови тіла характерні для Protura?
20. Які особливості будови передніх ніг у представників Protura?
21. Яке значення мають передні ноги як органи чуття у Protura?
22. Які особливості будови тіла характерні для Diplura?
23. Яке значення мають парні церки у представників Diplura?
24. Які особливості будови тіла характерні для Collembola?
25. Що таке фуркула у колембол і яку функцію вона виконує?
26. Яку роль виконує колофор у Collembola?
27. Де переважно мешкають представники Apterygota?
28. Яке значення мають Apterygota у ґрунтових екосистемах?
29. Чим живляться представники різних груп Apterygota?
30. Яке значення мають колемболи у процесах ґрунтоутворення та розкладання органічної речовини?
31. Які морфологічні ознаки можна використовувати для діагностики представників Apterygota?
32. Чим Protura, Diplura та Collembola відрізняються за будовою та способом життя?
33. Які особливості розмноження характерні для первиннобезкрилих комах?
34. Яке значення мають представники Apterygota в агроценозах?
35. Чому вивчення будови та систематики Apterygota важливе для фахівців із захисту і карантину рослин?

Тема 2.3. Клас Комахи (Insecta). Підклас Крилаті комахи (Pterygota)

До підкласу **Pterygota** (Крилаті комахи) належать комахи, спільною предковою ознакою яких є наявність крил. У сучасних представників крила можуть бути добре розвиненими, функціонально спеціалізованими, редукованими або повністю втраченими внаслідок вторинної безкрилості. Виникнення крил стало однією з ключових еволюційних інновацій комах, що забезпечила освоєння повітряного середовища та сприяла їхній широкій адаптивній радіації. Pterygota охоплює переважну більшість сучасних видів комах і характеризується значним різноманіттям морфологічних, біологічних та екологічних адаптацій.

Для Pterygota характерні *ектогнатні ротові органи*, тобто ротові придатки розташовані зовні головної капсули. Голова має складні фасеткові очі, у більшості груп також розвинені прості очка. Груди складаються з трьох сегментів; на кожному розташована пара ходильних ніг, а на другому та третьому грудних сегментах первинно містилося по парі крил. У частини комах одна або обидві пари крил редуковані чи відсутні внаслідок вторинної безкрилості.

Крила являють собою бічні вирости грудного відділу з характерною системою жилок. У процесі еволюції сформувалися два основні типи крилатих комах: Palaeoptera та Neoptera.

У представників Palaeoptera крила не можуть складатися над черевцем у типовий для новокрилих спосіб. До цієї групи належать сучасні Ephemeroptera та Odonata. У Neoptera сформувався спеціалізований механізм складання крил, що забезпечив можливість складати їх уздовж або над черевцем у стані спокою.

Розвиток крилатих комах

Постембріональний розвиток Pterygota надзвичайно різноманітний. У частини груп молоді особини – *німфи* – загалом подібні до імаго, але не мають функціональних крил до статевої зрілості. Зачатки крил у них розвиваються зовнішньо, поступово збільшуючись під час послідовних линянь. Такий тип розвитку традиційно називали *неповним перетворенням* (hemimetaboly) або Exopterygota.

Проте терміни Hemimetabola та Exopterygota сьогодні не використовують як назви природної монофілетичної групи, оскільки вони об'єднують кілька еволюційно віддалених ліній. Філогенетично ці комахи розташовані в різних гілках Pterygota – насамперед Palaeoptera, Polyneoptera та Paraneoptera. Тому в сучасній систематиці доцільніше говорити про комах із неповним перетворенням як про біологічний тип розвитку, а не про окремий систематичний таксон.

За неповного перетворення життєвий цикл зазвичай включає три основні стадії: *яйце → німфа → імаго*.

У деяких групах розвиток має специфічні особливості. Наприклад, личинки Ephemeroptera та Odonata істотно відрізняються від імаго, оскільки розвиваються у водному середовищі. У поденок між німфою та імаго є також особлива крилата стадія – *субімаго*.

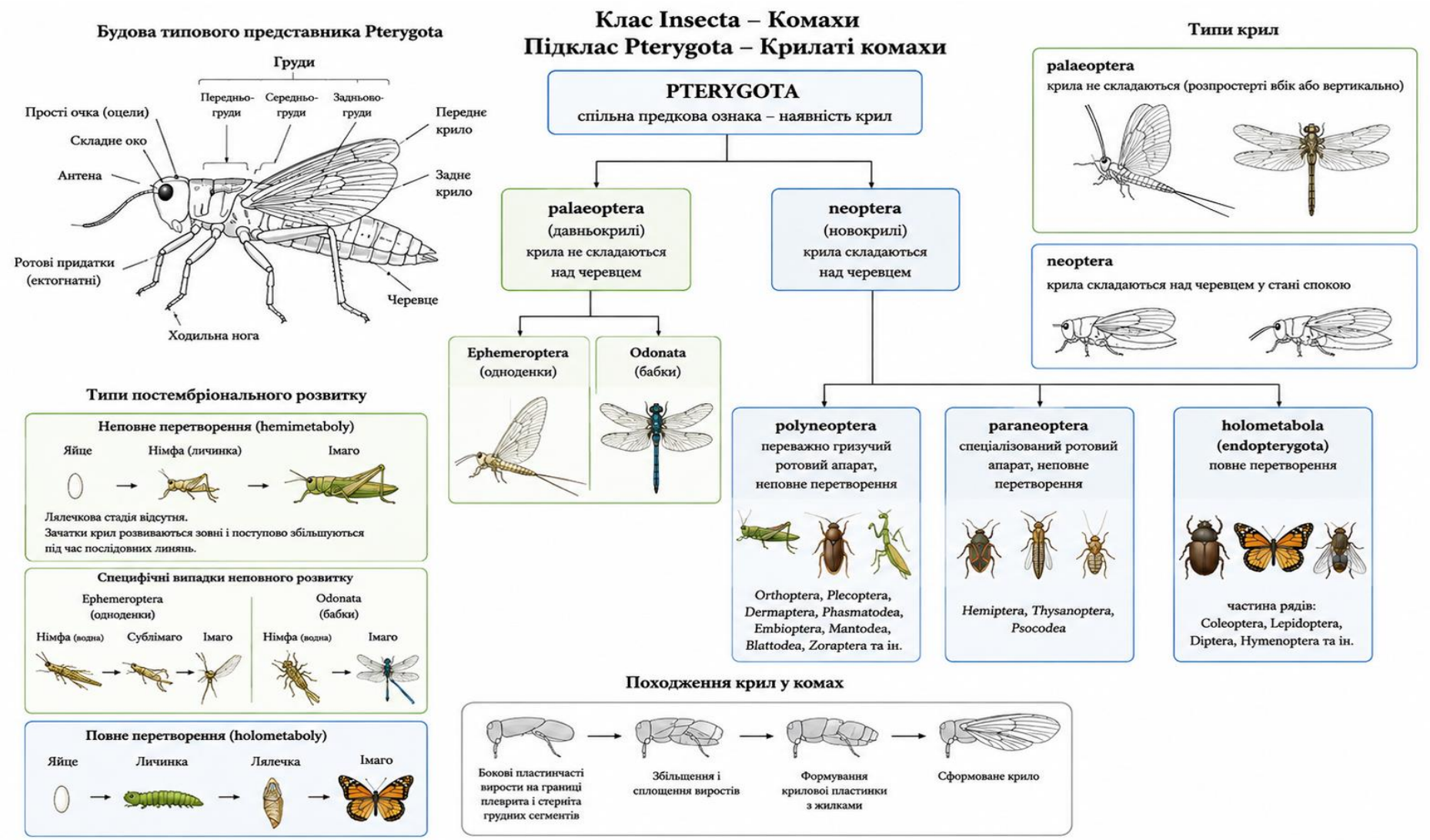


Рисунок 2.10. Основні морфологічні, біологічні та систематичні особливості крилатих комах (Pterygota) (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT).

2.3.1. Ряд Поденки (Ephemeroptera)

Поденки (Ephemeroptera) – давня група крилатих комах, представники якої належать до Palaeoptera (давньокрилих). Це переважно дрібні або середніх розмірів комахи з м'якими покривами тіла. Довжина тіла у більшості видів становить кілька міліметрів, хоча в окремих представників може перевищувати 30 мм.

Голова відносно невелика, з добре розвиненими фасетковими очима; у самців очі часто значно збільшені. *Вусики* короткі, щетинкоподібні. Ротові органи імаго редуковані й функціонально неактивні, тому дорослі поденки не живляться.

Груди добре розвинені. *Крила* перетинчасті, з густою системою жилок; передня пара значно більша за задню. У частини видів задні крила редуковані або повністю відсутні. У стані спокою крила утримуються вертикально над черевцем, що є характерною ознакою поденок. *Черевце* видовжене, зазвичай складається з 10 сегментів і закінчується двома довгими церками та, у більшості видів, непарним кінцевим філаментом. У деяких таксонів кінцевий філамент редукований або відсутній [140-143].

Особливості розвитку

Для поденок характерний своєрідний тип неповного перетворення. Життєвий цикл включає яйце → німфу → субімаго → імаго. Німфи розвиваються виключно у прісних водоймах – річках, струмках, озерах, ставках та інших водних екосистемах. Тривалість стадії німфи залежить від виду й умов середовища та може становити від кількох місяців до кількох років.

Німфи мають добре розвинені ротові органи та живляться переважно детритом, водоростями, бактеріальними обростаннями й іншою органічною речовиною. У них розвинені трахейні зябра, розташування та форма яких є важливими діагностичними ознаками окремих родин і родів. Кількість линянь значна й у різних видів істотно варіює.

Унікальною особливістю Ephemeroptera є поява перед статевозрілим імаго особливої крилатої стадії – *субімаго*. Після виходу з води німфа перетворюється на субімаго, яке вже має функціональні крила, але відрізняється від імаго будовою кутикули, забарвленням та окремими морфологічними ознаками. Після ще одного линяння субімаго перетворюється на статевозріле імаго. Така подвійна крилата стадія є унікальною серед сучасних комах.

Імаго живуть дуже короткий час – від кількох годин до кількох діб. Основною функцією дорослої стадії є розмноження. Після парування самиці відкладають яйця у воду або на її поверхню. У багатьох видів самці та самиці утворюють масові роїння над водоймами, що є характерним явищем для цієї групи.

Екологічне значення. Німфи поденок є важливим компонентом прісноводних екосистем і входять до складу кормової бази риб та інших водних тварин. Вони беруть участь у трансформації органічної речовини та перенесенні енергії в трофічних ланцюгах.

Поденки мають важливе значення для біомоніторингу якості прісних вод. Багато видів чутливі до дефіциту кисню, органічного забруднення та інших змін гідрохімічного режиму, тому їх наявність, чисельність і видовий склад використовують для оцінювання екологічного стану водних екосистем. Водночас ступінь толерантності до забруднення відрізняється між родинами та видами, тому в біоіндикації доцільно використовувати не лише наявність поденок, а й таксономічний склад угруповання.

Поширення та різноманіття. Поденки поширені на всіх континентах, крім Антарктиди, і переважно пов'язані з прісноводними екосистемами. Найбільше різноманіття спостерігається в тропічних і субтропічних регіонах, хоча представники ряду трапляються також у помірних і холодних областях.

Нині відомо понад 4500 описаних видів, понад 500 родів і близько 42 родин; кількість відомих видів продовжує зростати внаслідок описання нових таксонів і перегляду раніше відомих видів [144].

Для України переліки видів також постійно уточнюються. Раніше для української фауни було наведено 97 видів Ephemeroptera, а подальші дослідження доповнювали цей список новими для країни видами; наприклад, *Eurylophella karelica* була вперше зареєстрована в Україні у 2020 р [145,146].

Систематика:

Підклас Pterygota - Крилаті комахи

↓

Інфраклас Palaeoptera – Давньокрилі

↓

Ряд Ephemeroptera – Поденки

Діагностичні ознаки Ephemeroptera:

1. м'які, тонкі покриви тіла;
2. короткі щетинкоподібні вусики;
3. добре розвинені фасеткові очі;
4. ротові органи імаго редуковані та функціонально неактивні;
5. дві пари перетинчастих крил або одна функціональна пара;
6. передні крила значно більші за задні;
7. крила у стані спокою утримуються вертикально над черевцем;
8. видовжене 10-сегментне черевце;
9. два церки та зазвичай непарний кінцевий філамент
10. трахейні зябра на черевці німфи.

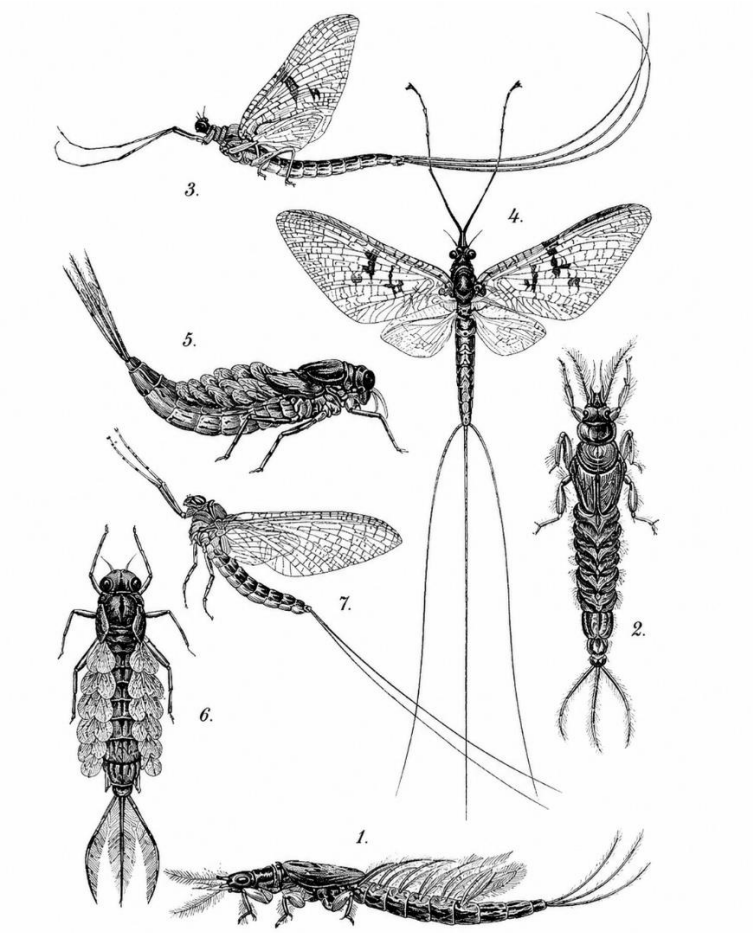


Рисунок 2.11. Німфи та імаго поденок (Ephemeroptera): 1, 2 - *Ephemera varia*, німфа; 3, 4 - *E. varia*, самець імаго; 5, 6 - *Siphlurus alternatus*, німфа; 7 - *S. alternatus*, самець імаго. (ілюстрація L. H. Joutel, 1900).

2.3.2. Ряд Бабки (Odonata)

Бабки (Odonata) – еволюційна лінія крилатих комах, що належить до Palaeoptera (давньокрилих). Для Odonata характерні спеціалізована будова крилового апарату, активний хижий спосіб життя імаго, водний розвиток німф та низка специфічних морфологічних ознак, які відрізняють цей ряд від інших сучасних груп крилатих комах.

Тіло бабок зазвичай видовжене, у різних груп — від стрункого до масивного. Голова велика, рухома, з дуже добре розвиненими фасетковими очима, які займають значну її частину. У багатьох Anisoptera очі широко зближені або стикаються на тім'ї, тоді як у Zygoptera вони чітко розділені. Крім фасеткових очей, на голові розташовані три простих вічка (ocelli). *Вусики* короткі, щетинкоподібні [147-154].

Ротовий апарат гризучого типу, добре розвинений як у німф, так і в імаго. Бабки – активні хижаки. Дорослі особини ловлять здобич у польоті, живлячись переважно іншими комахами. Німфи також хижі й споживають різноманітних водних безхребетних, а великі німфи можуть нападати на пуголовків і дрібних риб.

Крила та політ. У бабок дві пари перетинчастих крил із густою системою поздовжніх і поперечних жилок (рис. 2.12). Передні та задні крила функціонують самостійно, що забезпечує виняткову маневровість польоту. На відміну від більшості Neoptera, бабки не мають механізму складання крил уздовж черевця; у стані спокою крила утримуються розпростертими або, у деяких Zygoptera, частково складеними над тілом.

Для Odonata характерний прямий тип функціонування крилового апарату, за якого польотні м'язи безпосередньо впливають на рух крил через склерити їхньої основи. Польотна мускулатура працює переважно синхронно, тобто кожне скорочення м'яза спричиняється окремим нервовим імпульсом. Це відрізняє бабок від багатьох Neoptera, у яких політ значною мірою забезпечується непрямими асинхронними польотними м'язами.Особливості будови крил, їхньої жилкової системи та безпосереднього зв'язку з польотною мускулатурою забезпечують бабкам можливість зависати, різко змінювати напрямок польоту, рухатися вперед, назад і вбік та незалежно керувати окремими крилами.

Черевце видовжене, зазвичай складається з 10 видимих сегментів і закінчується парними церками та іншими термінальними придатками. У самців формується унікальний для Odonata вторинний копулятивний апарат, розташований на II–III сегментах черевця, тоді як первинний статевий отвір міститься на кінці черевця. Така будова забезпечує характерне для бабок перенесення сперми перед копуляцією.

Розвиток. Розвиток бабок відбувається з неповним перетворенням і включає три основні стадії: яйце → німфа → імаго

Стадія лялечки відсутня. Німфи розвиваються у прісних водоймах – ставках, озерах, річках, струмках, болотах та інших водних біотопах. Тривалість німфальної стадії залежить від виду, температури та умов середовища і може становити від кількох місяців до кількох років.

Німфи істотно відрізняються від імаго морфологією та способом життя. Вони мають добре розвинений гризучий ротовий апарат і спеціалізовану нижню губу, яка утворює *маску* – рухомий орган захоплення здобичі. У Anisoptera газообмін відбувається переважно за допомогою внутрішніх ректальних зябер, тоді як у Zygoptera характерні зовнішні хвостові зяброві придатки.

Після завершення німфального розвитку відбувається останнє линяння, під час якого формується крилате імаго. Дорослі бабки ведуть переважно наземно-повітряний спосіб життя.

Екологічне значення

Odonata є важливим компонентом прісноводних і наземних екосистем. Німфи регулюють чисельність інших водних безхребетних, а дорослі бабки є активними хижаками літаючих комах.

Через залежність від стану водних екосистем бабки широко використовуються в екологічному моніторингу та оцінюванні стану прісноводних біотопів. Водночас індикаторне значення окремих видів різниться, тому для оцінювання стану водойм важливі видовий склад та структура угруповання Odonata [155,156].

Поширення та сучасне різноманіття. Бабки поширені майже в усьому світі, за винятком Антарктиди. Вони заселяють різноманітні прісноводні екосистеми від тропічних водойм до водойм помірних і субарктичних регіонів.

Сучасне різноманіття ряду значно перевищує наведені у старій літературі 4500 видів. За World Odonata List на квітень 2025 року визнавалося 6442 види Odonata, а сучасна філогенетична класифікація на травень 2025 року наводила 6447 видів, 687 родів, 55 родин і 17 надродин. Станом на 2026 рік кількість визнаних видів продовжує змінюватися внаслідок описання нових таксонів і таксономічних ревізій; актуальний World Odonata List у серпні 2026 року наводить близько 6500 видів [156].

Основні діагностичні ознаки Odonata:

1. велика рухома голова;
2. дуже великі фасеткові очі;
3. три простих очка (ocelli);
4. короткі щетинкоподібні вусики;
5. гризучий ротовий апарат;
6. дві пари перетинчастих крил із густим жилкуванням;
7. відсутність механізму складання крил над черевцем, характерного для Neoptera;
8. прямий, високоспеціалізований польотний апарат;
9. синхронна польотна мускулатура;
10. видовжене черевце;
11. у самців — вторинний копулятивний апарат на передніх сегментах черевця;
12. водні хижі німфи;
13. маска як спеціалізований орган захоплення здобичі;
14. у Anisoptera — внутрішні ректальні зябра;
15. у Zygoptera — зовнішні хвостові зяброві придатки

Сучасна систематична структура. На відміну від традиційної схеми з трьома підрядами Zygoptera, Anisoptera та Anisozygoptera, сучасні філогенетичні дослідження трактують внутрішню структуру ряду Odonata дещо інакше.

Ряд Odonata (Бабки):

Zygoptera - рівнокрилі бабки;
Epiprocta:
Epiophlebiidae;
Anisoptera - різнокрилі бабки.

Epiophlebiidae - єдина сучасна родина, що представляє лінію, яку в традиційній систематиці об'єднували під назвою Anisozygoptera. Anisozygoptera у традиційному розумінні не розглядають як окремий сучасний підряд. Представники родини Epiophlebiidae є сестринською групою до Anisoptera; разом ці дві лінії утворюють монофілетичну кладу Epiprocta.

У новому огляді 2026 року (World Odonata List) прийнято 55 сучасних родин Odonata, проте ми

Ряд Odonata (Бабки)

Zygoptera - Рівнокрилі бабки

Родина Calopterygidae - красуні
Родина Lestidae - лютки
Родина Platycnemididae - плосконіжки
Родина Coenagrionidae - стрілки

Epiprocta

Epiophlebiidae (в Україні не представлена)
Anisoptera - Різнокрилі бабки:
Родина Aeshnidae - коромисла
Родина Gomphidae - дідки
Родина Cordulegastridae - кордулегастрові
Родина Corduliidae - кордулії
Родина Libellulidae - справжні бабки

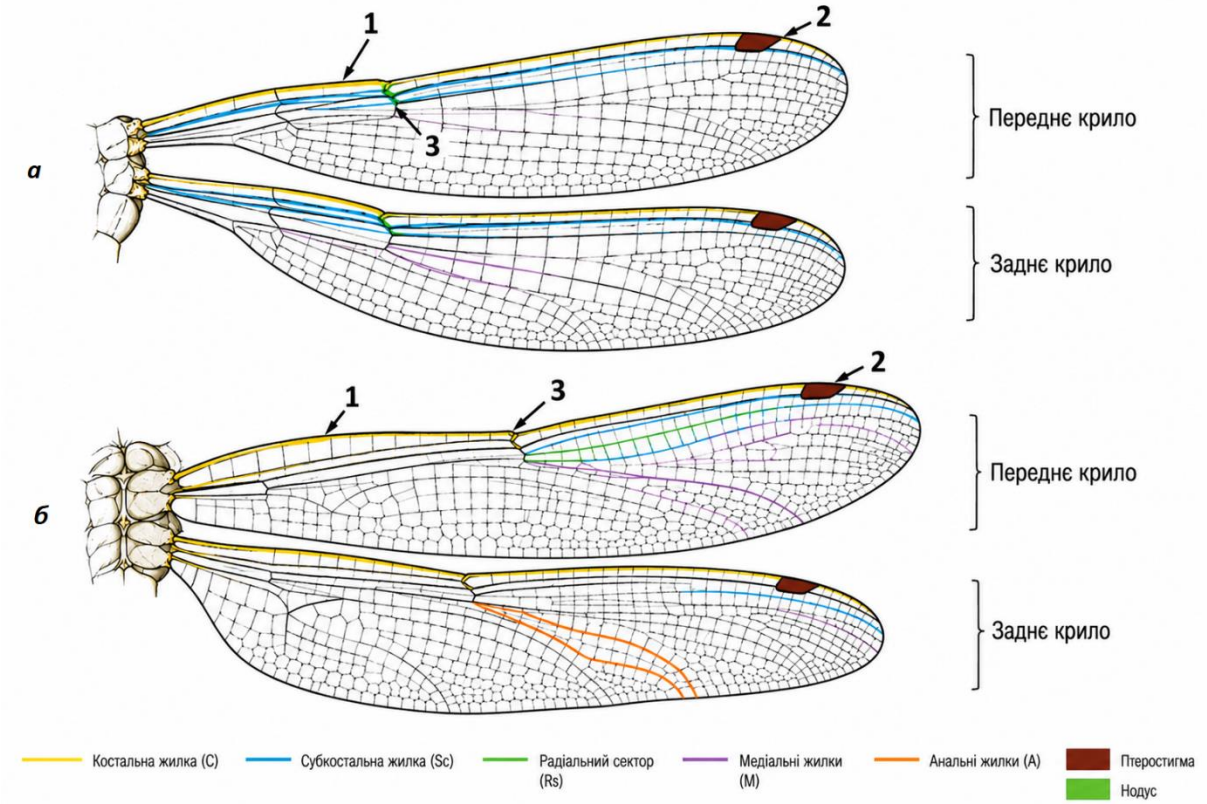


Рисунок 2.12. Крила бабок (Odonata) (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT): а - рівнокрилі бабки (Zygoptera), *Lestes dryas*; б - різнокрилі бабки (Anisoptera), *Aeshna juncea.* 1 - костальна жилка (C), 2 - птеростигма (pterostigma), 3 - нодус (nodus)

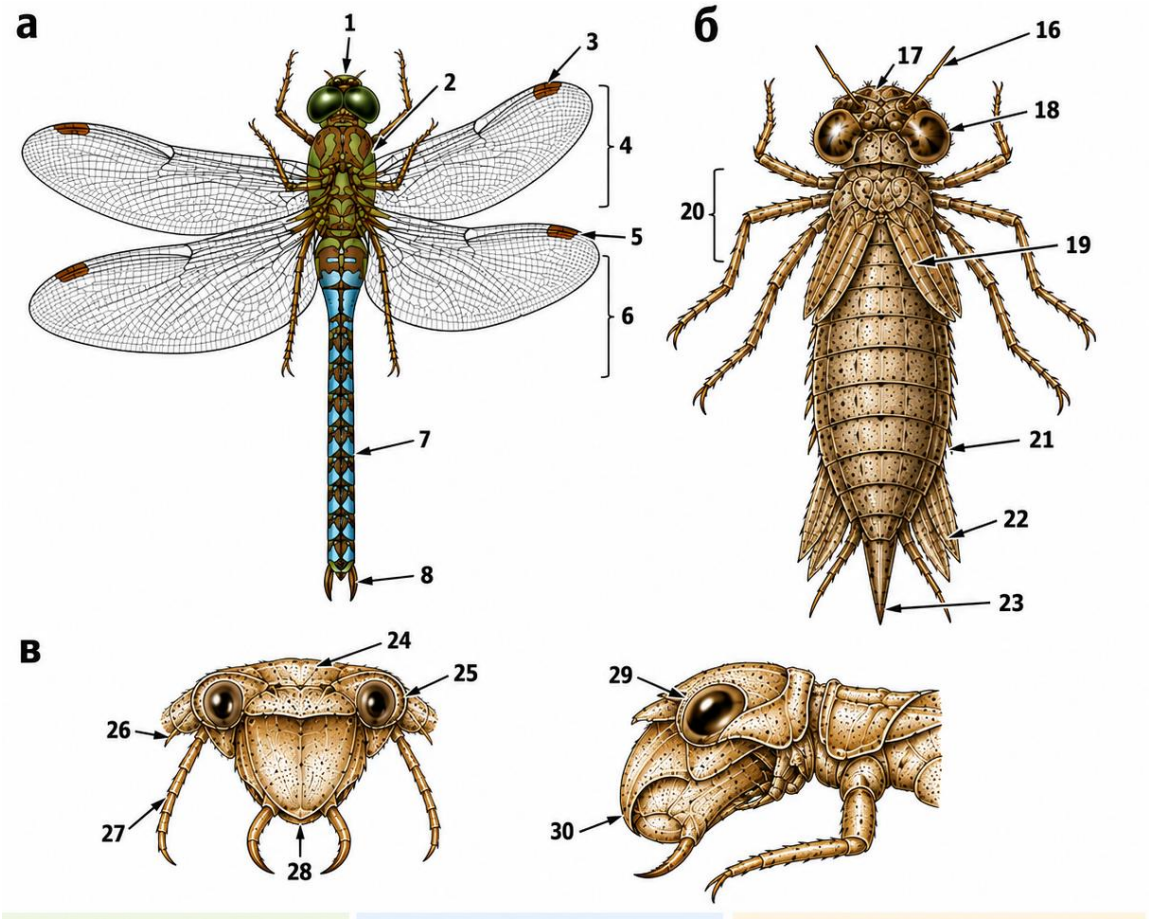


Рисунок 2.13. Особливості будови та розвитку бабок (Odonata) (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT):

А - імаго;
Б - водна німфа;
В - маска - видозмінена нижня губа личинки.
1 – голова, 2 - груди (торакс), 3 - птеростигма переднього крила, 4 - переднє крило, 5 — птеростигма заднього крила, 6 - заднє крило, 7 - черевце. 8 – церки, 16 - вусик (антена), 17 - просте вічко (оцелій), 18 - складне око, 19 - зачатки крил (крила-пластинки), 20 – ноги, 21 – черевце, 22 - листоподібні зяброві пластинки (у Anisoptera - внутрішні ректальні зябра), 23 – церки, 24 - передній край маски, 25 - складне око, 26 - бічний виріст голови, 27 - ногощупик (лабіальний щупик) 28 - кінчики маски (загнуті гачки), 29 - складне око (бічний вигляд), 30 - маска (видозмінена нижня губа, бічний вигляд)

Питання для обговорення та самоперевірки

1. Які основні ознаки характеризують підклас Pterygota Крилаті комахи?
2. Чим Pterygota відрізняються від первиннобезкрилих комах (Apterygota)?
3. Що таке крило комахи та з яких основних частин воно складається?
4. Яке походження мають крила комах?
5. Яку роль відіграють крила у житті комах?
6. Що таке жилкування крил і яке його значення для систематики?
7. Які основні типи жилок виділяють у крилі комах?
8. Які видозміни крил характерні для різних груп Pterygota?
9. Що таке надкрила і для яких комах вони характерні?
10. Що таке напівнадкрила та у яких комах вони трапляються?
11. Що таке лускоподібні крила і для якого ряду вони характерні?
12. Яке значення мають дзижчальця (halteres) у двокрилих?
13. Які особливості будови крил характерні для перетинчастокрилих?
14. Що таке прямокрилі та складені крила і чим вони відрізняються?
15. На які основні групи поділяють крилатих комах за характером розвитку крил?
16. Що таке Exopterygota і які особливості розвитку характерні для цієї групи?
17. Що таке Endopterygota і яка особливість розвитку крил характерна для них?
18. Чим відрізняється неповне перетворення від повного перетворення?
19. Які стадії розвитку проходять комахи з неповним перетворенням?
20. Які стадії розвитку проходять комахи з повним перетворенням?
21. Що таке німфа та чим вона відрізняється від личинки комах із повним перетворенням?
22. Яке значення має лялечка у життєвому циклі комах із повним перетворенням?
23. Які основні ряди комах належать до Pterygota?
24. Які ознаки використовують для визначення систематичного положення крилатих комах?
25. Яке значення має будова ротового апарату для діагностики представників Pterygota?
26. Яке значення має будова вусиків у визначенні крилатих комах?
27. Яке значення має будова ніг для систематичної діагностики Pterygota?
28. Як будова крил допомагає розрізняти основні ряди комах?
29. Які особливості метаморфозу характерні для основних груп Pterygota?
30. Яке значення мають крилаті комахи в природних екосистемах?
31. Яке значення представників Pterygota для сільського господарства?
32. Які ряди крилатих комах містять найбільшу кількість видів-фітофагів?
33. Які ряди Pterygota мають важливе значення як ентомофаги?
34. Які групи крилатих комах мають значення як запилювачі рослин?
35. Чому вивчення систематики, морфології та розвитку Pterygota важливе для фахівців із захисту і карантину рослин?

Тема 2.4. Група Полінеоптери (Polyneoptera)

Polyneoptera – одна з основних еволюційних ліній у складі Neoptera (новокрилих комах). До неї належать переважно комахи з гризучими ротовими апаратами, для яких характерний розвиток із неповним перетворенням: яйце → німфа → імаго. У сучасній систематиці Polyneoptera розглядають як велику філогенетичну групу, до складу якої входять кілька самостійних рядів.

Для представників Polyneoptera характерна *екзоптериготна* будова крилових зачатків: у німф вони формуються зовні у вигляді крилових зачатків, які поступово збільшуються під час линянь. Стадія лялечки відсутня. Водночас у різних рядах ступінь відмінності німф від імаго істотно варіює.

Голова зазвичай має добре розвинені фасеткові очі, вусики різноманітної будови. *Ротові органи* переважно гризучого типу, хоча в окремих еволюційних лініях вони зазнали значних модифікацій.

Груди складаються з трьох сегментів, кожен із яких несе пару ходильних ніг. У крилатих форм крила розташовані на мезо- та метаторакси. Передні крила в різних групах можуть бути шкірястими, ущільненими, перетвореними на надкрила або тегміни, тоді як задні зазвичай перетинчасті та виконують основну функцію під час польоту. У деяких лініях крила вторинно редуковані або повністю втрачені.

Черевце, як правило, має церки, будова яких є важливою діагностичною ознакою окремих рядів. У багатьох груп розвинений яйцеклад, а в деяких самців можуть бути спеціалізовані черевні придатки.

Polyneoptera демонструють надзвичайне різноманіття способів життя. Серед них є наземні, підземні, деревні, водні та деревоїдні форми. Представники групи можуть бути рослиноїдними, хижими, всеїдними, сапрофагами або детритофагами. До Polyneoptera належать як вільноживучі комахи, так і високоспеціалізовані групи, пов’язані з певними типами середовища.

Polyneoptera

- Plecoptera - веснянки
- Dermaptera - вуховертки
- Zoraptera - зораптери
- Core Polyneoptera
  - Orthoptera - прямокрилі
  - Blattodea - таргани + терміти
  - Mantodea - богомоли
  - Phasmatodea - паличники
  - Embioptera - ембії
  - Grylloblattodea – грилоблатиди*
  - Mantophasmatodea – мантофазматиди*

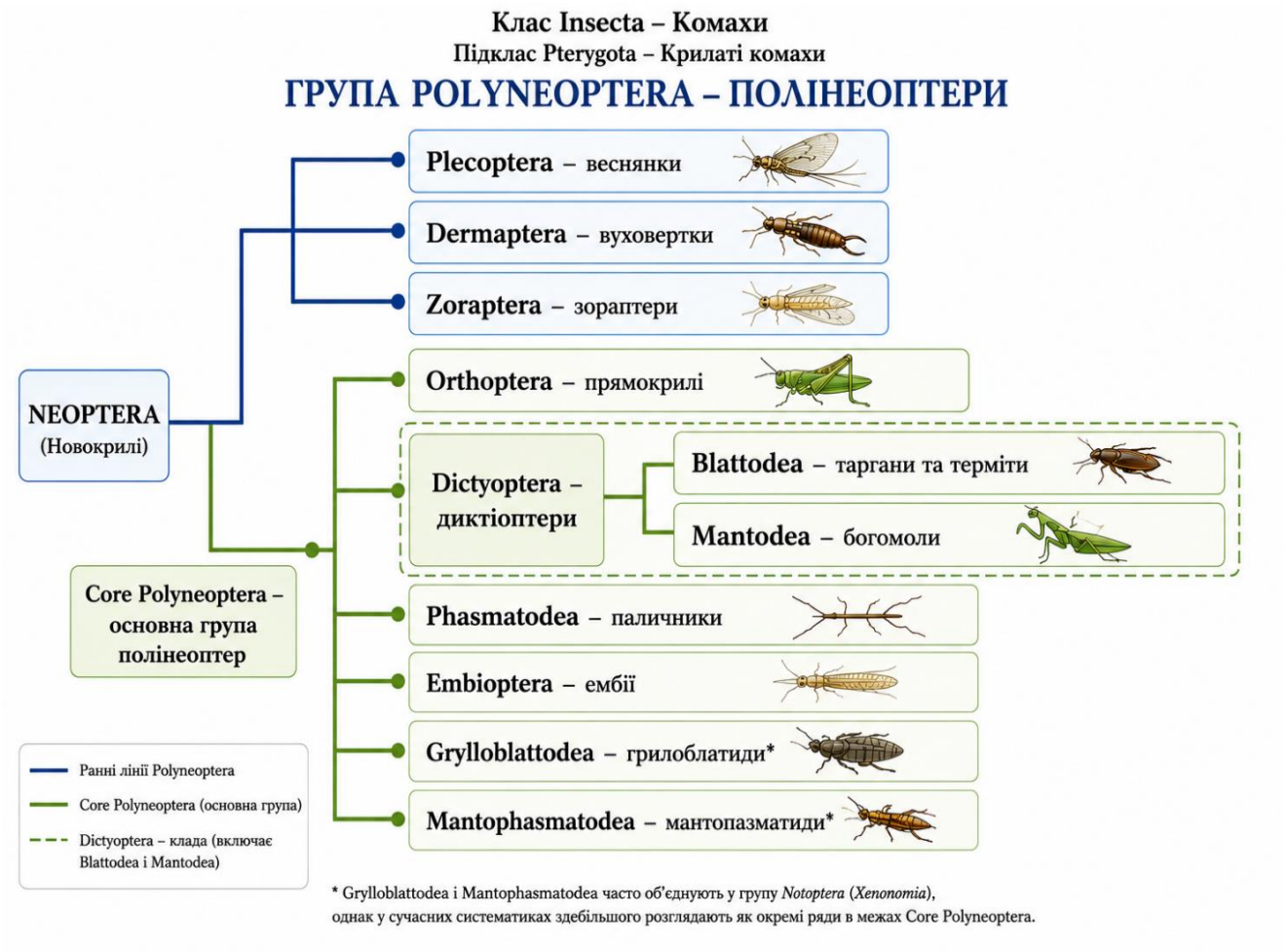


Рисунок 2.14. Сучасний поділ групи Polyneoptera на основні еволюційні лінії(рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT)

2.4.1. Ряд Веснянки (Plecoptera)

Plecoptera – давня група Polyneoptera, представники якої тісно пов'язані з прісноводними екосистемами. У сучасній фауні це переважно невеликі або середніх розмірів комахи з м'яким тілом і двома парами перетинчастих крил. Задні крила мають добре розвинену анальну ділянку та можуть складатися віялоподібно. Передні крила зазвичай вузькіші й у стані спокою лежать над черевцем.

Голова добре розвинена, ротові органи гризучого типу, але в дорослих особин вони часто функціонують слабко. Вусики довгі, ниткоподібні. Очі складні, у багатьох видів є прості вічка. Черевце видовжене, зазвичай із парою членистих церок.

Життєвий цикл веснянок характеризується неповним перетворенням. Яйця відкладаються у воду, а німфи розвиваються виключно у прісноводних водоймах. Німфи зовні нагадують дорослих особин, але не мають функціональних крил. Їхнє тіло пристосоване до життя у воді: воно сплощене, ноги добре розвинені, а дихання здійснюється за допомогою трахейних зябер або через поверхню тіла залежно від групи.

Більшість німф Plecoptera мешкає у холодних, добре аерованих проточних водоймах. Висока потреба в розчиненому кисні обмежує їх поширення переважно чистими річками та струмками. Молодші німфи багатьох видів живляться водоростями, детритом та іншою органічною речовиною. У старших віках частина видів переходить до хижого або всеїдного живлення та споживає дрібних водних безхребетних.

Дорослі веснянки зазвичай живуть недовго. Вони малорухливі, часто тримаються на каменях, стовбурах і прибережній рослинності. Політ у багатьох видів слабкий. Для комунікації характерна вібраційна сигналізація: особини передають сигнали через субстрат, постукуючи черевцем.

Plecoptera мають винятково важливе біоіндикаційне значення. Їхні німфи чутливі до органічного забруднення та зниження концентрації кисню, тому наявність певних видів веснянок використовують для оцінювання екологічного стану водних екосистем.

У світі відомо близько 3000 видів веснянок. Ряд Plecoptera об'єднує 17 сучасних родин, які належать до двох основних еволюційних ліній — Arctoperlaria та Antarctoperlaria. У складі Arctoperlaria виділяють дві великі групи - Euholognatha та Systellognatha. Найбільше різноманіття спостерігається в прохолодних гірських та помірних регіонах. У природних екосистемах веснянки відіграють важливу роль у перетворенні органічної речовини та входять до складу кормових ланцюгів прісноводних угруповань.

Ряд Plecoptera - Веснянки

Підряд Arctoperlaria

Інфраряд Euholognatha:

Родина Capniidae - капніїди
Родина Leuctridae - лейктриди
Родина Nemouridae -немуриди
Родина Notonemouridae - нотонемуриди
Родина Taeniopterygidae – таеніоптеригіди
Scopuridae – скопуриди*

*Інфраряд Systellognath*а:

Родина Chloroperlidae - хлороперліди
Родина Kathroperlidae - катроперліди
Родина Perlidae - перліди
Родина Perlodidae - перлодиди
Родина Peltoperlidae - пельтоперліди
Родина Pteronarcyidae - птеронарциїди
Родина Styloperlidae - стилоперліди

Підряд Antarctoperlaria

Родина Austroperlidae — австроперліди
Родина Diamphipnoidae — діамфіпноїди
Родина Eustheniidae — евстеніди
Родина Gripopterygidae — гріпоптеригіди

*Scopuridae не відносять однозначно ні до Euholognatha, ні до Systellognatha; у сучасній класифікації її подають окремо всередині Arctoperlaria.

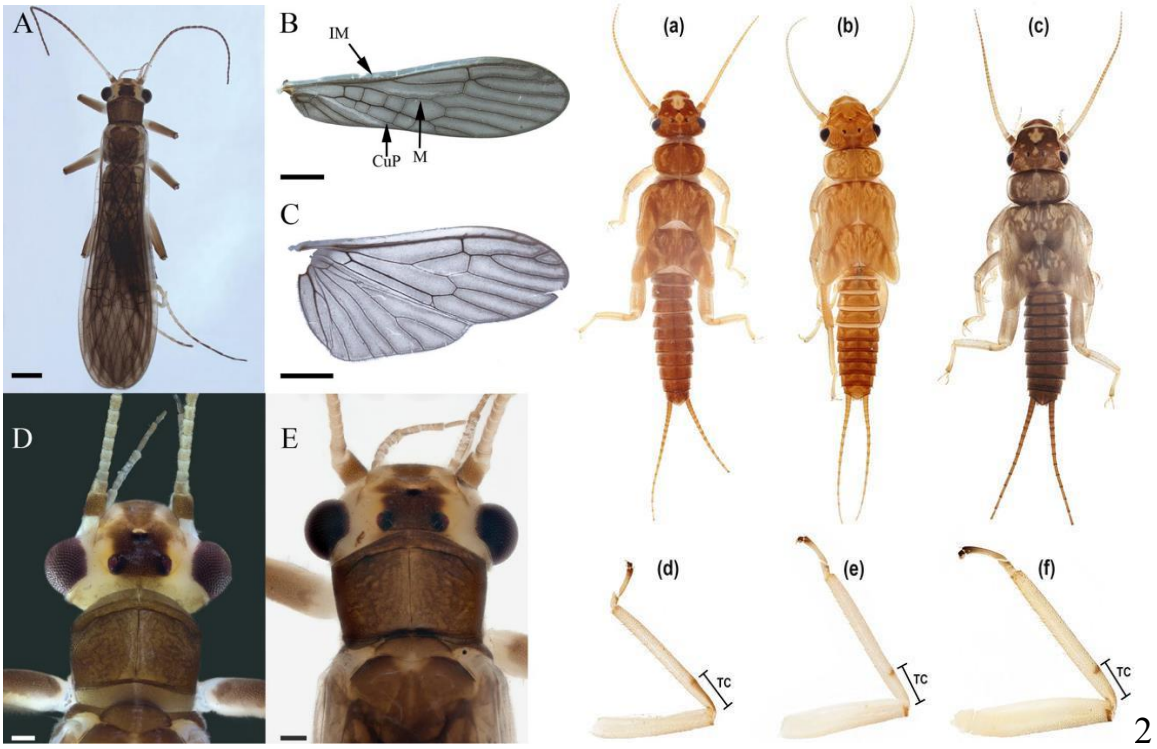


Рисунок 2.16. Морфологічна будова веснянки (Plecoptera): 1- імаго, 2 - німфи. Автор: Dora Takiya Bonadio, 2018.

A - *Perla sp.* (Perlidae), імаго, дорсальний вигляд.

B - переднє крило *Nemoura cinerea* (Nemouridae): IM - інтеркалярна жилка, CuP - кубіто-постальні жилки, M - медіальна жилка.

C - заднє крило *Nemoura cinerea* (Nemouridae).

D - лапка *Nemurella sp*. (Nemouridae).

E - лапка *Perla sp*. (Perlidae).

a–c - німфи різних представників Plecoptera, дорсальний вигляд;

d–f - задні ноги німф різних представників Plecoptera;

2.4.2. Ряд Вуховертки (Dermaptera)

Dermaptera – своєрідна група Polyneoptera, представники якої легко розпізнаються за характерними церками, перетвореними на щипці.

Тіло зазвичай видовжене й дещо сплощене. *Голова* прогнатична, ротовий апарат гризучого типу. *Вусики* довгі, ниткоподібні, очі добре розвинені, прості вічка у більшості сучасних форм відсутні.

Передні крила, якщо вони розвинені, сильно вкорочені та перетворені на тегміни, які прикривають основу черевця. *Задні крила* великі, перетинчасті, напівкруглі та мають складну систему складок, що дозволяє розміщувати їх під короткими передніми крилами. У деяких видів крила редуковані або відсутні.

Найхарактернішою ознакою ряду є кінцеві церки, які утворюють щипцеподібний апарат. Їх форма істотно відрізняється у самців і самиць та може мати значення для розпізнавання видів. Щипці використовуються під час захисту, взаємодії між особинами, а також можуть брати участь у процесах розгортання крил.

Вуховертки розвиваються з неповним перетворенням. Самиця відкладає яйця в укриття та в багатьох видів охороняє кладку. Німфи проходять кілька линянь і поступово набувають ознак імаго. Для Dermaptera характерна добре виражена батьківська турбота, що є відносно рідкісним явищем серед комах із неповним перетворенням.

За способом живлення вуховертки різноманітні. Серед них є всеїдні, рослиноїдні, детритофаги та хижі форми. Вони живляться рослинними рештками, плодами, грибами, дрібними безхребетними та іншою органічною речовиною. Тому їх роль в екосистемах може бути як консументною, так і санітарною.

Найвідомішим представником є *Forficula auricularia* - вуховертка звичайна, поширена в багатьох регіонах світу. Вид легко пристосовується до різних умов і часто трапляється в садах, на городах та інших антропогенних територіях.

Філогенетичне положення Dermaptera всередині Polyneoptera тривалий час залишалося дискусійним. Нові філогеномні дослідження 2026 року підтримують близькість Dermaptera та Plecoptera, об’єднуючи їх у сестринську лінію відносно інших основних Polyneoptera.

Ряд Dermaptera Вуховертки

РодинаAnisolabididae - анізолабіди
Родина Apachyidae - апахіїди
Родина Arixeniidae - аріксенієві
Родина Chelisochidae - хелісохіди
Родина Diplatyidae - диплатіїди
Родина Forficulidae - форфікуліди
Родина Haplodiplatyidae - гаплодиплатіїди
Родина Hemimeridae - гемімериди
Родина Karschiellidae - каршієліди
Родина Labiduridae - лабідуриди
Родина Pygidicranidae - пігідікранові
Родина Spongiphoridae – спонгіфориди

а б в

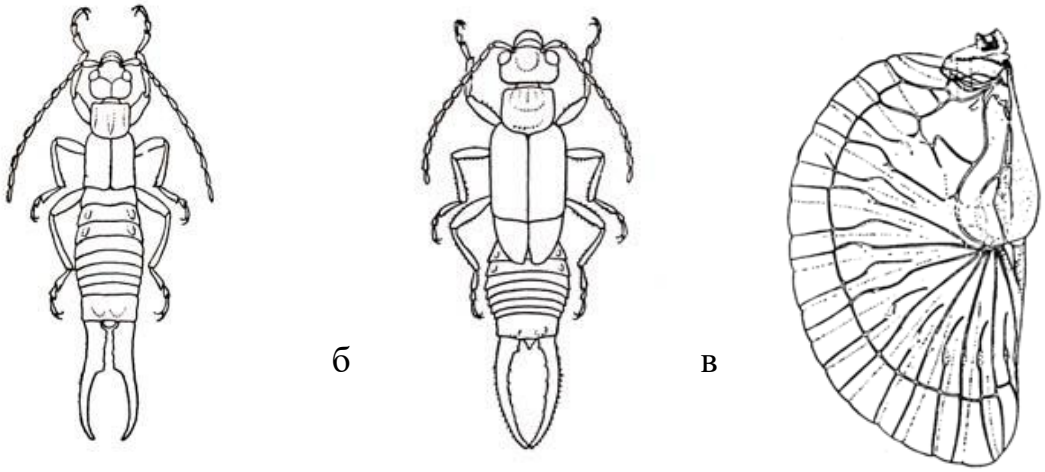


Рис. 2.17. Dermaptera, Zoraptera (за Бей-Бієнком,): а – *Forficula tomis*, б – *Labia minor*, в – розправлене крило вуховертки

2.4.3. Ряд Паличники (Phasmatodea)

Phasmatodea – спеціалізована група рослиноїдних Polyneoptera, представники якої відомі винятковою здатністю до мімікрії рослин. Форма тіла багатьох видів нагадує гілочки, пагони або листки, завдяки чому комахи стають малопомітними серед рослинності. Така форма захисного забарвлення та морфологічної мімікрії є однією з найвиразніших адаптацій групи.

Тіло паличників зазвичай видовжене, циліндричне або сплощене. *Голова* невелика, ротовий апарат гризучого типу. *Вусики* добре розвинені, багаточленикові, кількість члеників варіює залежно від виду. *Ноги* довгі, ходильні, лапки п'ятичленикові, з парою кігтиків та аролієм. У багатьох видів крила повністю відсутні, хоча серед паличників існують і крилаті форми.

Розвиток відбувається за типом неповного перетворення. Німфи загалом нагадують дорослих особин, але мають менші розміри та недорозвинені крила або їх зачатки. Після кількох линянь формується статевозріле імаго.

Основу живлення становлять листки дерев і чагарників. Паличники здебільшого ведуть малорухомий спосіб життя й активні переважно вночі. Удень вони залишаються нерухомими на кормових рослинах, використовуючи маскувальне забарвлення та форму тіла.

Важливою особливістю Phasmatodea є різноманітність способів розмноження. У частини видів поширений партеногенез, за якого самиці можуть давати потомство без запліднення. У деяких популяціях самці рідкісні або повністю відсутні. Яйця часто мають тверду оболонку та зовнішньо нагадують насіння рослин, що також є формою захисної адаптації.

Втрата кінцівок не завжди є фатальною для молодих паличників: у процесі наступних линянь можливе відновлення втрачених кінцівок. Здатність до регенерації поступово зменшується в міру наближення до імагінальної стадії.

Phasmatodea переважно поширені в тропічних і субтропічних регіонах. Відомо близько 3000 сучасних видів. Для людини більшість видів практичного значення не має, однак у природних екосистемах вони є важливими консументами рослин і кормовими об'єктами для птахів, плазунів та хижих безхребетних.

Ряд Паличники (Phasmatodea)

Родина Agathemeridae - агатемериди
Родина Anisacanthidae - анізакантиди
Родина Aschiphasmatidae - асхіфазматиди
Родина Bacillidae - бациліди
Родина Diapheromeridae - діафероме риди
Родина Heteronemiidae - гетеронемії ди
Родина Heteropterygidae - гетероптеригіди
Родина Lonchodidae - лонходиди
Родина Phasmatidae - фазматиди
Родина Pseudophasmatidae - псевдофазматиди
Родина Phylliidae - філії ди (листовидки)
Родина Timematidae - тимематиди

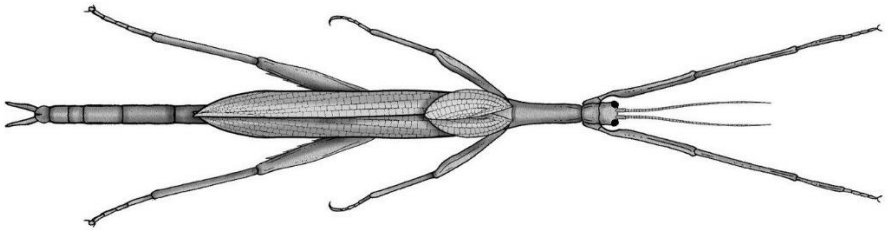


Рисунок 2. 18. Паличник (Phasmatodea), доросла комаха. (за Brunner von Wattenwyl, 1907).

2.4.4. Ряд Ембії (Embioptera)

Embioptera, або ембії, – невеликий своєрідний ряд Polyneoptera, представники якого відомі здатністю створювати шовкові галереї та трубки.

Ембії – невеликі комахи з видовженим циліндричним тілом, довжина якого у різних видів становить приблизно 4–20 мм. Кінцівки ходильні, з тричлениковою лапкою. Передня пара кінцівок із прядильними залозами у великому першому членику лапок. Шовк продукують як самиці, так і самці, а також німфи.

Ротовий апарат гризучого типу, вусики ниткоподібні. Крила розвинені переважно у самців; у самиць багатьох видів вони відсутні. Крилаті самці можуть залишати колонію та здійснювати розселення.

Особливістю біології Embioptera є колоніальний спосіб життя. Комахи будують шовкові покриви на поверхні ґрунту, під камінням, у листковій підстилці, на корі дерев або серед рослинності. Галереї забезпечують захист від хижаків, несприятливих умов середовища та висихання.

Живлення переважно рослиноїдне або детритофагічне. Ембії споживають водорості, лишайники, частинки рослин та органічний матеріал, що знаходиться на поверхні субстрату. Завдяки життю у шовкових галереях вони можуть використовувати мікросередовища, недоступні для багатьох інших комах.

Розвиток відбувається без лялечки. Німфи зовні подібні до дорослих особин і після кількох линянь досягають статевої зрілості. Самки часто залишаються в колонії, тоді як крилаті самці виконують функцію розселення.

Embioptera поширені переважно у тропічних і субтропічних регіонах усіх континентів, хоча окремі види заходять у теплі помірні області. Нині відомо близько 450 видів. Ембії мають значення для вивчення еволюції соціальної поведінки, шовковиділення та адаптації комах до мікросередовищ.

У сучасній систематиці ряд включає 13 родин.

Ряд Embioptera (Ембії)

Родина Andesembiidae - андесембіїди
Родина Anisembiidae - анісембіїди
Родина Archembiidae - архембіїди
Родина Australembiidae - австралембіїди
Родина Clothodidae - клотоїди
Родина Embiidae - ембіїди
Родина Embonychidae - ембоноїхіди
Родина Notoligotomidae - нотоліготоміди

Родина Oligotomidae - оліготоміди
Родина Ptilocerembiidae - птілоцерембіїди
Родина Scelembiidae - сцелембіїди
Родина Teratembiidae - тератембіїди
Родина Paedembiidae - педембіїди

2.4.5. Ряд Богомоли (Mantodea)

Mantodea – спеціалізована група хижих Polyneoptera, характерною ознакою якої є перетворення передньої пари ніг на хапальні, або рапторні, кінцівки. Саме ця особливість визначає характерну зовнішність богомолів та їхній спосіб полювання.

Голова богомолів велика, трикутна, рухома. Вона здатна значно повертатися відносно грудей, що розширює поле зору хижака. Складні очі добре розвинені, у більшості видів наявні три прості вічка. *Ротовий апарат* гризучого типу.

Передньогруди видовжені та рухомо з'єднані з головою. *Передні ноги* спеціалізовані для захоплення здобичі: тазики та стегна видовжені, а гомілки мають ряд гострих шипів. Під час полювання гомілка складається до стегна, утворюючи своєрідну «пастку». Сучасні дослідження показують, що механіка хапального руху передніх ніг богомолів є складним комплексом швидких рухів, у якому важливу роль відіграють морфологія кінцівки та координація її сегментів.

Передні крила зазвичай шкірясті або дещо ущільнені, *задні* – перетинчасті, широкі. Проте серед богомолів широко поширена редукція крил, особливо у самиць деяких груп. У багатьох видів спостерігається виражений статевий диморфізм: самці часто менші й мають краще розвинені крила.

Розвиток відбувається за типом неповного перетворення. Самиця відкладає яйця в *оотеку* – захисну капсулу, яка формується із секретів статевих залоз і швидко твердне після відкладання. З оотеки виходять німфи, подібні до дорослих особин.

Богомоли – переважно засадні хижаки. Вони тривалий час залишаються нерухомими, використовуючи захисне забарвлення, а після наближення здобичі здійснюють швидкий захоплювальний рух. Основу раціону становлять комахи та інші членистоногі, а великі види можуть нападати на дрібних хребетних.

Mantodea мають важливе значення як хижаки наземних екосистем. У сучасній систематиці богомоли разом із тарганами та термітами належать до Dictyoptera. Терміти при цьому не розглядаються як окремий еволюційний ряд, а є спеціалізованою лінією всередині Blattodea.

У сучасній систематиці ряд Mantodea включає близько 30 родин, об'єднаних у 16 надродин. Найбільш різноманітними є родини Mantidae, Hymenopodidae, Empusidae, Amorphoscelidae, Nanomantidae та ін. У фауні України богомоли представлені родиною Mantidae.

Ряд Mantodea (Богомоли)

Надродина Chaeteessoidea

Родина Chaeteessidae - хаетесіди

Надродина Acanthopoidea

Родина Acanthopidae - акантопіди
Родина Angelidae - ангеліди
Родина Coptopterygidae - коптоптеригіди
Родина Liturgusidae - літургіди
Родина Photinaidae - фотиніди

Надродина Thespoidea

Родина Thespidae - теспіди

Надродина Chroicopteroidea

Родина Chroicopteridae - хройкоптериди

Надродина Epaphroditoidea

Родина Epaphroditidae - епафродитиди
Родина Majangidae - маджангіди

Надродина Eremiaphiloidea

Родина Amelidae - амеліди
Родина Eremiaphilidae - еремiафіліди
Родина Rivetinidae - ріветінові
Родина Toxoderidae - токсодериди

Надродина Galinthiadoidea

Родина Galinthiadidae - галінтіадиди

Надродина Gonypetoidea

Родина Gonypetidae - гоніпетиди

Надродина Haanioidea

Родина Haaniidae - хааніїди

Hoplocoryphoidea

Hoplocoryphidae - хоплокорифіди

Надродина Hymenopodoidea

Empusidae - емпузиди
Hymenopodidae - гіменоподиди

Надродина Mantoidea

Родина Dactylopterygidae - дактілоптеригіди
Родина Deroplatyidae - дероплатиди
Родина Mantidae - богомолові

Надродина Miomantoidea

Родина Miomantidae - міомантові

Надродина Nanomantoidea

Родина Amorphoscelidae - аморфосцелиди
Родина Leptomantellidae - лептомантелліди
Родина Nanomantidae - наномантові

Надродина Metallyticoidea

Родина Metallyticidae - металітициди

Надродина Mantoidoidea

Родина Mantoididae – мантоїди

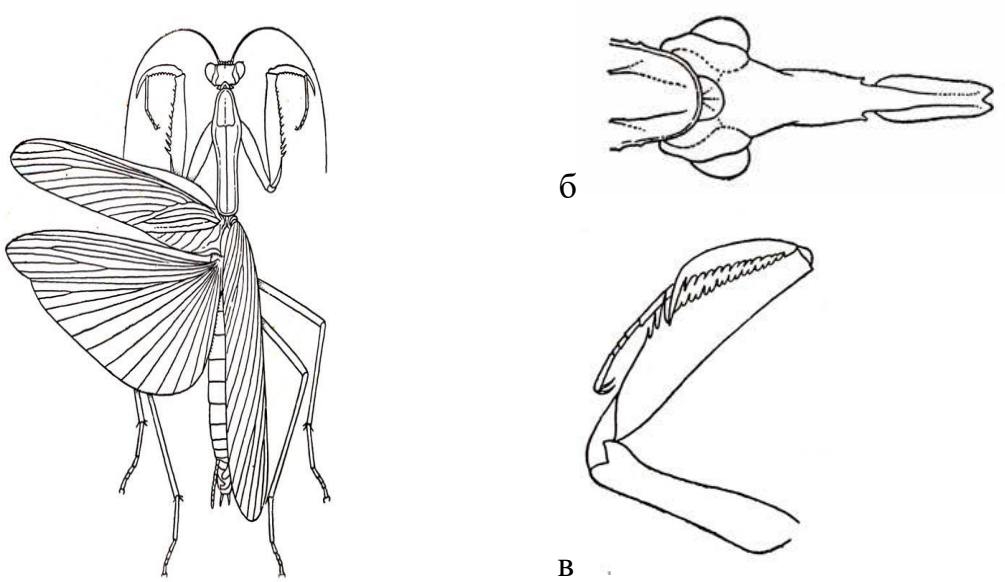


Рисунок 2.19. Mantoptera: а – імаго *Mantis religiosa* (Linnaeus, 1758), б – передня нога *M. religiosa*, в – голова *Empusa fasciata* Brullé, 1832 (за Бей-Бієнком).

2.4.6. Ряд Таргани та Терміти (Blattodea)

Blattodea – група Polyneoptera, до якої належать таргани та терміти. Сучасні молекулярні та морфологічні дослідження показали, що терміти походять від тарганоподібних предків і є частиною еволюційної лінії Blattodea. Тому назву Isoptera доцільно використовувати для позначення термітів як спеціалізованої групи, але не як окремого сучасного ряду.

Таргани мають переважно дорсовентрально сплощене тіло, що є важливою адаптацією до життя в щілинах, під корою, камінням, у підстилці та інших укриттях. *Голова* гіпогнатична, у деяких представників може бути частково прогнатичною, зверху значною мірою прикрита передньоспинкою. *Вусики* довгі, ниткоподібні, багаточленикові. *Ротовий апарат* гризучого типу, добре розвинений. Фасеткові очі зазвичай великі; у деяких видів вони можуть бути редукованими. Важливу роль в орієнтації та сприйнятті сигналів навколишнього середовища відіграють численні механорецептори й хеморецептори, зокрема на вусиках і церках.

Передні крила у крилатих тарганів перетворені на щільні шкірясті тегміни, які прикривають черевце та задні крила. *Задні крила* перетинчасті, з добре розвиненою анальною ділянкою; у стані спокою вони складаються віялоподібно під передніми крилами. У багатьох видів крила частково редуковані або повністю відсутні; ступінь їх розвитку може відрізнятися також у самців і самок.

Ноги бігального типу, пристосовані до швидкого пересування. Лапка складається з п'яти члеників (5-членикова) і закінчується парою кігтиків; між ними розташована аролія, яка сприяє пересуванню по гладких поверхнях. На ногах розвинені численні шипи та сенсорні структури.

Черевце складається з 10 видимих сегментів, на кінці несе парні церки, які виконують переважно сенсорну функцію. У самиць вони зазвичай коротші, ніж у самців. Яйця відкладаються в *оотеку* – спеціальну яйцеву капсулу, утворену

секретами статевих залоз. Для тарганів характерне пряме або неповне перетворення: яйце → німфа → імаго; німфи загалом подібні до дорослих особин, але не мають повністю сформованих крил і статевої зрілості.

Розвиток відбувається за типом неповного перетворення. Яйця відкладаються групами в оотеки або, залежно від групи, розвиваються в особливих структурах статевої системи самиці. Німфи подібні до дорослих, але менші за розміром і не мають повністю розвинених крил та статевих органів.

Таргани є переважно всеїдними, хоча існують спеціалізовані рослиноїдні та детритофагічні форми. Вони відіграють значну роль у розкладанні органічних решток. У природних екосистемах таргани є важливими компонентами ланцюгів живлення та беруть участь у кругообігу речовин.

Частина тарганів є синантропними. Найвідоміші види - *Blattella germanica*, *Periplaneta americana* та *Blatta orientalis*. Вони можуть пошкоджувати харчові продукти та забруднювати їх мікроорганізмами. Водночас переважна більшість видів тарганів не пов'язана з людиною та мешкає у природних екосистемах.

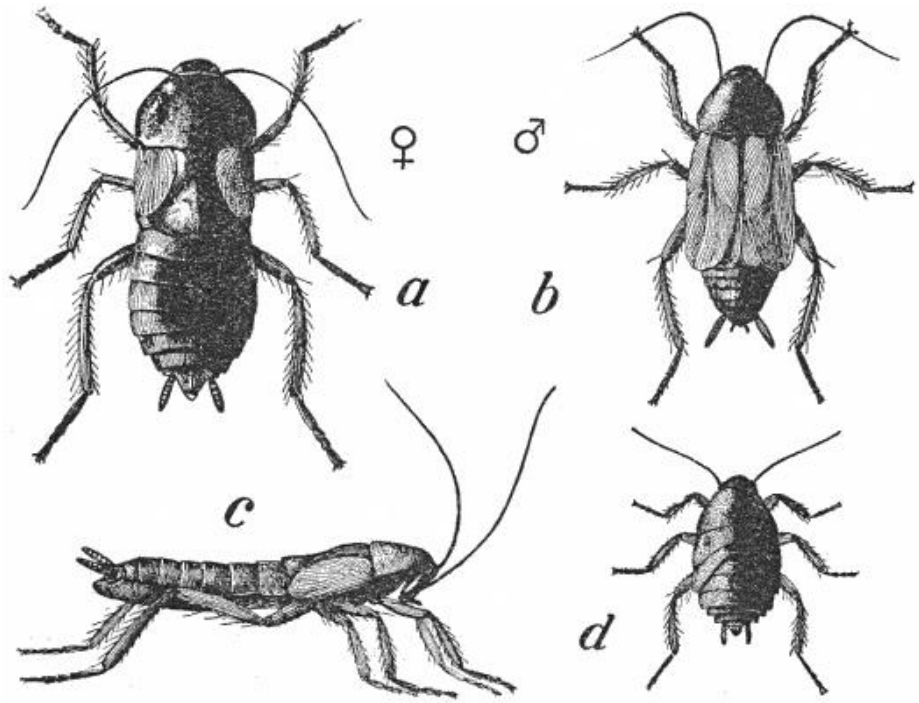


Рисунок 2.20. Чорний тарган (*Blatta orientalis* Linnaeus, 1758): a - самиця; b - самець; c - вигляд збоку; d - молода особина. (за Marlatt).

Окрему еволюційну лінію становлять **терміти** – високосоціальні комахи, для яких характерні колоніальний спосіб життя, кастова диференціація, спільне вирощування потомства та складна система комунікації. Терміти відіграють винятково важливу роль у тропічних екосистемах як споживачі та перетворювачі мертвої деревини й іншої органічної речовини. У сучасній систематиці їх розглядають усередині Blattodea.

Ряд Blattodea Таргани та терміти

- надродина Blaberoidea
  - Blattellidae
  - Pseudophyllodromiidae
  - Ectobiidae
  - Nyctiboridae
  - Blaberidae
- надродина Corydioidea
  - Corydiidae
  - Nocticolidae
- надродина Blattoidea
  - Cryptocercidae родина деревних тарганів
  - група/клада Blattoidae
    - Anaplectidae
    - Blattidae
    - Lamproblattidae
    - Oulopterygidae
    - Tryonicidae
  - група/клада Termitoidae

Ряд Blattodea Таргани та терміти

Надродина Blaberoidea

Родина Blattellidae - блателіди
Родина Pseudophyllodromiidae - псевдофілодроміїди
Родина Ectobiidae - ектобіїди
Родина Nyctiboridae - ніктибориди
Родина Blaberidae - блабери / блаберйди

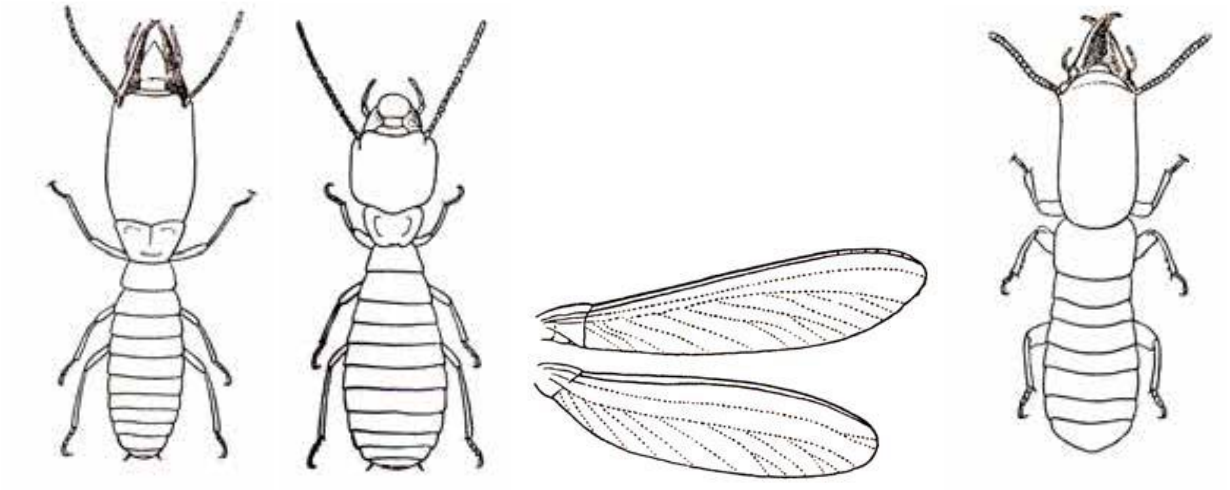
Надродина Corydioidea

Родина Corydiidae - коридіїди
Родина Nocticolidae - ноктиколіди

Надродина Blattoidea

Родина Cryptocercidae - криптоцерциди
Клада Blattoidae
Родина Anaplectidae - анаплектіди
Родина Blattidae - блаттиди
Родина Lamproblattidae - лампроблаттиди
Родина Oulopterygidae - оулоптеригіди
Родина Tryonicidae - тріоніциди
Клада Termitoidae – терміти
Родина Mastotermitidae - мастотермітиди
Родина Archotermopsidae - архотермопсиди
Родина Hodotermitidae - ходотермітиди

Родина Stolotermitidae - столотермітиди
Родина Kalotermitidae - калотермітиди
Родина Stylotermitidae - стилотермітиди
Родина Rhinotermitidae - ринотермітиди
Родина Heterotermitidae - гетеротермітиди
Родина Psammotermitidae - псаммотермітиди
Родина Termitogetonidae - термітогетоніди
Родина Serritermitidae - серріттермітиди
Родина Termitidae – термітиди



а *б* *в* *г*

Рисунок 2.21. Isoptera: а – солдат *Reticulitermes lucifugus* (Rhinotermitidae), б – робочий *R. lucifugus*, в – крила самиці *R. lucifugus*, г – солдат *Kalotermes flavicollis* (Kalotermitidae) (за Шопаром).

2.4.7. Ряд Грилоблатиди (Grylloblattodea)

Grylloblattodea - невеликий і морфологічно своєрідний ряд Polyneoptera, відомий переважно під назвами грилоблатиди, льодяні або скельні повзуни. Це малорухливі наземні комахи, пристосовані до життя в умовах низьких температур.

Тіло видовжене, сплощене, зазвичай безкриле. *Голова* добре розвинена, ротовий апарат гризучого типу. *Вусики* довгі, ниткоподібні. *Ноги* ходильні, без виражених спеціалізацій для стрибання чи польоту. *Черевце* видовжене, з парою церок.

Особливістю грилоблатид є їхня холодостійкість. Вони активні за низьких температур і часто трапляються поблизу льодовиків, у високогір'ї, під камінням, у тріщинах скель та інших прохолодних мікросередовищах. На відміну від більшості комах, які значно знижують активність при охолодженні, грилоблатиди можуть залишатися активними за температур, близьких до точки замерзання.

Розвиток відбувається без лялечкової стадії. Німфи поступово проходять кілька линянь, після чого досягають статевої зрілості. Живлення може включати

дрібних безхребетних, органічні рештки та інший доступний корм, тому представників групи характеризують як всеїдних або хижо-детритофагічних комах.

Grylloblattodea мають дуже обмежене географічне поширення. Сучасні представники відомі переважно із західної частини Північної Америки та Східної Азії. Усього відомо менше 30 сучасних видів.

Філогенетично грилоблатид тривалий час розглядали разом із Mantophasmatodea у групі Notoptera. Морфологічна своєрідність цих комах і їхня ізольованість роблять Grylloblattodea важливою групою для дослідження ранньої еволюції Polyneoptera. Вони демонструють, наскільки різноманітними можуть бути адаптації комах із неповним перетворенням до екстремальних умов середовища.

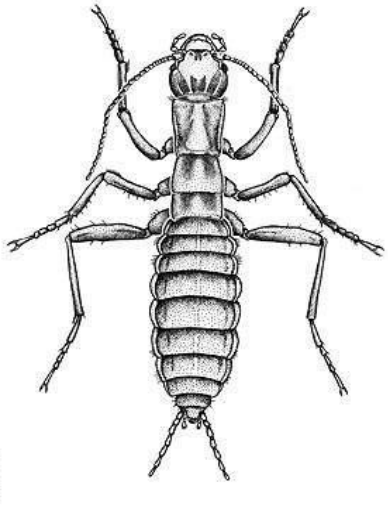


Рисунок 2.22. Грилоблаттида *Grylloblatta campodeiformis* Walker, 1914 (за H. M. Lefroy, 1923).

2.4.8. Ряд Мантофазматиди (Mantophasmatodea)

Mantophasmatodea – один із найменших і найпізніше визнаних рядів комах. Групу було описано як окремий ряд лише на початку XXI століття. Представники відомі переважно з південної та східної Африки. Нині відомо менше 20 сучасних видів.

Мантофазматиди – безкрилі хижі комахи з видовженим тілом. *Голова* добре розвинена, ротовий апарат гризучого типу. *Вусики* довгі. *Передні ноги* не мають настільки вираженої рапторної спеціалізації, як у богомолів, але активно використовуються під час захоплення здобичі.

Характерною особливістю групи є спосіб пересування, за якого кінцеві частини лапок не повністю спираються на субстрат. Саме тому мантофазматид називають heelwalkers – «ті, що ходять на п'ятах». Така морфологічна особливість відрізняє їх від більшості інших наземних комах.

Мантофазматиди – переважно хижі. Вони полюють на дрібних членистоногих, використовуючи маскувальне забарвлення та швидкий захоплювальний рух. Активність більшості видів пов’язана з наземною рослинністю, камінням і сухими мікросередовищами.

Розвиток відбувається за типом неповного перетворення. Німфи подібні до імаго, але мають менші розміри та незрілу статеву систему. У процесі линянь вони поступово набувають ознак дорослої особини.

Філогенетичне положення Mantophasmatodea тривалий час залишалося дискусійним. Групу часто зближували з Grylloblattodea, а деякі автори об'єднували їх у Notoptera. Сучасні філогеномні дослідження продовжують уточнювати положення цієї лінії в межах Polyneoptera.

Невелика кількість видів, обмежене поширення та висока морфологічна спеціалізація роблять Mantophasmatodea важливою групою для дослідження еволюції Polyneoptera. Вони також демонструють, що навіть невеликі й локально поширені лінії можуть мати значну еволюційну цінність.

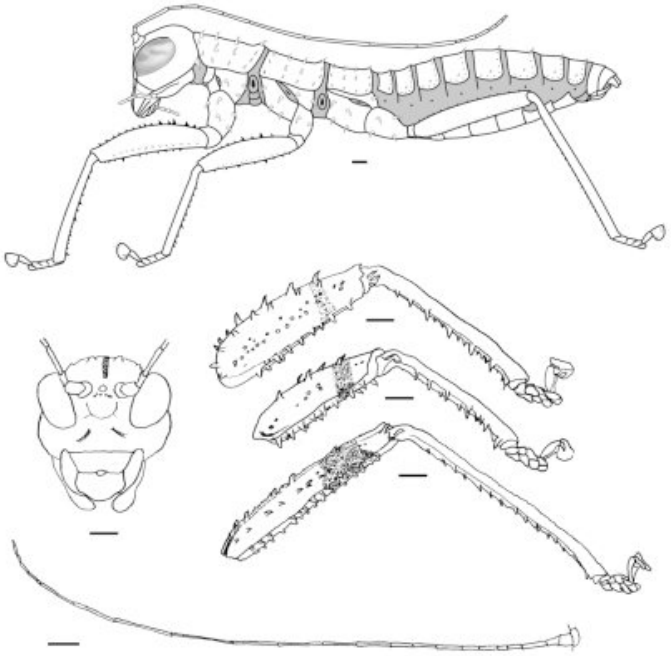


Рисунок 2.23. Представник ряду Mantophasmatodea *Tyrannophasma gladiator* (Westwood, 1859) (за Zompro et al., 2003).

2.4.9. Ряд Зороптери (Zoraptera)

Zoraptera – один із найменших за видовим різноманіттям та найсвоєрідніших рядів Polyneoptera. Представники мають дуже малі розміри, м'яке тіло та живуть переважно приховано – під корою, у деревині, листковій підстилці та інших органічних субстратах. Сучасні види поширені переважно в тропічних і субтропічних регіонах.

Для Zoraptera характерний поліморфізм: у межах одного виду можуть існувати безкрилі та крилаті особини. Крилаті форми виконують переважно функцію розселення, після чого можуть скидати крила. Безкрилі особини краще пристосовані до життя в колоніях та у вузьких укриттях.

Тіло невелике, видовжене, м'яке. *Голова* добре розвинена, ротовий апарат гризучого типу. *Вусики* ниткоподібні. *Крила* у крилатих особин прозорі, відносно прості за жилкуванням. *Ноги* ходильні. *Черевце* має парні церки.

Zoraptera ведуть груповий спосіб життя. Вони трапляються в невеликих колоніях, пов'язаних із гнилою деревиною, підстилкою або іншими органічними

субстратами. Живлення включає органічні рештки, грибний матеріал та дрібні частинки, пов’язані з місцем існування.

Німфи подібні до дорослих особин і розвиваються без лялечкової стадії. Для групи характерні складні взаємодії між морфами та зміни способу життя залежно від умов середовища.

Особливе значення Zoraptera мають для філогенії Polyneoptera. Протягом понад століття їхнє положення на еволюційному дереві комах залишалося невизначеним. Різні дослідження зближували Zoraptera то з Dermaptera, то з Embioptera або іншими лініями. Нове філогеномне дослідження, опубліковане 2026 року, на основі 1367 універсальних однокопійних ортологічних генів та широкого набору Polyneoptera показало, що Zoraptera є найранішою дивергуючою лінією Polyneoptera.

Таким чином, Zoraptera мають особливе значення не через кількість видів, а через своє положення в еволюції Neoptera. Їх дослідження допомагає реконструювати ранні етапи диверсифікації Polyneoptera та еволюцію таких ознак, як крилатість, вторинна безкрилість і соціальна поведінка.

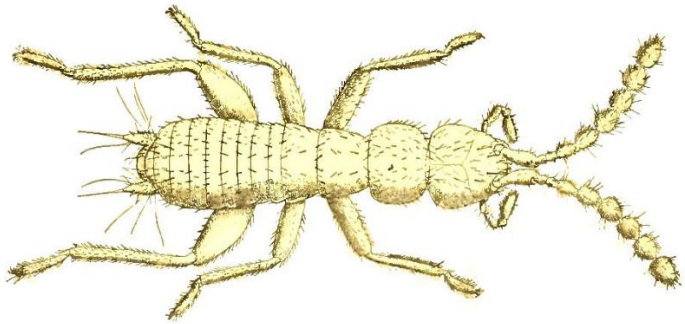


Рисунок 2.24. *Zorotypus guineensis* Silvestri, 1913 (Zoraptera) (за F. Silvestri, 1913).

2.4.10. Ряд Прямокрилі (Orthoptera)

Прямокрилі (Orthoptera) - один із найбільш різноманітних і морфологічно добре відокремлених рядів групи Polyneoptera. До нього належать коники, цвіркуни, саранові, кобилки, медведки та інші споріднені форми. Це переважно наземні комахи, серед яких є рослиноїдні, всеїдні та хижі види. Для багатьох представників характерні добре розвинені задні ноги стрибального типу, що є однією з найвиразніших морфологічних спеціалізацій ряду.

Тіло прямокрилих зазвичай видовжене, циліндричне або дещо сплощене. *Голова* добре розвинена, частіше гіпогнатична; ротовий апарат гризучого типу, пристосований переважно до живлення рослинною їжею або, у хижих видів, до захоплення здобичі. *Очі* складні, добре розвинені; у більшості видів наявні також прості очі — оцелі. *Вусики* різноманітної форми, відносно довгі або короткі, багаточленикові. У деяких груп, зокрема у коників, вусики можуть бути довшими за тіло, тоді як у саранових вони зазвичай коротші.

Передньогруди добре розвинені, передньоспинка велика і часто має характерну форму, що використовується в систематиці. *Ніг* три пари. У більшості саранових, кобилок, коників і цвіркунів *задні ноги* стрибальні: стегна

сильно потовщені, містять потужну мускулатуру, а гомілки видовжені. Така будова забезпечує швидке переміщення стрибками та є важливою адаптацією до відкритого наземного способу життя. У медведок передні ноги спеціалізовані для риття ґрунту, тоді як задні ноги не мають такої вираженої стрибальної спеціалізації.

Крила, якщо вони розвинені, представлені двома парами. *Передні крила* зазвичай шкірясті або пергаментоподібні, відносно вузькі, у спокої складаються над черевцем і виконують переважно захисну функцію; їх називають *тегмінами*. *Задні крила* перетинчасті, ширші, часто з добре розвиненою анальною ділянкою, яка забезпечує значну частину їхньої підйомної поверхні. У стані спокою вони складаються віялоподібно під передніми крилами. У багатьох видів спостерігається поліморфізм крил – від повністю крилатих до короткокрилих або безкрилих форм.

Для багатьох Orthoptera характерна акустична комунікація. Особливо добре вона розвинена у коників і цвіркунів. Звуки використовуються переважно для пошуку партнера, розпізнавання особин і територіальної поведінки. Механізми утворення звуку різні. У багатьох представників родини Acrididae звук виникає внаслідок тертя стегна задньої ноги об жилки переднього крила, тоді як у Tettigoniidae та Gryllidae звуковий апарат пов'язаний переважно з тертям одного переднього крила об інше. Органи слуху також розташовані по-різному: у коників вони містяться на передніх ногах, а у саранових – з боків першого черевного сегмента.

Черевце складається з сегментів, кількість яких може змінюватися внаслідок редукції окремих сегментів. На кінці черевця розташовані церки, які можуть бути короткими або видовженими. У самиць часто добре розвинений *яйцеклад,* форма якого є важливою систематичною ознакою. У саранових яйцеклад відносно короткий і складається з парних верхніх та нижніх стулок; у коників він часто довгий, шаблеподібний або серпоподібний. У цвіркунів яйцеклад зазвичай довгий і голкоподібний.

Розвиток прямокрилих неповний (геміметаболічний). Яйце → німфа → імаго. Німфи загалом подібні до дорослих особин, але мають менші розміри, недорозвинені статеві органи та зачаткові крила. Кількість линянь залежить від виду та умов розвитку. У процесі послідовних линянь збільшуються розміри тіла, формуються крила та статева система. Личинкові стадії у Orthoptera називають німфами, а не личинками.

За способом життя Orthoptera переважно наземні. Значна частина видів пов'язана з трав'янистою рослинністю, луками, степами, пасовищами та агроценозами. Інші мешкають у ґрунті, під камінням, у лісовій підстилці або в тріщинах ґрунту. Медведки більшу частину життя проводять у ґрунті, де прокладають ходи та живляться коренями рослин, безхребетними й іншою органічною їжею.

Особливе значення прямокрилі мають у сільському господарстві. Саранові та кобилки можуть формувати численні популяції та за сприятливих умов спричиняти значні пошкодження посівів і природної рослинності. Особливо

небезпечними є стадні форми саранових, які здатні здійснювати масові міграції. Водночас багато прямокрилих є важливими компонентами наземних екосистем, беруть участь у трофічних ланцюгах і слугують кормом для птахів, плазунів, земноводних та хижих безхребетних. Хижі види також беруть участь у регуляції чисельності інших членистоногих.

Основні сучасні групи Orthoptera

У сучасній систематиці Orthoptera традиційно поділяють на дві великі еволюційні групи:

Caelifera – коротковусі прямокрилі, до яких належать передусім саранові та кобилки;

Ensifera – довговусі прямокрилі, до яких належать коники, цвіркуни, цвіркунові та медведки.

Для Caelifera характерні переважно короткі вусики, добре розвинені стрибальні задні ноги та специфічна будова слухового апарату. До цієї групи належать, зокрема, родини Acrididae, Tetrigidae, Pyrgomorphidae, Romaleidae та ін.

Ensifera характеризуються переважно довгими багаточлениковими вусиками. До них належать Tettigoniidae (коники), Gryllidae (цвіркуни), Gryllotalpidae (медведки) та низка інших родин.

Ряд Orthoptera Прямокрилі

Підряд Caelifera - Коротковусі

Надродина Tridactyloidea
- Родина Cylindrachetidae,
- Родина Ripipterygidae,
- Родина Tridactylidae

Надродина Tetrigoidea
- Родина Tetrigidae

Надродина Eumastacoidea
- Родина Chorotypidae,
- Родина Episactidae,
- Родина Eumastacidae,
- Родина Euschmidtiidae,
- Родина Mastacideidae,
- Родина Morabidae,
- Родина Thericleidae

Надродина Proscopioidea
- Родина Proscopiidae

Надродина Pneumoroidea
- Родина Pneumoridae

Надродина Tanaoceroidea
- Родина Tanaoceridae

Надродина Trigonopterygoidea
- Родина Trigonopterygidae,

Родина Xyronotidae
Надродина Pyrgomorphoidea
Родина Pyrgomorphidae
Надродина Acridoidea
Родина Acrididae,
Родина Dericorythidae,
Родина Lathiceridae,
Родина Lentulidae,
Родина Lithidiidae,
Родина Ommexechidae,
Родина Pamphagidae,
Родина Pamphagodidae,
Родина Pyrgacrididae,
Romaleidae,
Родина Tristiridae,
Родина Ixalidiidae

Підряд Ensifera - Довговусі

Надродина Grylloidea
Родина Gryllidae,
Родина Mogoplistidae,
Родина Myrmecophilidae,
Родина Oecanthidae,
Родина Phalangopsidae,
Родина Trigonidiidae
Надродина Gryllotalpoidea
Родина Gryllotalpidae
Надродина Hagloidea
Родина Haglidae
Надродина Rhaphidophoroidea
Родина Rhaphidophoridae
Надродина Stenopelmatoidea
Родина Anostostomatidae,
Родина Cooloolidae,
Родина Gryllacrididae,
Родина Schizodactylidae,
Родина Stenopelmatidae
Надродина Tettigonioidea
Родина Tettigoniidae

В Україні представники ряду Orthoptera належать до кількох родин обох підрядів; склад родин залежить від прийнятої сучасної таксономічної системи. У цьому посібнику розглянуто лише ті родини, представники яких поширені на

території України та мають значення для вивчення фауни, екології й сільськогосподарської ентомології.

Родина Tridactylidae - тридактиліди

Дуже дрібні прямокрилі, пов'язані переважно з вологими піщаними ґрунтами, берегами водойм, вологими луками та відкритими піщаними ділянками. Тіло компактне, задні ноги пристосовані до стрибків, передні – до риття. Вусики короткі. Представники родини характеризуються своєрідною будовою задньогрудних і черевних придатків (рис. 2.25).

В Україні трапляються представники роду *Xya* та інших родів Tridactylidae. У фауні України відомо 4 види цієї родини. (*Xya pfaendleri* Harz, *Xya variegata* Latreille).

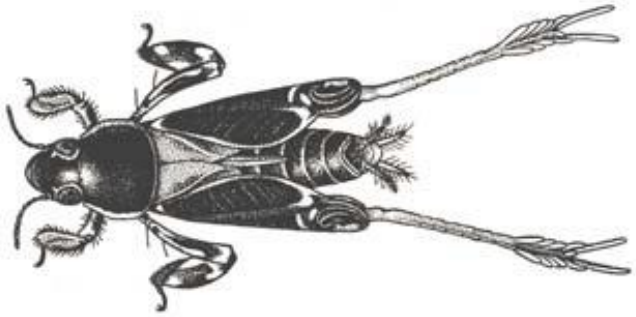


Рисунок 2.25. *Tridactylus variegatus* (Tridactylidae) (за за Бей-Бієнком).

Діагностичні ознаки ряду Orthoptera Прямокрилі

1. тіло видовжене, циліндричне або дещо сплощене;
2. голова гіпогнатична або прогнатична, рухомо сполучена з передньогрудьми;
3. ротовий апарат гризучого типу;
4. вусики багаточленикові, переважно нитчасті, форма і довжина яких варіюють у різних груп;
5. передньоспинка добре розвинена, нерухомо з'єднана з грудьми, часто має добре виражені бічні лопаті;
6. передні крила, якщо розвинені, зазвичай шкірясті або напівшкірясті, перетворені на тегміни;
7. задні крила перетинчасті, ширші за передні, у стані спокою складаються під ними віялоподібно;
8. у частини видів крила вкорочені або повністю редуковані;
9. задні ноги часто стрибальні, з сильно розвиненими стегнами та видовженими гомілками; у деяких груп задні ноги спеціалізовані до інших типів руху;
10. лапки переважно 3–4-членикові, залежно від групи;
11. у Ensifera органи слуху розташовані на передніх гомілках, тоді як у Caelifera - з боків першого сегмента черевця;
12. у багатьох Ensifera самці мають стридуляційний апарат на передніх крилах; у Caelifera звукоутворення здійснюється переважно тертям задніх ніг об передні крила;

13. черевце складається з добре помітних сегментів, на кінці має церки та статеві придатки; у самок часто добре розвинений яйцеклад

Родина Tetrigidae - тетригідиди, стрибунчики

Дрібні або середніх розмірів прямокрилі з характерною видовженою передньоспинкою, задній край якої часто заходить далеко назад і прикриває значну частину черевця. Передні крила редуковані до коротких лусочок, задні крила добре розвинені й можуть бути довшими за тіло. Вусики короткі, ротовий апарат гризучого типу. Задні ноги стрибальні (рис. 2.26).

Переважно мешкають на вологих луках, берегах водойм, болотистих ділянках та в місцях із розрідженою рослинністю. У фауні України відомо близько 7 видів.

Представники України: *Tetrix subulata* (Linnaeus, 1758); *Tetrix tenuicornis* Sahlberg, 1891; *Tetrix bipunctata* (Linnaeus, 1758).

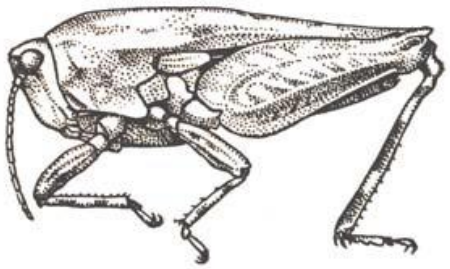


Рисунок 2.26. *Tetrix tenuicornis* (Tetrigidae) (за за Бей-Бієнком).

Родина Acrididae Саранові

Одна з найбільших родин коротковусих прямокрилих.

Тіло зазвичай середніх або великих розмірів, міцне, видовжене, добре склеротизоване. *Голова* велика, рухома, з добре розвиненими фасетковими очима та короткими вусиками. *Ротовий апарат* гризучого типу, добре пристосований до відкушування та подрібнення рослинної їжі. *Передньоспинка* (пронотум) добре розвинена, її форма та рисунок є характерними для окремих видів. *Передні крила* у крилатих форм вузькі, видовжені, шкірясті, виконують переважно захисну функцію. Задні крила широкі, перетинчасті, добре розвинені та забезпечують політ. У деяких видів крила можуть бути вкороченими або редукованими.

Найхарактернішою ознакою родини є задні ноги стрибального типу. Задні стегна сильно потовщені, містять добре розвинену мускулатуру, а гомілки довгі та відносно тонкі. Лапки тричленикові, на кінці розташовані парні кігтики та між ними – аролій (присисна подушечка), який сприяє утриманню на субстраті.

Забарвлення тіла часто криптичне – зелене, буре, сіре або жовтувате, що забезпечує маскування серед рослинності чи на поверхні ґрунту. У деяких видів задні крила мають яскраве забарвлення, яке стає помітним під час польоту та може виконувати сигнальну функцію.

Серед Acrididae є одиночні та стадні форми.

В Україні родина представлена великою кількістю видів - понад 70 видів за фауністичними списками. представники: *Locusta migratoria* (Linnaeus, 1758) сарана перелітна; *Calliptamus italicus* (Linnaeus, 1758) італійська сарана; *Dociostaurus brevicollis* (Eversmann, 1848); *Stenobothrus* spp.; *Omocestus* spp.; *Chorthippus* spp.; *Euchorthippus* spp.



Рис. 2.27. *Locusta migratoria* (Acrididae) (за за Бей-Бієнком).

Родина Pyrgomorphidae Піргоморфіди

Переважно середніх або великих розмірів прямокрилі з міцним тілом. Голова відносно велика, задні ноги стрибальні. Крила у різних представників добре розвинені або редуковані. Багато видів мають яскраве попереджувальне або маскувальне забарвлення.

Родина переважно тропічна, однак окремі види поширюються в південній частині Європи та можуть траплятися в Україні.

У фауні України відомий, зокрема, *Pyrgomorpha conica* (Olivier, 1791).

Родина Gryllidae Справжні цвіркуни

Переважно середніх розмірів комахи з добре розвиненими задніми ногами стрибального типу. Вусики довгі, багаточленикові, часто значно довші за тіло. Ротовий апарат гризучий. Передні крила у самців багатьох видів спеціалізовані для стрекотіння; звуковий апарат утворений спеціальними ділянками крил. На передніх гомілках розташовані органи слуху (рис. 2.28).

Більшість видів живе на поверхні ґрунту, у рослинній підстилці, норах або інших укриттях.

Представники України: *Gryllus campestris* Linnaeus, 1758 цвіркун польовий; *Gryllus bimaculatus* De Geer, 1773; *Acheta domesticus* (Linnaeus, 1758) цвіркун хатній.

Родина Mogoplistidae Могоплістиди, лускаті цвіркуни

Дрібні довговусі прямокрилі, тіло яких часто вкрите дрібними лусочками або щетинками. Крила у багатьох представників редуковані або відсутні (рис. 2.29). Ведуть прихований спосіб життя, мешкають серед рослинної підстилки, під камінням, у тріщинах та інших укриттях.

В Україні відомі представники цієї родини, зокрема роду *Mogoplistes*. За фауністичними списками України відомо кілька видів *Mogoplistidae*.

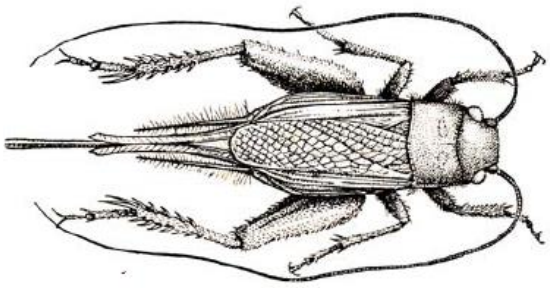


Рис. 2.28. *Gryllus desertus* (Gryllidae) (за Бей-Бієнком).

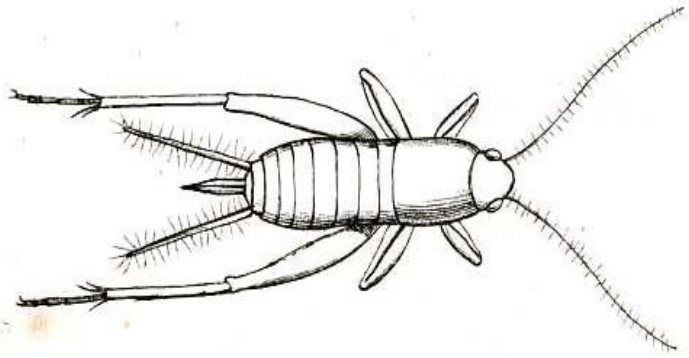


Рисунок 2.29. *Mogoplistes brunneus* Serville, 1838 (Mogoplistidae), самиця (за Serville, 1838).

Родина Myrmecophilidae Мирмекофіліди

Дуже дрібні цвіркуни, тісно пов'язані з мурашниками. Тіло компактне, часто безкриле або з редукованими крилами. Вусики довгі, ноги пристосовані до пересування в обмеженому просторі мурашника (рис.2.30). Представники родини живуть у гніздах мурашок і використовують їхні колонії як середовище існування.

В Україні відомі представники роду *Myrmecophilus*.

Родина Pamphagidae Памфагіди

Переважно великі, масивні коротковусі прямокрилі з потужним тілом і відносно короткими крилами, які у багатьох видів частково або майже повністю редуковані. Задні ноги добре розвинені, стрибальні. Забарвлення зазвичай маскувальне. Представники родини переважно пов'язані з посушливими степовими та напівпустельними біотопами.

В Україні родина представлена дуже обмежено; характерним видом української фауни є *Paranocarodes straubei* (Fischer von Waldheim, 1835).

Родина Trigonidiidae - Тригоніїди

Невеликі довговусі прямокрилі, переважно пов'язані з рослинністю, трав'янистими біотопами та вологими місцями. Тіло відносно струнке, вусики довгі. У частини видів добре розвинений звуковий апарат.

В Україні відомі представники родів Trigonidium та Xiphidium та інших близьких груп. Фауністичні списки України наводять 4 види Trigonidiidae: *Nemobius sylvestris* (Bosc, 1792) лісовий цвіркун; *Pteronemobius heydenii*

(Fischer, 1853) звичайний цвіркун; *Stenonemobius bicolor* (Saussure, 1877); Stenonemobius *gracilis* (Jakovlev, 1871) стрункий цвіркун .

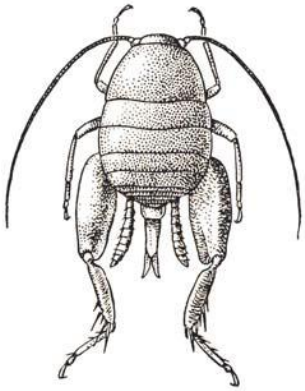


Рисунок 2.30. *Myrmecophilus acervorus* (Myrmecophilidae) (за Бей-Бієнком)

Родина Gryllotalpidae Медведкові

Вовчки - середніх або великих розмірів комахи, довжина тіла зазвичай становить близько 3,5–5 см. Тіло циліндричне, дещо сплощене, пристосоване до підземного способу життя. Живуть переважно у ґрунті, де прокладають систему ходів і нір.

Голова прогнатична, частково втягнута під передньоспинку. Очі фасеткові, добре розвинені. *Вусики* нитчасті, багаточленикові, коротші за тіло. *Ротовий апарат* гризучого типу.

Передньоспинка велика, масивна, поперечно-овальна, дещо сплощена, з твердими бічними та переднім краями. Вона частково прикриває голову і захищає її під час переміщення ґрунтом.

Передні ноги копальні, сильно видозмінені. Передні тазики великі, стегна масивні, гомілки широкі, озброєні великими зубцями, що забезпечують розпушування та відкидання ґрунту під час риття. Лапки передніх ніг тричленикові. Середні ноги ходильні. Задні ноги також не мають характерного для саранових сильно розвиненого стрибального апарату (рис. 2.31).



Рисунок 2.31. Gryllotalpa gryllotalpa (Linnaeus, 1758), вовчок звичайний (за Curtis, 1840).

Передні крила короткі, шкірясті, перетворені на вузькі тегміни, які не прикривають усе черевце. *Задні крила* широкі, перетинчасті, у стані спокою складаються під передніми. У деяких особин спостерігається різний ступінь редукції крил. Водночас вовчки здатні до польоту, особливо в період розмноження

Черевце м'яке, циліндричне, на кінці має парні ниткоподібні церки. У самців передні крила беруть участь у стридуляції – утворенні звукових сигналів.

В Україні поширена *Gryllotalpa gryllotalpa* (Linnaeus, 1758) медведка звичайна, яка пошкоджує корені та підземні частини рослин.

Родина Rhaphidophoridae Рафідофориди

Довговусі прямокрилі з довгими ниткоподібними вусиками та дуже довгими ногами. Крила у більшості видів редуковані або відсутні (рис. 2.32). Представники ведуть переважно нічний і прихований спосіб життя, мешкають у печерах, підвалах, шахтах, під камінням, у ґрунтових укриттях.

В Україні відомий представник *Troglophilus neglectus* Krauss, 1879 печерний коник.

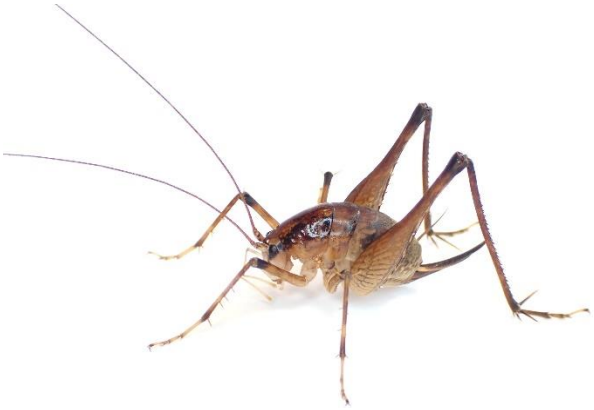


Рисунок 2.32. *Tachycines coreana* (Rhaphidophoridae (фото Do-yoon Kim, за Feng et al., 2024).

Родина Tettigoniidae Справжні коники

Одна з найбільш характерних для України родин довговусих прямокрилих.

Коники - переважно середніх або великих розмірів комахи з видовженим, бічно дещо сплощеним тілом. *Голова* прогнатична або дещо гіпогнатична, рухомо сполучена з передньогрудьми. *Вусики* ниткоподібні (нитчасті), багаточленикові, дуже довгі, часто перевищують довжину тіла. *Ротовий апарат* гризучого типу. Очі фасеткові, великі, добре розвинені; у деяких видів є прості очки.

Передньоспинка добре розвинена, сідлоподібна або трапецієподібна, з добре помітним переднім і заднім краями; її бічні частини утворюють бічні лопаті, які прикривають основу передніх ніг. Форма і поверхня передньоспинки мають важливе діагностичне значення при визначенні видів.

Передні та середні ноги ходильні. Задні ноги *стрибальні*, з добре розвиненими довгими стегнами, сильною мускулатурою та видовженими

гомілками. Лапки чотиричленикові. На передніх гомілках розташовані тимпанальні органи слуху – по одному з кожного боку.

Крила, як правило, добре розвинені. Передні крила вузькі, шкірясті, перетворені на тегміни, які прикривають задні крила та черевце. Задні крила широкі, перетинчасті, у стані спокою складаються віялоподібно під передніми. У деяких видів крила можуть бути вкороченими або редукованими.

У самців багатьох видів на передніх крилах розташований стрекотливий (стридуляційний) апарат, за допомогою якого утворюються видоспецифічні звукові сигнали. Один із елементів апарату являє собою стрекотливу жилку (*скрипаль*), а інший – *дзеркальце*, що бере участь у посиленні звуку. Самиці зазвичай не мають такого добре розвиненого звукового апарату.

Черевце видовжене, складається з сегментів і закінчується парними церками. У самиць на кінці черевця розташований *яйцеклад*, форма якого може бути короткою, довгою, шаблеподібною або серпоподібною залежно від групи. У самців кінцеві сегменти черевця мають спеціалізовані структури, пов'язані з копуляцією.

В Україні поширено багато представників Tettigoniidae. Зокрема: *Tettigonia viridissima* (Linnaeus, 1758) коник зелений; *Tettigonia cantans* (Fuessly, 1775) коник співочий; *Decticus verrucivorus* (Linnaeus, 1758) коник-борець (рис. 2.33) .

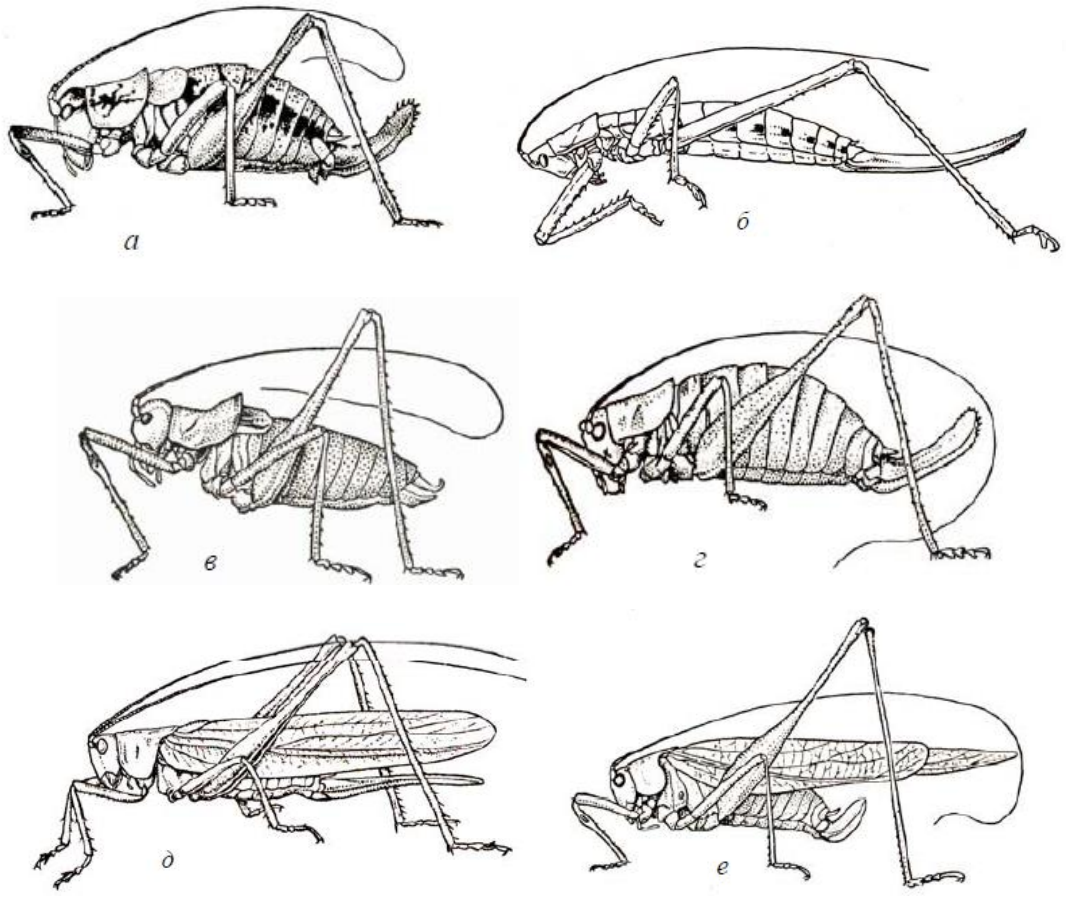


Рисунок 2.33. Orthoptera, Tettigoniidae (за Бей-Бієнком): а – *Isophya gracilis* (♀), б – *Saga pedo* (♀), в – *Poecilimon schmidti* (♂), г – *Poecilimon scythicus* (♂), д – *Tettigonia viridissima* (♀), е – *Phaneroptera falcata* (♀).

Питання для обговорення та самоперевірки

1. Що таке група Polyneoptera Полінеоптери?
2. Які основні морфологічні ознаки характерні для представників Polyneoptera?
3. Яке походження та значення має термін Polyneoptera?
4. Які основні ряди традиційно об’єднують у групу Polyneoptera?
5. Які особливості розвитку характерні для представників Polyneoptera?
6. Чим розвиток полінеоптер відрізняється від розвитку комах із повним перетворенням?
7. Що таке німфа у представників Polyneoptera?
8. Які особливості будови ротового апарату характерні для більшості Polyneoptera?
9. Які типи ротових апаратів трапляються серед представників Polyneoptera?
10. Які особливості будови грудей характерні для полінеоптер?
11. Яка будова ніг характерна для представників Polyneoptera?
12. Які типи видозмінених ніг трапляються у полінеоптер?
13. Які особливості будови крил характерні для Polyneoptera?
14. Що таке тегміни та для яких груп полінеоптер вони характерні?
15. Які особливості жилкування крил використовують для діагностики представників Polyneoptera?
16. Які особливості будови черевця характерні для представників Polyneoptera?
17. Які основні ряди Polyneoptera мають найбільше значення для захисту рослин?
18. Які ознаки характерні для ряду Orthoptera Прямокрилі?
19. Які родини Orthoptera мають найбільше значення як шкідники сільськогосподарських культур?
20. Які особливості будови та розвитку характерні для Blattodea Тарганоподібних?
21. Яке значення мають представники Blattodea в екосистемах та господарстві?
22. Які особливості характерні для Mantodea Богомолоподібних?
23. Яке значення богомолів як хижаків у агроценозах?
24. Які морфологічні ознаки характерні для Dermaptera Вуховерток?
25. Яке значення вуховерток у природних та аграрних екосистемах?
26. Які особливості будови та способу життя характерні для Phasmatodea Примарових?
27. Які пристосування до маскування характерні для Phasmatodea?
28. Які особливості характерні для Isoptera Термітів?
29. Яке значення мають терміти як ґрунтові організми та руйнівники деревини?
30. Які особливості будови та біології характерні для Plecoptera Веснянок?
31. Яке екологічне значення мають личинки Plecoptera у прісноводних екосистемах?
32. Які ряди Polyneoptera представлені переважно хижими видами?
33. Які ряди Polyneoptera містять рослиноїдні види, що можуть бути шкідниками культурних рослин?

Тема 2.5. Група Paraneoptera - Паранеоптери

Paraneoptera - еволюційна група вищих комах (Neoptera), до якої належать ряди :

- Psocodea,
- Thysanoptera;
- Hemiptera.

Для представників групи характерна низка морфологічних ознак, пов'язаних насамперед із будовою голови та ротового апарату.

Тіло різноманітної форми та розмірів - від дуже дрібних до великих комах; у багатьох представників тіло м'яке, особливо у дрібних форм.

Голова добре розвинена, рухомо сполучена з грудьми. Її положення може бути гіпогнатичним, прогнатичним або проміжним залежно від ряду.

Вусики багаточленикові, найчастіше нитчасті, щетинкоподібні або булавоподібні. Кількість члеників істотно варіює між окремими групами.

Ротовий апарат зазнав значної спеціалізації. У різних представників він може бути гризучим, гризучо-сисним або колючо-сисним. Особливо характерне зменшення або модифікація верхньої губи та щелепних структур.

*Оч*і фасеткові, у багатьох форм добре розвинені; можуть бути також прості очки.

Груди складаються з трьох сегментів; передньогруди зазвичай добре відокремлені.

Крила, якщо розвинені, переважно дві пари. У багатьох представників передні крила відрізняються від задніх за будовою та функціями. У частини груп спостерігається вкорочення або повна редукція крил.

Ноги переважно ходильні, але можуть спеціалізуватися до стрибання, хапання, прикріплення до субстрату або інших функцій.

*Лапк*и зазвичай складаються з кількох члеників; їхня будова є важливою систематичною ознакою.

Черевце складається з сегментів, його кінцеві структури часто спеціалізовані для розмноження.

Найбільш характерною рисою цієї групи є *спеціалізація ротового апарату*, особливо у Hemiptera та Thysanoptera, у яких він пристосований до проколювання тканин і висмоктування рідкої їжі.

Для Hemiptera характерний колючо-сисний ротовий апарат із видозміненими верхніми та нижніми щелепами, які утворюють стилети.

У Thysanoptera ротовий апарат також спеціалізований до проколювання та висмоктування, але має асиметричну будову.

У Psocodea ротовий апарат переважно гризучого типу, хоча в різних представників він може бути спеціалізований відповідно до способу живлення.

Діагностичні ознаки Paraneoptera - Паранеоптери

1. ротовий апарат сильно спеціалізований; характерні різні ступені редукції та модифікації мандибул і максил;
2. у багатьох представників ротовий апарат гризучо-сисний або колючо-сисний, пристосований до живлення рідкою їжею;
3. постклiпеальна частина голови та окремі елементи ротового апарату мають характерні для групи модифікації;
4. вусики багаточленикові, але їхня будова сильно варіює між окремими рядами;
5. крила неоптерні: у стані спокою можуть складатися над черевцем; у багатьох груп спостерігається редукція крил;
6. передні та задні крила можуть істотно відрізнятися за будовою; у Hemiptera передні крила часто спеціалізовані в геміелітри або мають іншу специфічну будову;
7. лапки різної будови, часто зменшеної кількості члеників у спеціалізованих груп;
8. характерна тенденція до мініатюризації у багатьох представників, особливо серед Psocodea та Thysanoptera;
9. розвиток складних спеціалізацій ротового апарату, пов'язаних із живленням соками рослин, кров'ю, грибами, органічними рештками або іншими рідкими субстратами.

2.5.1. Ряд Psocodea - Сіноїди та воші

Psocodea – ряд комах надряду Paraneoptera, до якого належать переважно дрібні, вільноживучі сіноїди, а також високоспеціалізовані паразитичні форми – воші. У сучасній систематиці Psocoptera та Phthiraptera об'єднують в один ряд Psocodea, оскільки молекулярні та морфологічні дані підтверджують їхнє спільне походження.

Загальна характеристика

Представники Psocodea – переважно дрібні або дуже дрібні комахи, довжина тіла найчастіше становить від 0,5 до 10 мм, хоча окремі види можуть бути більшими. Вільноживучі форми переважно мешкають на корі дерев, листках, у підстилці, ґрунті, гніздах птахів і на різних органічних субстратах. Паразитичні представники живуть на тілі птахів і ссавців.

Голова відносно велика, добре розвинена, часто ширша за передньогруди. У вільноживучих форм вона рухлива. Вусики нитчасті, багаточленикові, зазвичай складаються з 13 члеників. Очі фасеткові, у багатьох вільноживучих форм добре розвинені; можуть бути прості очки. У паразитичних форм очі часто редуковані або відсутні.

Ротовий апарат гризучого типу, пристосований до живлення мікроводоростями, грибами, лишайниками, пилком, органічними часточками та іншими субстратами. У паразитичних вошей ротовий апарат значно видозмінений відповідно до способу живлення; у кровосисних форм він колючо-сисний.

Груди та ноги. Груди складаються з трьох сегментів. Передньоспинка у вільноживучих форм відносно вузька; у паразитичних вошей груди компактні та часто злиті між собою.

Ноги ходильні, відносно тонкі у вільноживучих форм. Лапки зазвичай 2–3-членикові у різних представників. У паразитичних вошей ноги спеціалізовані для утримання на господарі. Особливо характерні сильні кігтики на кінці лапки, за допомогою яких воші прикріплюються до волосків або пір'я.

Крила. У вільноживучих Psocodea крила можуть бути добре розвинені, редуковані або повністю відсутні. Якщо крила є, вони зазвичай дві пари, перетинчасті, з відносно простою системою жилкування.Передні крила більші за задні. У стані спокою крила складаються над черевцем. У багатьох видів спостерігається крилатий і безкрилий морфи, що залежить від умов середовища.

У паразитичних вошей *крила* повністю *відсутн*і.

Черевце м'яке, складається з сегментів. У вільноживучих форм воно зазвичай видовжене або овальне. У паразитичних вошей тіло часто сплощене в дорсовентральному напрямку, що є пристосуванням до життя серед пір'я або волосся господаря.

Статевий диморфізм може проявлятися у формі та будові кінцевих сегментів черевця. Самки мають яйцеклад, будова якого варіює між групами.

Спосіб життя та живлення

Вільноживучі Psocodea переважно не є шкідниками рослин. Вони живляться грибами, лишайниками, водоростями, пилком, органічними рештками та мікроорганізмами, що розвиваються на поверхні рослин.

Деякі види трапляються у зерносховищах, бібліотеках, гербаріях та інших приміщеннях, де живляться пліснявою, грибами та органічними залишками. Саме звідси походить назва «книжкові воші».

Паразитичні Psocodea – ектопаразити птахів і ссавців. Серед них є як форми, що живляться пір'ям, волоссям та шкірними виділеннями, так і кровосисні воші.

Систематика

У світовій фауні Psocodea є дуже різноманітною групою. Сучасна база Psocodea Species File нині містить понад 11 000 валідних сучасних видів та визнає три сучасні підряди:

1. ***Підряд Trogiomorpha***. До нього належать переважно дрібні вільноживучі форми.

2. ***Підряд Troctomorpha***. Включає вільноживучі форми та групи, пов'язані з паразитичними вошами.

3. ***Підряд Psocomorpha*** Найбільша група вільноживучих форм.

Ряд Psocodea (сіноїди і воші)

- Trogiomorpha - трогіоморфні
- Troctomorpha - троктоморфні
- Psocomorpha - псокоморфні

- Phthiraptera - воші
  - Amblycera
  - Ischnocera

Ряд Psocodea

- ***Підряд Trogiomorpha - Трогіоморфні***
  - *Інфраряд Atropetae*
    - родина Lepidopsocidae
    - родина Psoquillidae
    - родина Trogiidae
  - *Інфраряд Prionoglaridetae*
    - родина Prionoglarididae
  - *Інфраряд Psyllipsocetae*
    - родина Psyllipsocidae
- ***Підряд Troctomorpha - Троктоморфні***
  - *Інфраряд Amphientometae*
    - родина Amphientomidae
  - *Інфраряд Nanopsocetae*
    - родина Liposcelididae
  - *Інфраряд Sphaeropsocetae*
    - родина Sphaeropsocidae
- ***Підряд Psocomorpha - Псокоморфні***
  - *Інфраряд Epipsocetae*
    - родина Epipsocidae та ін.
  - *Інфраряд Caeciliusetae*
    - родина Caeciliidae та ін.
  - *Інфраряд Homilopsocidea*
    - відповідні родини
    - *Інфраряд Lachesillomorpha*
      - родина Lachesillidae та споріднені родини
    - *Інфраряд Elipsocetae*
      - родина Elipsocidae та споріднені родини
    - *Інфраряд Psocetae*
      - родина Psocidae та споріднені родини

Паразитичні Psocodea

- ***Phthiraptera - воші***
  - *Інфраряд Amblycera*
    - родина Menoponidae
    - родина Laemobothriidae
    - родина Ricinidae
    - родина Gyropidae
  - *Інфраряд Ischnocera*
    - родина Philopteridae
    - родина Trichodectidae
    - інші родини

Підряд Trogiomorpha - трогіоморфні

До підряду належать переважно дрібні вільноживучі сіноїди. Багато видів пов'язані з корою дерев, лишайниками, рослинними рештками, гніздами птахів та синантропними місцями існування

За сучасною класифікацією Trogiomorpha поділяється на три інфраряди:

- Atropetae
- Prionoglaridetae
- Psyllipsocetae

До цієї групи належать, зокрема, представники Trogiidae, Psyllipsocidae, Prionoglarididae та споріднених родин.

Для більшості представників характерні довгі багаточленикові вусики, відносно проста будова крил або їх редукція, а також дво- чи тричленикові лапки.

Вусики багаточленикові, зазвичай складаються більш ніж із 15 члеників. Голова гіпогнатична або прогнатична. Ротовий апарат гризучого типу. Нижньогубні щупики короткі, одно- або двочленикові. Очі можуть бути добре розвиненими або редукованими; прості вічка можуть бути відсутні.

Крила у різних представників розвинені неоднаково: від добре розвинених до вкорочених або повністю редукованих. У крилатих форм вони перетинчасті; птеростигма, якщо виражена, не має такого ступеня склеротизації, як у багатьох Psocomorpha. Середньо- та задньогруди не зливаються (рис. 2.34).

Ноги ходильні, тонкі; лапки переважно двох- або тричленикові.



Рисунок 2.34. *Trogium pulsatorium* (Linnaeus, 1758), родина Trogiidae. (фото S. E. Thorpe, 2011).

Підряд Troctomorpha

Представники Troctomorpha - дрібні сіноїди, серед яких є як вільноживучі, так і високоспеціалізовані форми.

Підряд має особливе значення для сучасної систематики, оскільки саме в ньому розташована еволюційна гілка Phthiraptera – паразитичні воші.

У сучасному Psocodea Species File до Troctomorpha належать шість інфрарядів:

- Amphientometae
- Liposcelidetae

– Nanopsocetae
– Pachytroctetae
– Phthiraptera
– Sphaeropsocetae

Вусики зазвичай складаються з 15 члеників. Ротовий апарат гризучий. Нижньогубний щупик двочлениковий.

Крила можуть бути добре розвиненими, вкороченими або повністю відсутніми. У багатьох представників крил немає. Лапки тричленикові.

Характерною особливістю окремих груп є сплощення тіла та спеціалізація кінцівок. До Troctomorpha належать, зокрема, Liposcelididae та низка інших родин.

Родина Liposcelididae Ліпосцеліди. Це дуже дрібні сіноїди, часто пов'язані з житлом людини та складськими приміщеннями. Тіло дорсовентрально сплощене. Вусики 15-членикові. Очі можуть бути добре розвиненими або редукованими. Середньо- та задньогруди у представників родини можуть бути злиті. Задні стегна часто розширені. Крила можуть бути відсутніми або розвиненими. Лапки тричленикові (рис.2.36).

Типовим синантропним представником є *Liposcelis* – так звані книжкові сіноїди. Вони живляться пліснявими грибами, органічними рештками та іншими мікроскопічними організмами і можуть пошкоджувати книги, гербарні матеріали, ентомологічні колекції та продукти.

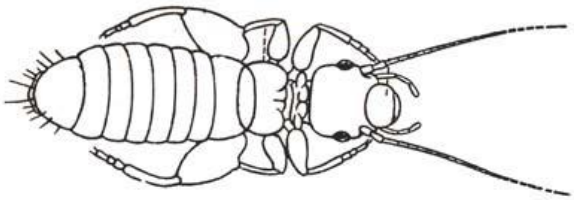


Рисунок 2.36. *Liposcelis divinatorius* (Müller, 1776), родина Liposcelidae (за Бадоннелем та Россом)

Родина Pediculidae Педикуліди

Дрібні, безкрилі ектопаразитичні комахи, що постійно живуть на тілі приматів. Тіло дорзовентрально сплощене, видовжене, завдовжки зазвичай близько 2–4,5 мм. Голова відносно невелика, спереду заокруглена, добре відмежована від грудей. Вусики п'ятичленикові, ниткоподібні, короткі, розташовані з боків голови.

Ротовий апарат колюче-сисного типу, спеціалізований для живлення кров'ю хазяїна. Ротові стилети в стані спокою втягнуті всередину головної капсули та висуваються під час кровосисання. Фасеткові очі сильно редуковані; прості вічка відсутні.

Груди короткі, компактні, сегменти значною мірою злиті. Крила повністю відсутні. Ноги три пари, короткі, чіпкі, пристосовані до утримання на волоссі.

Лапки одночленикові, на кінці кожної ноги розташований великий серпоподібний кігтик, який разом із протиставленим йому пальцеподібним виступом утворює захоплювальний апарат для фіксації на волоссі хазяїна.

Черевце широке, складається з кількох сегментів, його бічні краї несуть дихальця. У самок черевце зазвичай ширше, ніж у самців.

Розвиток з неповним перетворенням. Самка відкладає яйця – *гниди*, які прикріплюються до волосся за допомогою клейкого секрету. Личинки подібні до дорослих особин, але менші за розміром і статево недозрілі. Розвиток включає три німфальні стадії.

Представники родини є облігатними ектопаразитами приматів. Найвідомішими є воші роду *Pediculus*, пов'язані з людиною та іншими приматами, і роду *Pthirus*, представники якого паразитують на людині та людиноподібних мавпах. Воші живляться кров'ю, спричиняють подразнення шкіри, свербіж, дерматити та можуть мати важливе епідеміологічне значення. Окремі представники здатні переносити збудників інфекційних захворювань. Типовий представник*: Pediculus humanus* Linnaeus, 1758 – воша людська.

Підряд Psocomorpha

Це найбільший за різноманіттям підряд вільноживучих псоків. Сучасна система Psocodea Species File виділяє в ньому шість інфрарядів:

- Archipsocetae
- Caeciliusetae
- Epipsocetae
- Homilopsocidea
- Philotarsetae
- Psocetae.

Представники Psocomorpha переважно живуть на стовбурах і гілках дерев, листках, кущах, лишайниках, у лісовій підстилці та інших наземних біотопах. Живляться переважно мікроводоростями, лишайниками, грибами та органічними частинками.

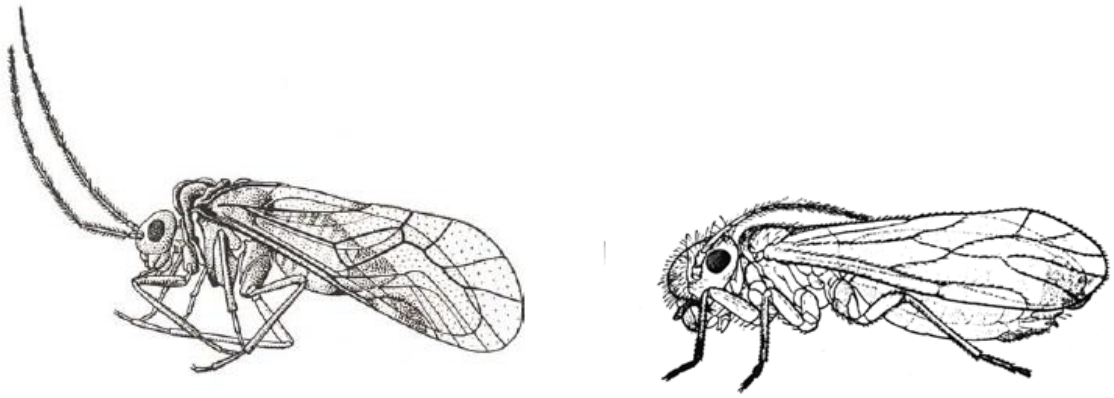
Для представників характерні відносно великі фасеткові очі, довгі ниткоподібні вусики, гризучий ротовий апарат та, у більшості крилатих форм, добре розвинені крила. Крила часто мають характерне жилкування та птеростигму. У стані спокою вони складаються над черевцем (рис. 2.37).

Вусики 13-членикові. Нижньогубний щупик одно- або двочлениковий. Очі зазвичай добре розвинені; у крилатих форм, як правило, є три прості вічка.

Більшість видів крилаті. Крила перетинчасті, передні зазвичай більші за задні; у стані спокою складаються над черевцем. У частини видів крила вкорочені або повністю відсутні. Передні крила часто мають добре виражену склеротизовану птеростигму.

Передньогруди вузькі, частково прикриті середньогрудьми. Ноги ходильні. Лапки дво- або тричленикові залежно від родини.

До добре відомих родин належать Psocidae, Caeciliidae, Stenopsocidae, Lachesillidae, Peripsocidae, Elipsocidae, Philotarsidae, Mesopsocidae, Epipsocidae, Ectopsocidae



а *б*

Рисунок 2.37. а- *Amphigerontia contaminata* (Stephens, 1836) родина Psocidae); б -*Ectopsocus pumilis* (Banks, 1920), родина Ectopsocidae (за Бадоннелем та Россом).

2.5.2. Паразитичні Psocodea Воші

Phthiraptera – високоспеціалізована паразитична група Psocodea, представники якої пристосовані до постійного життя на тілі хазяїна. Це дрібні, безкрилі комахи, тіло яких зазвичай сильно сплощене у спинно-черевному напрямі. Розміри більшості видів становлять приблизно 0,5–8 мм, хоча окремі представники можуть бути більшими.

Характерні ознаки будови

Голова відносно невелика або середніх розмірів, зазвичай широка, пристосована до утримання на поверхні тіла хазяїна. У різних групах її форма та співвідношення ширини голови й грудей відрізняються.

Вусики короткі, зазвичай 3–5-членикові. У Amblycera вони часто булавоподібні або головчасті та можуть втягуватися у спеціальні вусикові ямки. В Ischnocera вусики зазвичай добре помітні, 5-членикові, розташовані відкрито.

Очі редуковані або невеликі; у багатьох видів вони представлені простими пігментованими ділянками або невеликими фасетковими очима. Така будова пов'язана з постійним паразитичним способом життя.

Ротовий апарат спеціалізований відповідно до способу живлення. У більшості пухоїдів він гризучого типу, пристосований до живлення частинками епідермісу, пір'ям, волоссям, шкірними виділеннями та іншими органічними частинками. У частини видів він пристосований до проколювання тканин і споживання крові.

Груди компактні, сегменти частково зближені або злиті. Крил немає. Відсутність крил є характерною адаптацією до постійного життя на хазяїні.

Ноги короткі, чіпкі, пристосовані для утримання на волоссі, пір'ї або шкірі. Лапки зазвичай одно- або двочленикові, на кінці мають один або два кігтики. У різних групах будова кігтиків відповідає типу субстрату, на якому живе паразит.

Черевце добре розвинене, складається з кількох видимих сегментів; його форма може бути видовженою, овальною або широкою. На боках черевця розташовані дихальця.

Розмноження та розвиток. Воші – облігатні постійні ектопаразити, весь життєвий цикл яких проходить на тілі хазяїна. Яйця прикріплюються до волосся або пір’я за допомогою клейкого секрету. Розвиток із неповним перетворенням: молоді особини (німфи) загалом подібні до імаго та після кількох линянь перетворюються на дорослих комах.

Інфраряд Amblycera - Амбліцерні

Представники Amblycera характеризуються гризучим ротовим апаратом і наявністю нижньощелепних щупиків. Вусики короткі, зазвичай 4–5-членикові, часто булавоподібні або головчасті, у стані спокою можуть міститися у спеціальних борозенках або ямках з боків голови.

Голова переважно прогнатична. Середньо- та задньогруди зазвичай добре розмежовані. Ноги чіпкі, пристосовані до пересування по пір'ю або волоссю. Представники інфраряду паразитують переважно на птахах, але окремі родини пов'язані із ссавцями.

Родина Menoponidae - Менопоніди

Дрібні безкрилі паразити птахів і деяких ссавців. Вусики 4–5-членикові, розташовані у борозенках з боків голови. Ротовий апарат гризучий. Тіло сплощене, черевце з добре помітними сегментами та дихальцями.

Ноги короткі, чіпкі, з кігтиками, за допомогою яких комахи утримуються на пір'ї хазяїна (рис. 2.38).

До родини належать, зокрема, представники родів *Menopon*, *Trinoton* та ін.

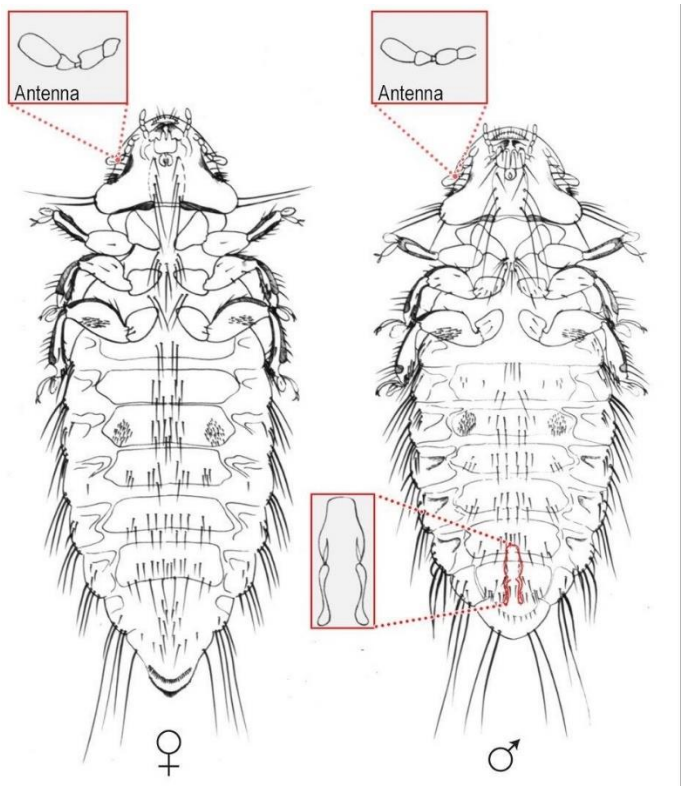


Рисунок 2.38. Представник інфраряду Amblycera *Menopon gallinae* (Linnaeus, 1758), родина Menoponidae: A - самиця; B - самець (за Adam, 2007).

Родина Laemobothriidae Лаемоботріїди

Переважно відносно великі пухоїди, що паразитують на птахах. Тіло видовжене, сплощене; голова та груди добре склеротизовані. Ротовий апарат гризучого типу.

Характерною особливістю є пристосування ніг до утримання на пір'ї. Представники родини пов'язані переважно з великими птахами, зокрема хижими та водоплавними.

Типовий рід *Laemobothrion*.

Родина Ricinidae Ріциніди

Дрібні безкрилі паразити переважно птахів. Тіло компактне, сплощене, з добре розвиненим хітиновим покривом. Вусики короткі, ротовий апарат гризучого типу.

Ноги пристосовані для пересування між пір'ям. Представники родини живляться переважно частинками епідермісу та іншими органічними залишками на поверхні тіла хазяїна.

Родина Gyropidae Гіропіди

Переважно паразити ссавців, особливо гризунів. Тіло невелике, сплощене. Вусики короткі, ротовий апарат гризучий. Ноги чіпкі, пристосовані для утримання на волоссі.

Представники родини характеризуються спеціалізацією до життя серед волосся хазяїна.

Інфраряд Ischnocera Ізхноцерні

Представники Ischnocera також є безкрилими постійними ектопаразитами, переважно птахів і ссавців.

Голова зазвичай добре розвинена, часто ширша за передньогруди. Вусики переважно 5-членикові, добре помітні та не ховаються у вусикових ямках. Нижньощелепні щупики відсутні.

Ротовий апарат гризучого типу. Тіло сплощене, ноги короткі, з добре розвиненими кігтиками. У представників, що живуть на птахах, кігтики особливо добре пристосовані для утримання на стрижнях і борідках пір'я.

Родина Philopteridae Філоптериди

Одна з найбільших груп пухоїдів, переважно паразитів птахів. Тіло видовжене або овальне, сплощене. Голова добре розвинена, часто ширша за груди.

Вусики 5-членикові. Ротовий апарат гризучий. Ноги короткі, з кігтиками, що забезпечують міцне утримання на пір'ї (рис. 2.39).

До родини належить велика кількість родів і видів, пов'язаних із різними групами птахів.

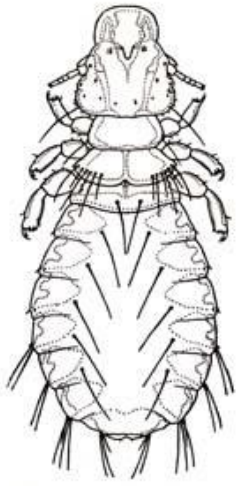


Рисунок 2.39. *Anatoecus dentatus* (Scopoli, 1763) родина Philopteridae (за Бей-Бієнком).

Родина Trichodectidae - Триходектиди

Переважно паразити ссавців. Тіло компактне або видовжене, сплощене. Голова відносно велика, вусики 3–5-членикові залежно від групи.

Ротовий апарат гризучий. Ноги добре пристосовані до пересування серед волосся. Живляться частинками епідермісу, волоссям та шкірними виділеннями.

До родини належить, зокрема, рід *Trichodectes*.

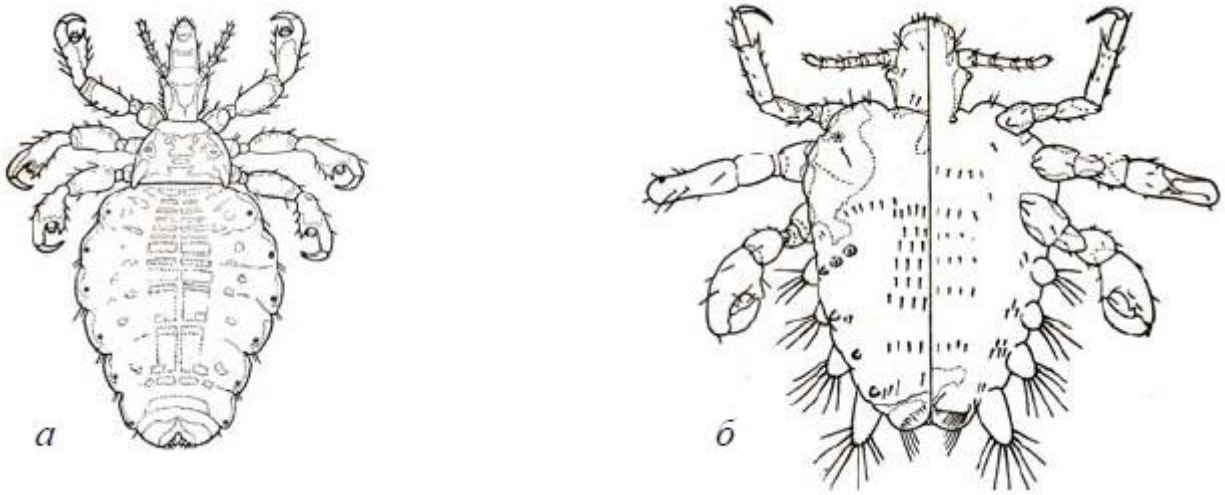


Рисунок 2.40. Представники вошей (Phthiraptera, Anoplura): а - *Haematopinus suis* (Linnaeus, 1758), родина Haematopinidae; б - *Pthirus pubis* (Linnaeus, 1758), родина Pthiridae (за Благовещенським та Феррісом).

2.5.3. Ряд Thysanoptera - Трипси, або Бахромчастокрилі

Дрібні комахи, переважно 0,5–5 мм завдовжки, з видовженим, вузьким, часто дещо сплощеним у спинно-черевному напрямі тілом. Покриви тіла відносно тонкі, часто вкриті дрібними волосками та щетинками. Забарвлення різноманітне – від світло-жовтого та бурого до темно-коричневого або майже чорного.

Ряд має 2 підряди:

- Підряд Terebrantia – Яйцекладні
- Підряд Tubulifera – Трубкохвості

Голова гіпогнатична або дещо прогнатична, відносно компактна.

Ротовий апарат колючо-сисного типу, асиметричний. Права мандибула редукована, а ліва утворює основну частину ріжучого апарату; максили перетворені на стилети. Ротові органи утворюють хоботкоподібну структуру, за допомогою якої трипси проколюють рослинні тканини та висмоктують їхній вміст (рис. 2.41).

Складні очі добре розвинені, часто великі, складаються з численних фасеток. У крилатих форм звичайно є три простих вічка (оцелі), хоча в окремих видів вони можуть бути редукованими або відсутніми. Вусики 6–9-членикові, з численними сенсорними органами; окремі членики можуть мати характерні сенсорні конуси або щетинки.

Груди складаються з передньогрудей і птероторакса, утвореного середньо- та задньогрудьми. Передньогруди рухомо з'єднані з птероторакcом. Ноги бігального типу, відносно короткі. Лапки одно- або двочленикові, на кінці мають кігтики та характерний втяжний присисний пухирець - *ароліум*, який забезпечує прикріплення комахи до гладкої поверхні.

Крила у крилатих форм вузькі, видовжені, з сильно редукованим жилкуванням. Їхня поверхня та краї вкриті численними довгими волосками, які утворюють характерну бахрому. Саме ця особливість зумовила назву бахромчастокрилі. Крила можуть бути повністю розвиненими, вкороченими або редукованими; у деяких видів вони відсутні. У стані спокою крила складаються вздовж черевця, перекриваючись або лежачи одне над одним.

Черевце видовжене, складається з 11 сегментів, хоча останні сегменти можуть бути частково редуковані або модифіковані. У представників Tubulifera кінцева частина черевця самки витягнута в характерну трубку — тубус. У представників Terebrantia кінець черевця не утворює такої трубки, а самки мають добре розвинений яйцеклад.

Розвиток

Трипсам властивий своєрідний тип розвитку, має риси як неповного, так і повного перетворення. Молоді личинки загалом подібні до дорослих комах, однак безкрилі та статево незрілі. Після кількох личинкових віків настають стадії *пронімфи* та *німфи*. На цих стадіях формуються й розвиваються крилові зачатки та статеві органи, а рухливість і живлення значно знижуються або припиняються.

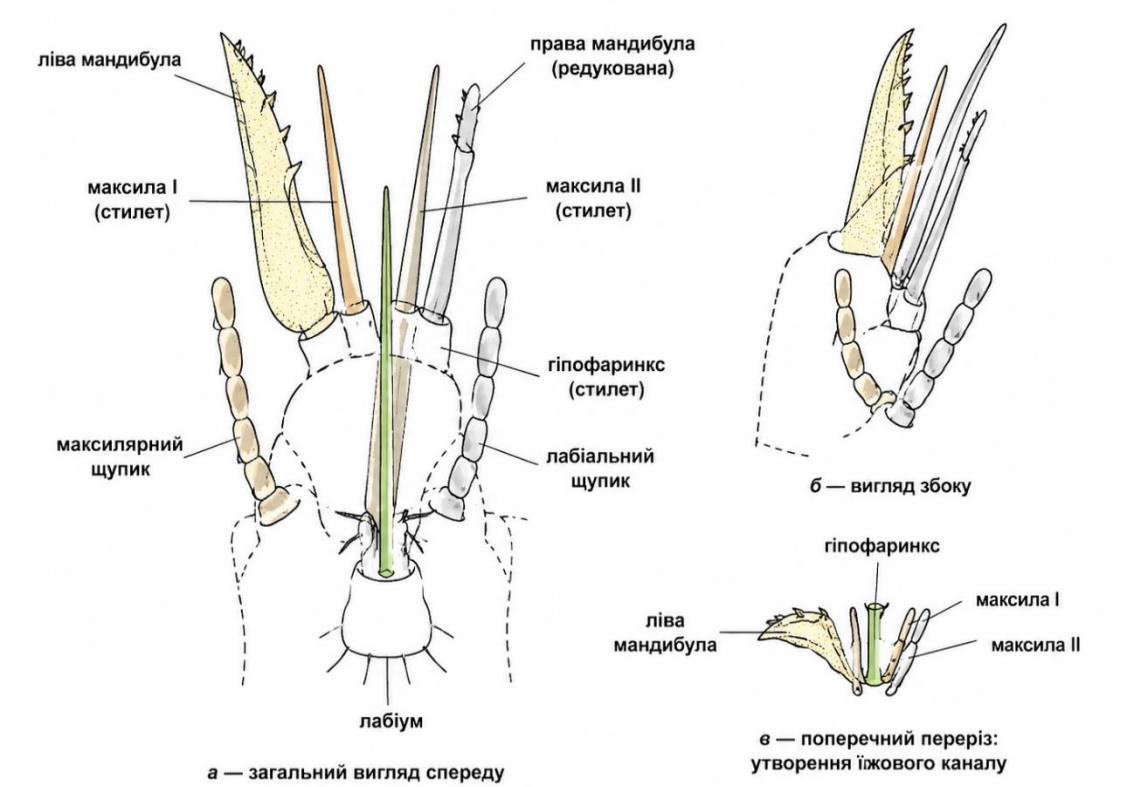


Рисунок 2.41. Ротовий апарат трипсів (Thysanoptera): асиметричний колюче-сисний тип (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT)

Ряд Thysanoptera

- ***Підряд Terebrantia - Яйцекладні***
  - Надродина Aeolothripoidea
    - Родина Aeolothripidae
  - Надродина Adiheterothripoidea
    - Родина Adiheterothripidae
  - Надродина Faurielloidea
    - Родина Fauriellidae
  - Надродина Heterothripoidea
    - Родина Heterothripidae
  - Надродина Melanthripoidea
    - Родина Melanthripidae
  - Надродина Merothripoidea
    - Родина Merothripidae
  - Надродина Stenurothripoidea
    - Родина Stenurothripidae
  - Надродина Thripoidea
    - Родина Thripidae
  - Надродина Uzelothripoidea
    - Родина Uzelothripidae
- ***Підряд Tubulifera - Трубкохвості***
  - Надродина Phlaeothripoidea

└── Родина Phlaeothripidae

Підряд Terebrantia - Яйцекладні

Terebrantia – одна з двох основних сучасних груп трипсів, представники якої характеризуються наявністю добре розвиненого яйцеклада та особливостями будови кінця черевця. Це переважно дрібні комахи довжиною близько 0,5–5 мм, із видовженим, дещо сплощеним тілом.

Голова відносно невелика, гіпогнатична або дещо прогнатична. Ротовий апарат асиметричний, колюче-сисного типу: ліва мандибула добре розвинена й утворює основний проколювальний елемент, тоді як права мандибула сильно редукована. Максили формують стилети, які разом з іншими ротовими структурами утворюють систему для проколювання тканин і висмоктування рідкого вмісту.

Вусики зазвичай 6–9-членикові, ниткоподібні або слабко булавоподібні, часто з сенсорними конусами та іншими чутливими структурами.

Очі великі, фасеткові, добре розвинені; у більшості видів є три простих вічка (оцелі).

Груди складаються з передньогрудей і птероторакса, утвореного злитими середньо- та задньогрудьми. Ноги бігального типу. Лапки одно- або двочленикові, на кінці мають кігтики та характерний втяжний присисний пухирець (ароліум), що забезпечує утримання на гладкій поверхні рослин.

Крила, якщо розвинені, вузькі, видовжені, з сильно редукованим жилкуванням і характерною бахромою з довгих війок по краях. Передні крила зазвичай дещо ширші за задні. У багатьох видів спостерігається статевий диморфізм за розвитком крил: самиці можуть бути крилатими, тоді як самці – безкрилі або з редукованими крилами (рис.2.42).

Голова та груди вкриті дрібними волосками й сенсиллами

Черевце складається з 10 сегментів. У самок останні сегменти утворюють пилкоподібний або щипцеподібний яйцеклад, за допомогою якого яйця вводяться безпосередньо в тканини рослин. Саме наявність такого яйцеклада є однією з головних діагностичних ознак Terebrantia. На відміну від них, у Tubulifera десятий сегмент черевця витягнутий у характерну трубку, а справжній яйцеклад відсутній.

Розмноження та розвиток

Самки відкладають яйця переважно в тканини листків, стебел, квіток або інших органів рослин, попередньо проколюючи їх яйцекладом. В окремих видів яйця відкладаються відкрито на поверхні рослин.

Розвиток має своєрідний характер і поєднує ознаки неповного та повного перетворення. Личинки загалом подібні до імаго, однак після активних личинкових стадій проходять дві малорухливі стадії – *пронімфу* та *німфу*, під час яких відбувається формування крил і статевих органів.

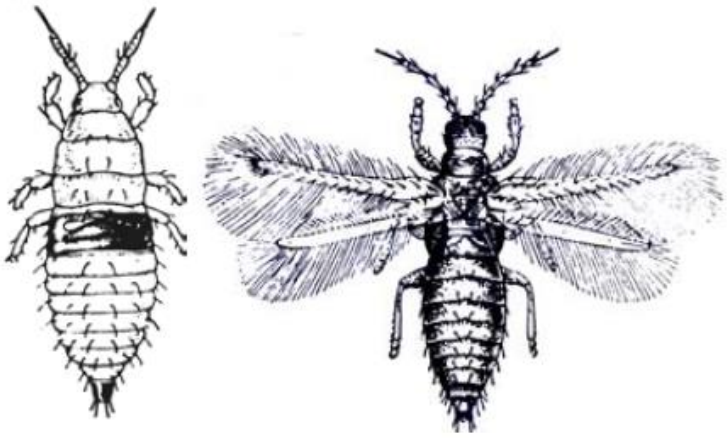


Рисунок 2.42. *Heliothrips rubrocinctus* (Giard, 1901), родина Thripidae, підряд Terebrantia. (за Россом)

Підряд Tubulifera - Трубкохвості

Tubulifera – другий сучасний підряд трипсів (Thysanoptera), представники якого добре відрізняються від Terebrantia будовою кінця черевця. Назва підряду пов'язана з характерною ознакою – десятий сегмент черевця витягнутий у довгу трубку.

Це переважно дрібні комахи, довжиною близько 1–5 мм, із видовженим, циліндричним або дещо сплощеним тілом.

Голова відносно невелика, зазвичай прогнатична або гіпогнатична. Ротовий апарат асиметричний, колюче-сисного типу, як і в інших трипсів. Ліва мандибула добре розвинена, права сильно редукована. Максили утворюють стилети, за допомогою яких комаха проколює субстрат і висмоктує рідину.

Вусики зазвичай 7–8-членикові, ниткоподібні або слабко потовщені до вершини. На члениках розташовані сенсорні структури, важливі для орієнтації та пошуку їжі.

Очі фасеткові, добре розвинені, хоча їх розміри можуть варіювати. У багатьох видів на голові наявні три простих вічка.

Груди складаються з передньогрудей та птероторакса, утвореного середньо- і задньогрудьми. Ноги бігального типу. Лапки одночленикові, на кінці мають кігтик і характерний ароліум – втяжний присисний пухирець, який допомагає утримуватися на поверхні рослин.

Крила, якщо розвинені, вузькі, видовжені, з дуже редукованим або практично відсутнім жилкуванням. По краях вони несуть довгі бахромчасті війки, характерні для трипсів. Передні та задні крила зазвичай подібні за шириною. У багатьох представників зустрічаються безкрилі або короткокрилі форми.

Черевце є головною діагностичною ознакою. Черевце у Tubulifera складається з 10 сегментів. Десятий сегмент витягнутий у характерну трубку – *тубус*, яка добре помітна на кінці черевця. Саме ця ознака дала назву підряду.

У самиць справжній яйцеклад відсутній. Яйця відкладаються на поверхні субстрату або в інші доступні місця, після чого самка може прикривати їх

виділеннями. У самців кінцева трубка також добре розвинена, хоча її форма може відрізнятися від такої у самиць.

Спосіб життя і живлення

Tubulifera зустрічаються на листках, пагонах, квітках, корі дерев і чагарників, у рослинних рештках та лісовій підстилці. Значна частина видів пов'язана з рослинами, однак серед них є багато видів, які живляться гіфами грибів, спорами та органічними рештками.

Особливо характерним є зв'язок деяких трубкохвостих із грибами та відмерлими рослинними тканинами. Водночас серед Phlaeothripidae є фітофаги, хижаки та види, що живуть у галах.

Деякі представники мають важливе сільськогосподарське значення, оскільки пошкоджують культурні рослини, викликаючи сріблястість, некрози, деформацію листків і пагонів. Однак у цілому економічно небезпечних видів серед Tubulifera менше, ніж серед Terebrantia.

Сучасні представники Tubulifera належать переважно до однієї великої родини Phlaeothripidae - флеотрипіди, яка є однією з найбагатших на види родин трипсів. До неї належать, зокрема, види родів *Haplothrips, Liothrips, Gynaikothrips, Phlaeothrips* та ін.



Рисунок 2.43. Haplothrips niger (Osborn, 1883), Phlaeothripidae, Tubulifera (ілюстрація D. W. Helmore; Manaaki Whenua – Landcare Research).

2.5.4. Ряд Hemiptera – Напівтвердокрилі

Hemiptera – великий ряд комах надряду Paraneoptera, представники якого характеризуються спеціалізованим колючо-сисним ротовим апаратом. До ряду належать клопи, цикади, листоблішки, цикадки, пінниці, листоблішки, попелиці, білокрилки, кокциди та інші групи.

У складі ряду Hemiptera виділяють чотири підряди:

- Sternorrhyncha – стеблохоботні;
- Auchenorrhyncha – цикадові;
- Coleorrhyncha – щитохоботні (або колеоринхи);
- Heteroptera – справжні клопи / різнокрилі

Розміри представників дуже різноманітні – від менше 1 мм до кількох сантиметрів. Тіло може бути видовженим, овальним, сплощеним, клиноподібним або щитоподібним залежно від способу життя.

Голова рухомо з'єднана з передньогрудьми, ступінь її рухливості варіює. Найхарактернішою ознакою є ротовий апарат *колючо-сисного* типу. Верхня та нижня щелепи перетворені на тонкі стилети, які містяться всередині жолобоподібного лабіума, що утворює хоботок – рострум. Максили формують харчовий і слинний канали (рис.2.44). Така будова забезпечує проколювання рослинних тканин або покривів тварин та висмоктування рідкої їжі. У більшості видів ротовий апарат пристосований до живлення соками рослин, проте серед Hemiptera є численні хижаки, а деякі представники живляться кров'ю тварин.

Вусики різноманітні за будовою. У Heteroptera вони зазвичай 4–5-членикові, тоді як в інших підрядах їхня будова може істотно відрізнятися.

Очі переважно фасеткові, добре розвинені. Прості вічка можуть бути наявними, редукованими або відсутніми залежно від групи.

Груди та ноги. Груди складаються з трьох сегментів, але середньо- та задньогруди в багатьох групах тісно пов'язані між собою. Передньоспинка особливо добре розвинена у клопів (Heteroptera), де вона часто утворює широкий щитоподібний або трапецієподібний склерит. Ноги переважно ходильного або бігального типу, але можуть спеціалізуватися відповідно до способу життя:

стрибальні – у цикадок, цикад, пінниць;

плавальні – у водяних клопів;

хапальні – у хижих клопів;

копальні – у деяких ґрунтових форм.

Лапки зазвичай складаються з 1–3 члеників.

Крила. У крилатих форм зазвичай є дві пари крил, але ступінь їх розвитку дуже різноманітний. У багатьох груп можливі безкрилі форми або статевий/сезонний поліморфізм.

У Heteroptera передні крила перетворені на характерні напівнадкрила – *геміелітри*: їхня основна частина склеротизована, а вершина залишається перетинчастою. Задні крила перетинчасті. У стані спокою крила зазвичай складаються пласко над черевцем.

У Auchenorrhyncha, Sternorrhyncha та Coleorrhyncha, якщо крила розвинені, вони переважно перетинчасті, хоча існують численні модифікації.

Черевце. Черевце складається з сегментів, кількість і будова яких змінюються в різних групах. На черевці можуть розташовуватися дихальця, пахучі залози, восковидільні структури та статеві придатки.

У багатьох Heteroptera добре розвинені грудні пахучі залози, секрет яких використовується для захисту від хижаків.

Розвиток. Hemiptera характеризуються неповним перетворенням (геміметаболією). Личинки або німфи загалом подібні до дорослих особин, але відрізняються меншими розмірами, недорозвиненими статевими органами та, у крилатих форм, відсутністю або початковим розвитком крил.

У Sternorrhyncha розвиток може бути значно складнішим, включати морфологічно різні покоління, чергування статевого та партеногенетичного розмноження.

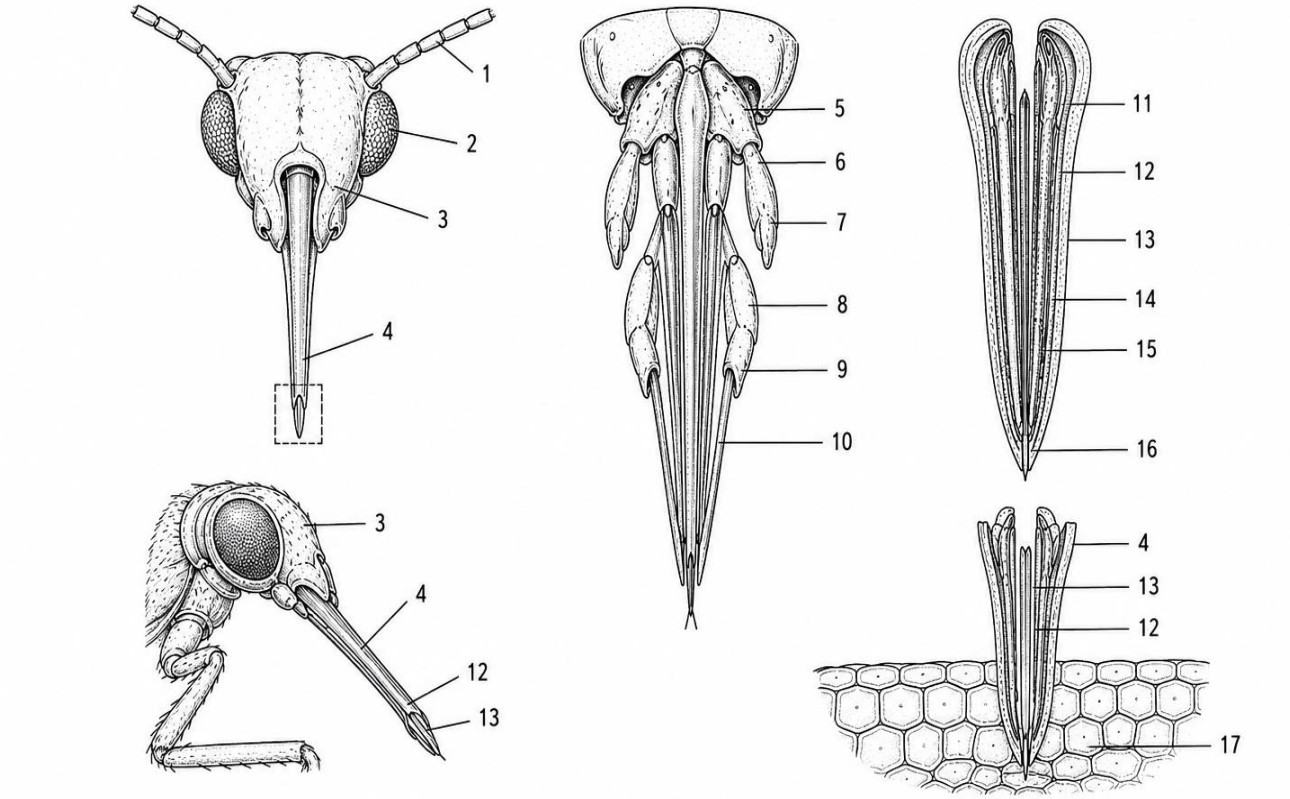


Рисунок 2.44. Будова колючо-сисного ротового апарату клопів (Hemiptera).1 вусик, 2 - складне око; 3 - голова (лоб); 4 - рострум (хоботок); 5 - верхня губа (лабрум); 6 - верхні щелепи (мандибули), стилети; 7 – нижні щелепи (максили), стилети; 8 - максилярні стилети; 9 - нижня губа (лабіум), утворює піхву роструму; 10 - кінчик роструму; 11 - лабіум (зовнішня оболонка роструму); 12 - слинний канал (утворений максилярними стилетами); 13 - харчовий канал (утворений мандибулярними стилетами); 14 - слинна протока; 15 - максилярні стилети (порожнисті); 16 - кінчик роструму;17 - рослинна тканина (місце проколу та живлення). (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT)

Підряд Sternorrhyncha - Стеблохоботні

Sternorrhyncha — переважно дрібні рослиноїдні комахи, пов’язані з наземними рослинами. Більшість видів живиться соком рослин, проколюючи тканини рослини спеціалізованим колючо-сисним ротовим апаратом. До підряду належать попелиці, білокрилки, листоблішки та кокциди (щитівки, борошнисті червці та споріднені групи).

Загальні ознаки.

Тіло зазвичай невелике, м’яке, часто дорзовентрально сплощене або яйцеподібне, у частини груп вкрите восковими виділеннями, щитками чи борошнистим восковим нальотом. Розміри сильно варіюють, але переважно це дрібні комахи.

Голова відносно невелика, у багатьох форм частково злита з грудьми. Ротовий апарат колюче-сисного типу. Верхня губа та лабіум утворюють рострум, усередині якого містяться тонкі мандибулярні та максилярні стилети. Максилярні стилети формують харчовий і слинний канали. Ротовий апарат пристосований до проколювання рослинних тканин і висмоктування флоемного або ксилемного соку.

Вусики різної будови, найчастіше ниткоподібні або щетинкоподібні, складаються з кількох члеників; їх кількість і будова мають важливе діагностичне значення. У попелиць найчастіше 4–6-членикові, у листоблішок – 10-членикові, у білокрилок – 7-членикові, у кокцид кількість члеників значно варіює.Очі можуть бути добре розвинені, редуковані або частково відсутні; прості вічка у різних груп представлені неоднаково.

Груди складаються з трьох сегментів. Крила характерні переважно для крилатих форм, але ступінь їх розвитку дуже варіабельний. Передні крила зазвичай перетинчасті, задні – менші; у багатьох представників крила редуковані або повністю відсутні. Для Sternorrhyncha характерний виражений поліморфізм за розвитком крил.

Ноги переважно ходильного типу. У деяких груп ноги спеціалізовані: наприклад, у листоблішок задні ноги пристосовані до стрибання. Лапки одно- або двочленикові, з парою кігтиків; у багатьох груп лапки двочленикові, у кокцид переважно однчленикові.

Розвиток і розмноження. Для представників підряду характерне неповне перетворення, однак життєві цикли окремих груп дуже різноманітні. Особливо складні цикли характерні для попелиць, у яких можуть чергуватися статеве розмноження та партеногенез, а також крилаті й безкрилі покоління.

У багатьох видів спостерігається висока плодючість і швидка зміна поколінь, що дає змогу за сприятливих умов швидко формувати численні популяції.

Яйця відкладають на рослини або в рослинні тканини. У частини груп самки народжують живих личинок або німф. Молоді стадії зазвичай подібні до дорослих, але відрізняються меншими розмірами та відсутністю або неповним розвитком крил і статевих органів.

Спосіб життя та живлення

Переважна більшість Sternorrhyncha – фітофаги. Вони живляться соком рослин, переважно флоемним або ксилемним. Заселяють листки, пагони, стебла, корені, молоді гілки та інші частини рослин.

Багато видів виділяють медяну росу, багату на цукри. Вона є субстратом для розвитку сажкових грибів, унаслідок чого листкова поверхня вкривається темним нальотом і знижується інтенсивність фотосинтезу.

Окремі представники утворюють гали, живуть у ґрунті або на коренях, а деякі види протягом життєвого циклу змінюють рослин-господарів.

Підряд Sternorrhyncha Стеблохоботні

- ***Інфраряд Psyllomorpha***
  - *Надродина Psylloidea*
    - Родина Psyllidae - Листоблішки
    - Родина Aphalaridae
    - Родина Liviidae
    - Родина Calophyidae
- ***Інфраряд Aleyrodomorpha***
  - *Надродина Aleyrodoidea*
    - Родина Aleyrodidae - Білокрилки
- ***Інфраряд Aphidomorpha***
  - *Надродина Aphidoidea*
    - Родина Aphididae - Попелиці
    - Родина Adelgidae
    - Родина Pemphigidae - Пемфіги
    - Родина Phylloxerida -Філоксери
- ***Інфраряд Coccidomorpha***
  - *Надродина Coccoidea*
    - Родина Coccidae - Щитівки
    - Родина Diaspididae - Щитівки справжні
    - Родина Pseudococcidae - Борошнисті червці
    - Родина Kermesidae
    - Родина Eriococcidae
    - інші родини

Представники родин Psyllidae, Aleyrodidae, Aphididae, Coccidae, Diaspididae та Pseudococcidae мають особливе значення для сільського господарства, оскільки серед них є численні види – шкідники плодових, ягідних, овочевих, зернових, технічних, декоративних і лісових культур. Вони безпосередньо пошкоджують рослини, висмоктуючи клітинний та флоемний сік, виділяють медяну росу, сприяють розвитку сажкових грибів, а окремі види є переносниками фітопатогенних вірусів. Тому представників цих родин доцільно розглядати окремо в курсі систематики комах у контексті їх діагностичних ознак, біології, екології та значення для захисту рослин.

Надродина Psylloidea Листоблішки

Psylloidea – група дрібних рослиноїдних комах підряду Sternorrhyncha, представники якої тісно пов’язані з рослинами. Листоблішки заселяють переважно деревні та чагарникові рослини, рідше трав’янисті культури. Серед них є важливі шкідники плодових, декоративних, лісових та сільськогосподарських рослин.

Тіло невелике, зазвичай 1,5–5 мм завдовжки, компактне, часто сплощене з боків або клиноподібне. Голова добре відокремлена, очі великі, фасеткові; у

багатьох представників є три прості вічка. Вусики відносно довгі, 10-членикові, ниткоподібні.

Ротовий апарат колючо-сисного типу, пристосований до живлення рослинним соком. Хоботок короткий, спрямований донизу або назад і складається з членистого лабіума, всередині якого розташовані колючі стилети.

Крила зазвичай добре розвинені, дві пари. Передні крила більші за задні, перетинчасті, з характерним жилкуванням. У стані спокою вони складаються дахоподібно над черевцем. Окремі форми можуть мати редуковані крила.

Ноги добре розвинені, задня пара пристосована до стрибання, завдяки чому листоблішки можуть швидко залишати рослину при небезпеці. Лапки двочленикові, закінчуються парою кігтиків.

Родина Psyllidae - Листоблішки

Тіло невелике, зазвичай компактне, часто сплощене. Тім'я коротше за свою ширину, із заднього краю. Додаткових органів чуття перед фасетковими очима немає. Вусики довгі, ниткоподібні, 10-членикові, без довгих щетинок. Щоки спереду утворюють два характерні конічні вирости – щічні конуси.

Ротовий апарат колючо-сисного типу, пристосований до живлення рослинними соками. Хоботок тричлениковий, спрямований донизу або назад.

Крила зазвичай добре розвинені, дві пари; у стані спокою складаються дахоподібно над черевцем. Передні крила більші за задні, прозорі, перетинчасті, рідше шкірясті. Жилкування добре виражене й має діагностичне значення (рис. 2.45).

Задні ноги стрибального типу, добре розвинені. Лапки двочленикові, закінчуються кігтиками. Черевце коротке, конусоподібне.

Личинки та німфи значно відрізняються від імаго: вони плоскі, широкі, безкрилі та дуже рухливі. У деяких видів на тілі розвинені воскові залози, секрет яких утворює восковий наліт або ниткоподібні воскові виділення.

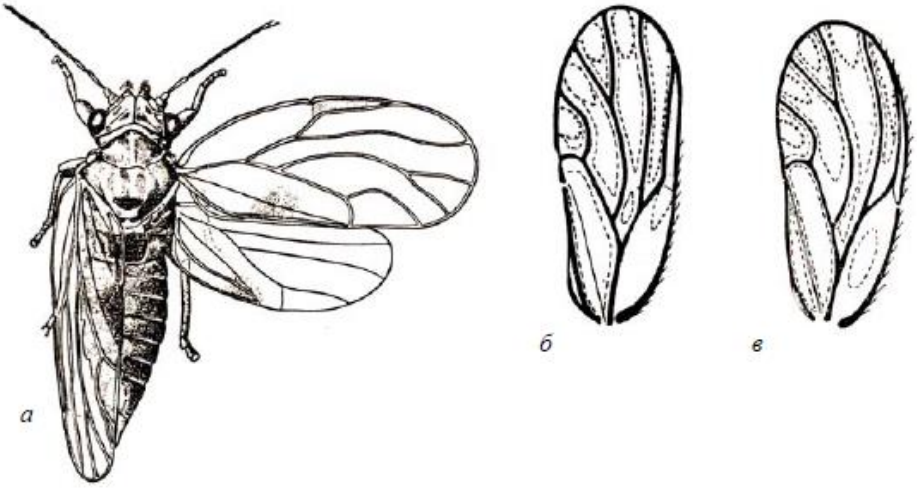


Рисунок 2.45. Psyllidae: а – *Psylla pyricola* (Förster, 1848*)*, б – *P. mali* (переднє крило), в – *P. betulae* (переднє крило) (за Логіновою).

Надродина Aleyrodoidea Білокрилки

Aleyrodoidea - невелика група дрібних рослиноїдних комах підряду Sternorrhyncha - Стеблосисні. Представники надродини тісно пов'язані з рослинами та живляться, висмоктуючи соки з їхніх тканин. Серед білокрилок є важливі шкідники сільськогосподарських, плодових, овочевих і декоративних культур, особливо в умовах захищеного ґрунту.

Родина Aleyrodidae Білокрилки

Білокрилки - дуже дрібні комахи, переважно 1–3 мм завдовжки. Тіло і крила часто вкриті характерним білим восковим порошкоподібним нальотом, що зумовлює назву групи (рис. 2.46, *а*).

Голова невелика, очі добре розвинені. Вусики ниткоподібні, зазвичай 7-членикові. Ротовий апарат колюче-сисного типу, хоботок пристосований до проколювання рослинних тканин і висмоктування соку.

Крила дві пари, приблизно однакового розміру, перетинчасті; у стані спокою вони утримуються дахоподібно над тілом. Крила та тіло зазвичай вкриті білими восковими виділеннями. Ноги ходильного типу, лапки двочленикові.

Личинки (німфи) сильно відрізняються від імаго. Вони безкрилі, плоскі, малорухомі або нерухомі, зазвичай овальні, живуть на нижньому боці листків і живляться рослинним соком. Перед перетворенням на дорослу комаху проходять кілька німфальних стадій; останню нерухому стадію традиційно називають *пупарієм* (рис. 2.46,*б,в,г*).

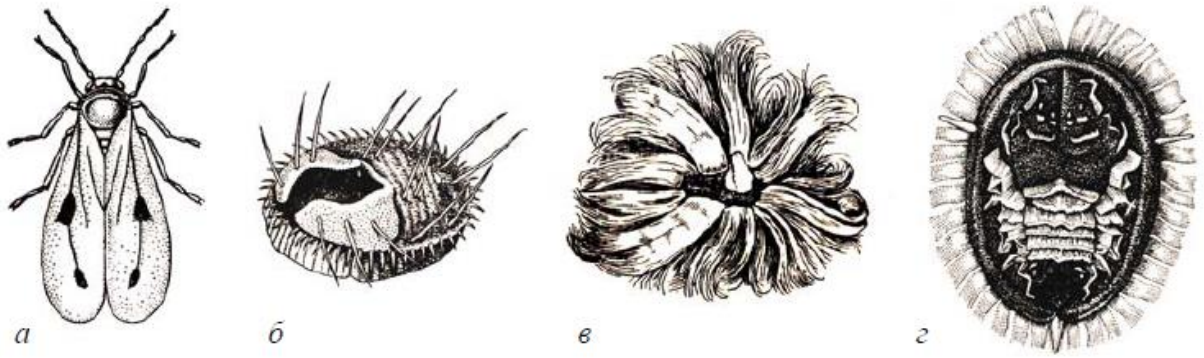


Рисунок 2.46. Aleyrodidae: а – *Aleyrodes proletella*, б – *Trialeurodes vaporariorum* (пупарій), в – *Bulgarialeurodes cotesi*i (пупарій), г – *Aleurodes asari* (пупарій) (за Бей-Бієнком).

Надродина Aphidoidea Попелиці

Aphidoidea - група дрібних рослиноїдних комах підряду Sternorrhyncha, представники якої живляться переважно соками рослин. Це одна з найважливіших у практичному відношенні груп стеблосисних комах, оскільки серед них є численні шкідники сільськогосподарських, плодових, овочевих, декоративних і лісових рослин.

Тіло попелиць зазвичай дрібне, м'яке, овальне або грушоподібне, завдовжки переважно 1–4 мм, рідше більше.

Голова добре розвинена, очі фасеткові, часто є три простих вічка. *Вусики* ниткоподібні, зазвичай 5–6-членикові, причому їхня будова має важливе систематичне значення.

Ротовий апарат колючо-сисного типу. Хоботок складається з лабіума, всередині якого містяться тонкі стилети – видозмінені мандибули та максили. За їх допомогою попелиці проколюють рослинні тканини та висмоктують флоемний сік.

У межах надродини спостерігається виразний поліморфізм. Поряд із безкрилими самками існують крилаті форми, які забезпечують розселення. Крилаті особини мають дві пари перетинчастих крил, причому передні крила значно більші за задні. У стані спокою крила складаються над черевцем.

Ноги ходильного типу, зазвичай добре розвинені; лапки двочленикові, з кігтиками. На черевці у багатьох попелиць є характерні сифонці (корникли) – парні трубчасті утвори, через які виділяються захисні секрети.

Розмноження та розвиток

Для Aphidoidea характерне чергування статевого та партеногенетичного розмноження. У багатьох видів протягом вегетаційного періоду переважають безкрилі або крилаті партеногенетичні самки, які народжують живих личинок. Наприкінці сезону з'являються статеві покоління, після парування самки відкладають яйця, які забезпечують перезимівлю.

Розвиток неповний (геміметаболія). Молоді особини – німфи – загалом подібні до дорослих, але менші за розмірами та без розвинених крил. Німфи проходять кілька линянь, після чого перетворюються на імаго.

Життєві цикли окремих видів можуть бути одно- або дводомними: частина попелиць протягом року розвивається на одному виді рослин, інші закономірно змінюють рослин-господарів.

Родина Aphididae - Попелиці

Aphididae – одна з найбільш численних родин надродини Aphidoidea. Представники родини – дрібні, м'якотілі фітофаги, які живляться соками рослин. Тіло зазвичай 1–4 мм завдовжки, овальне, грушоподібне або видовжене.

Характерною ознакою багатьох представників є наявність на V–VI сегментах черевця *сифонців* (сокових трубочок), форма та будова яких має важливе діагностичне значення. *Хвостик* (кауда) також використовується для визначення видів (рис.2.47).

У родині широко представлений поліморфізм: в одному життєвому циклі можуть формуватися безкрилі та крилаті самки, а також статеві особини. Розмноження часто відбувається партеногенетично, що забезпечує швидке збільшення чисельності популяції.

Родина Pemphigidae Пемфіги

Pemphigidae – родина дрібних попелицеподібних комах, життєвий цикл яких часто пов'язаний із деревними рослинами. Представники родини можуть утворювати характерні гали на листках, пагонах та інших органах рослин.

Тіло невелике, м’яке, у безкрилих форм зазвичай овальне або видовжене. Ротовий апарат колючо-сисного типу, пристосований до живлення рослинними соками. Як і в інших Aphidoidea, у життєвому циклі можуть бути крилаті та безкрилі покоління.

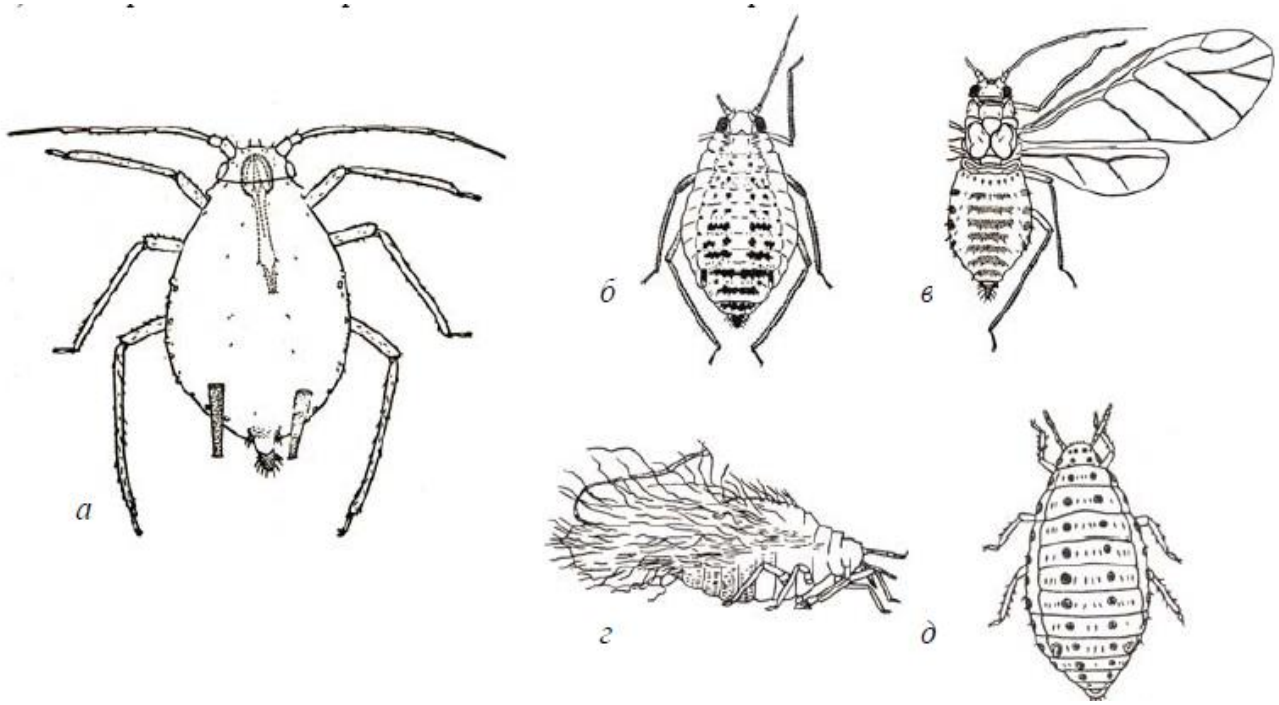


Рисунок 2.47. Представники родини Aphididae: а - *Aphis pomi*; б - *Brevicoryne brassicae* (безкрила самиця); в - *Brevicoryne brassicae* (крилата самиця); г - *Eriosoma lanigerum* (самиця з опушенням); д - *Eriosoma lanigerum* (самиця без опушення) (за Бей-Бієнкомм).

Родина Phylloxeridae Філоксери

Phylloxeridae — невелика родина дрібних рослиноїдних комах підряду Sternorrhyncha, надродини Aphidoidea. Представники родини живляться соками рослин, переважно деревних, і мають складні життєві цикли, часто пов’язані зі зміною рослин-хазяїв та чергуванням різних морфологічних форм.

Тіло філоксер зазвичай дрібне, м’яке, овальне або видовжене, завдовжки переважно близько 1–2 мм. Забарвлення може бути жовтуватим, зеленуватим або бурим. Ротовий апарат колючо-сисного типу, пристосований до висмоктування рослинного соку.

Вусики короткі, складаються з кількох члеників. У крилатих форм є дві пари перетинчастих крил; передні крила більші за задні. Безкрилі форми крил не мають. Ноги ходильного типу, добре розвинені.

Для Phylloxeridae характерний виразний поліморфізм і складний цикл розвитку. У різних поколінь можуть формуватися безкрилі та крилаті особини, а також статеві форми. Частина видів утворює гали на листках і пагонах, де розвиваються колонії комах. В інших випадках личинки та безкрилі особини живляться на коренях.

Ознака	Aphididae Попелиці	Pemphigidae Пемфіги	Aleyrodidae Білокрилки
Розмір тіла	Переважно 1–4 мм	Переважно 1–3 мм	Переважно 1–3 мм
Тіло	М’яке, овальне або грушоподібне	М’яке, овальне або видовжене	Невелике, тіло й крила часто вкриті білим восковим нальотом
Вусики	Зазвичай 5–6-членикові	Короткі, кілька члеників	Зазвичай 7-членикові
Ротовий апарат	Колючо-сисний	Колючо-сисний	Колючо-сисний
Сифонці	Добре розвинені у більшості видів	Часто редуковані або відсутні	Відсутні
Крила	Дві пари у крилатих форм	Дві пари у крилатих форм	Дві пари, вкриті восковим нальотом
Положення крил у спокої	Зазвичай складені над черевцем	Над черевцем	Дахоподібно над тілом
Ноги	Ходильні	Ходильні	Ходильні
Лапки	Двочленикові	Двочленикові	Двочленикові
Німфи	Подібні до імаго, рухливі	Часто пов’язані з галами; можуть бути вкриті воском	Плоскі, нерухомі або малорухомі, живуть переважно на нижньому боці листків

Надродина Coccoidea (Coccinea) Кокциди

Кокциди - переважно дрібні рослиноїдні комахи з різко вираженим статевим диморфізмом. Для більшості представників характерні значні морфологічні відмінності між самцями та самками. Самки, як правило, безкрилі, малорухомі або нерухомі, а в окремих групах їхні ноги, вусики та інші придатки можуть бути сильно редуковані.

Тіло самиць зазвичай овальне, округле або видовжене, часто сплощене або, навпаки, сильно опукле. Сегментація тіла виражена слабко. У багатьох групах тіло вкрите восковими виділеннями, які можуть утворювати щиток, воскові пластинки, яйцевий мішок або борошнистий наліт.

Ротовий апарат колючо-сисного типу, добре розвинений у самок і личинок. Він пристосований до проколювання рослинних тканин та висмоктування рослинного соку. Ротові стилети можуть проникати глибоко в тканини рослини.

Вусики у самиць різної будови, від добре розвинених до сильно редукованих або відсутніх. Ноги також варіюють: можуть бути нормально розвиненими, короткими, редукованими або повністю відсутніми. Лапки переважно одночленикові, з одним кігтиком; у деяких групах будова лапок складніша.

Самці значно дрібніші за самиць. Їхнє тіло чітко поділене на голову, груди й черевце. У більшості видів самці крилаті та мають одну пару передніх крил, тоді як задня пара перетворена на маленькі булавоподібні або гачкоподібні придатки. Ротовий апарат у самців редукований, тому дорослі самці, як правило, не живляться. Вусики добре розвинені, очі можуть бути великими або представлені складними та простими очима.

Для кокцид характерний своєрідний життєвий цикл. Личинки першого віку, відомі як бродяжки, мають добре розвинені ноги та активно пересуваються по рослині. Після знаходження придатного місця живлення вони прикріплюються до субстрату; у багатьох груп самки після цього стають малорухомими або нерухомими.

У кокцид широко поширені партеногенез, статевий диморфізм та різноманітні типи життєвих циклів. Частина видів має одне покоління на рік, інші за сприятливих умов можуть давати декілька поколінь.

Представники Coccinea – виключно фітофаги. Вони заселяють стебла, гілки, листки, пагони, плоди та корені рослин і живляться їхнім соком. Багато видів виділяють медяну росу, яка є субстратом для розвитку сажкових грибів.

Родина Pseudococcidae Борошнисті червці

Борошнисті червці – дрібні кокциди з м'яким, переважно овальним або видовженим тілом. Довжина тіла самок у більшості видів становить близько 3–6 мм, хоча в межах родини розміри можуть значно варіювати. Самиці безкрилі, малорухомі або малорухомі після прикріплення до рослини. Тіло часто вкрите білими восковими виділеннями, які утворюють характерний борошнистий або ватоподібний наліт; у деяких видів навколо тіла формуються воскові вирости (рис. 2.48).

Голова та груди у самиць морфологічно слабко відмежовані від черевця. Ротовий апарат колюче-сисного типу, добре розвинений і пристосований до висмоктування рослинного соку.

Вусики у самиць зазвичай добре розвинені, складаються з кількох члеників, їх кількість є важливою діагностичною ознакою. Ноги у більшості видів збережені та функціональні; лапки одночленикові, з одним кігтиком. У деяких спеціалізованих форм ноги можуть бути редуковані.

Самці значно менші за самиць, мають добре розчленоване тіло, одну пару крил, добре розвинені вусики та ноги. Ротовий апарат самців редукований, тому дорослі самці не живляться.

Яйця самиці відкладають у восковий яйцевий мішок, який формується з виділень тіла. У деяких видів яйця можуть залишатися під тілом самиці. Личинки першого віку рухливі, мають добре розвинені ноги та розселяються по рослині. Після початку живлення личинки самок поступово стають малорухомими.

Борошнисті червці живуть на деревних, кущових і трав'янистих рослинах, заселяючи листки, черешки, пагони, стебла, плоди, корені та інші частини рослин. Окремі види є спеціалізованими кореневими мешканцями.

Представники Pseudococcidae пошкоджують плодові, ягідні, овочеві, виноградні, декоративні та оранжерейні рослини висмоктуючи рослинний сік,що

призводить до ослаблення рослин, порушення їх росту, деформації листків і пагонів та зниження врожайності.

Характерною особливістю є виділення медяної роси, на якій розвиваються сажкові гриби. Внаслідок цього поверхня листків і пагонів вкривається темним нальотом, що погіршує фотосинтетичну активність рослин.



Рисунок 2.48. Борошнистий червець *Pseudococcus calceolariae* (Pseudococcidae). Фото Q. Holdman (USDA ARS).

Родина Coccidae Несправжні щитівки

Несправжні щитівки – переважно дрібні кокциди з вираженим статевим диморфізмом. Тіло дорослої самки овальне, округле або видовжене, часто сильно опукле, завдовжки переважно 3–9 мм. Сегментація тіла слабко виражена.

Покриви самиці можуть бути м'якими або частково склеротизованими. У багатьох видів тіло вкрите восковими виділеннями. На відміну від справжніх щитівок, захисний покрив у Coccidae тісно пов'язаний із тілом самиці та не відокремлюється від нього як окремий щиток (рис. 2.49).

Вусики та ноги у самиць короткі, часто редуковані. Лапки переважно одночленикові, з одним кігтиком. Ротовий апарат колюче-сисний, добре розвинений.

Самці дрібніші за самиць, із чітко відмежованими головою, грудьми та черевцем. У більшості видів вони крилаті, мають одну пару крил, добре розвинені вусики та ноги. Ротовий апарат редукований.

Для родини характерне розмноження як статевим шляхом, так і партеногенетично. Яйця відкладаються під тілом самиці або у спеціальну воскову структуру – *яйцевий мішок*. Личинки першого віку – *бродяжки* – рухливі та активно розселяються по рослині. Після прикріплення до місця живлення самки стають малорухомими.

Несправжні щитівки живуть на деревних, кущових і трав'янистих рослинах, заселяючи стебла, гілки, листки та корені. Багато представників Coccidae є небезпечними шкідниками плодових, ягідних, декоративних та лісових рослин. Вони висмоктують рослинний сік, послаблюють рослини, пригнічують їх ріст і можуть спричиняти відмирання пагонів.



Рисунок 2.49. *Pulvinaria vitis* (Linnaeus, 1758) (Coccidae). Фото William Donald Newton, 2014.

Родина Diaspididae Справжні щитівки

Справжні щитівки – одна з найбільш спеціалізованих груп кокцид. Для них характерний різко виражений статевий диморфізм.

Самиця дрібна, переважно 0,9–1,5 мм завдовжки, безкрила, малорухома або нерухома. Тіло округле, овальне або видовжене, частково сегментоване. Вусики та ноги сильно редуковані або відсутні. Ротовий апарат добре розвинений і колюче-сисний.

Найхарактернішою ознакою родини є щиток, який вкриває тіло самиці. Він утворений восковими виділеннями та іншими секретами і не є безпосередньою частиною тіла комахи, тому може бути відокремлений від нього (рис. 2.50).

Самиці після прикріплення до рослини практично не пересуваються. Личинки першого віку – *бродяжки* – мають добре розвинені ноги й активно розселяються. Після знаходження місця живлення вони прикріплюються до рослини та починають формувати захисний покрив.

Самці значно дрібніші, мають добре розвинені вусики, ноги та одну пару крил. Ротовий апарат у дорослих самців відсутній або сильно редукований, тому вони не живляться.

Яйця відкладаються під щиток самиці або безпосередньо на рослину. Залежно від виду зимувати можуть яйця або личинки.

Diaspididae включає численні види, які є небезпечними шкідниками плодових, ягідних, декоративних та лісових культур. Щитівки заселяють стовбури, гілки, пагони, листки та плоди, висмоктуючи соки рослин.

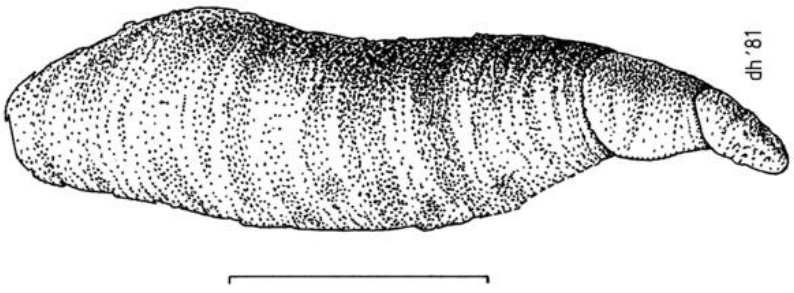


Рисунок 2.50. *Lepidosaphes ulmi* (Linnaeus, 1758) (Diaspididae). (ілюстрація Desmond W. Helmore).

Підряд Auchenorrhyncha Цикадоподібні.

Auchenorrhyncha – група рослиноїдних напівтвердокрилих, представники якої живляться переважно соками рослин, проколюючи тканини рослин колючо-сисним ротовим апаратом. До цієї групи належать цикади, кобилки, горбатки, листоблішки-цикадки, цикадки-спінери та інші близькі форми. Більшість представників є вільноживучими, хоча окремі види можуть бути тісно пов'язані з певними видами рослин.

Підряд Auchenorrhyncha Цикадоподібні

- ***Інфраряд Cicadomorpha - Цикадові***
  - *Надродина Cicadoidea*
    - родина Cicadidae – Цикади
  - *Надродина Cercopoidea*
    - родина Cercopidae – Справжні пінявки
    - родина Aphrophoridae – Афрофориди (Пінявки)
    - інші родини
  - *Надродина Membracoidea*
    - родина Cicadellidae – Цикадки
    - родина Membracidae – Горбатки
    - інші родини
- ***Інфраряд Fulgoromorpha - Ліхтарниці***
  - *Надродина Fulgoroidea*
    - родина Fulgoridae – Ліхтарниці
    - родина Delphacidae – Дельфациди
    - родина Issidae
    - родина Flatidae
    - родина Dictyopharidae
    - інші родини

Загальні ознаки

Тіло Auchenorrhyncha невелике або середніх розмірів, зазвичай від 2–3 мм до кількох сантиметрів. Форма тіла дуже різноманітна: від видовженої та стрункої до короткої, широкої або клиноподібної. Забарвлення часто зелене, жовтувате, буре, сіре або чорне, нерідко з характерним малюнком.

Голова добре розвинена, зазвичай широка, часто частково або повністю нерухомо з'єднана з передньогрудьми. Ротовий апарат колючо-сисного типу, пристосований до проколювання рослинних тканин і висмоктування соку. Хоботок складається з видозмінених верхньої та нижньої губ і стилетоутворюючих щетинок. У спокої він спрямований назад і розташований під головою та грудьми.

Вусики короткі, щетинкоподібні, зазвичай складаються з невеликої кількості члеників. Основа членики добре розвинена, дистальна частина часто утворює тонку щетинку.

Очі фасеткові, добре розвинені. У більшості видів є три простих вічка, хоча їх кількість і розвиток можуть відрізнятися залежно від родини.

Груди складаються з трьох сегментів. Передньогруди добре розвинені. Середньо- та задньогруди несуть крила і разом утворюють птероторакс.

Крила у більшості видів добре розвинені. Передня пара зазвичай шкіряста або напівшкіряста, задня – перетинчаста. У стані спокою крила складаються дахоподібно над черевцем. У деяких видів спостерігається редукція крил або безкрилі форми. Багато Auchenorrhyncha добре літають і здатні активно розселятися.

Ноги переважно ходильного або стрибального типу. У цикадок задні ноги часто добре розвинені та пристосовані до стрибків. Лапки зазвичай тричленикові, із кігтиками.

Черевце складається з кількох сегментів, у самиць часто добре розвинений яйцеклад, форма якого пов'язана зі способом відкладання яєць.

Надродина Cicadoidea Цикади

Родина Cicadidae - Цикади

Великі або середніх розмірів комахи з міцним тілом. Голова широка, очі великі, фасеткові, з боків голови; між ними розташовані три простих вічка. Вусики короткі, щетинкоподібні. Ротовий апарат колюче-сисного типу, хоботок спрямований назад і в стані спокою прилягає до нижньої поверхні голови та грудей (рис. 2.51).

Передньогруди добре розвинені. Крила дві пари, перетинчасті, прозорі або забарвлені, з добре помітним жилкуванням. Передні крила значно більші за задні. Ноги ходильні, задні не пристосовані до стрибання такою мірою, як у цикадок.

Личинки живуть переважно у ґрунті та живляться соками коренів рослин. Передні ноги личинок сильно розвинені, копального типу. Дорослі особини живляться соками надземних частин рослин. Розвиток із неповним перетворенням, зазвичай тривалий; личинкова стадія у багатьох видів триває кілька років.

Серед Cicadidae переважають фітофаги, однак більшість видів не належить до основних шкідників сільськогосподарських культур. Певне господарське значення можуть мати види, личинки яких пошкоджують кореневу систему деревних та інших рослин.

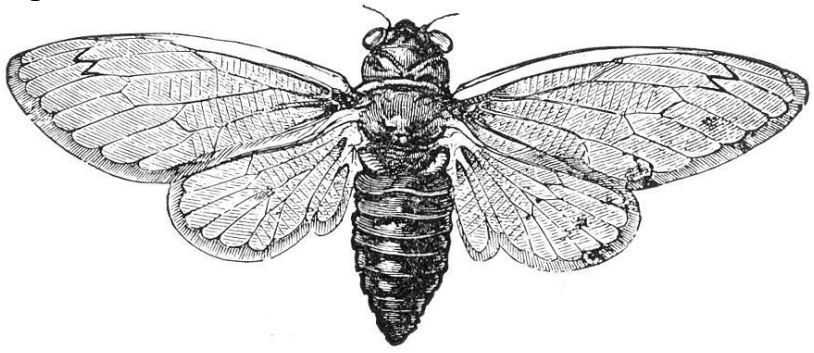


Рисунок 2.51. *Cicada orni* (Cicadidae). (ілюстрація за Schmarda; з Hertwig (1909).

Надродина Cercopoidea Пінявки

Родина Cercopidae - Пінявки

Дрібні або середніх розмірів комахи з відносно міцним, часто видовжено-овальним тілом. Голова широка, ротовий апарат колючо-сисного типу. Очі фасеткові, добре розвинені; прості вічка можуть бути наявними або редукованими. Вусики короткі.

Передні крила шкірясті або напівшкірясті, задні – перетинчасті. У стані спокою крила складаються дахоподібно. Задні ноги добре розвинені та пристосовані до стрибання (рис. 2.52).

Німфи живуть на рослинах і виділяють велику кількість рідкої речовини, яку збивають у пінну масу. Під цією піною вони живляться соками рослин і захищаються від висихання та хижаків. Саме ця особливість дала назву групі.

Представники родини живляться соками трав'янистих і деревних рослин. За значної чисельності можуть пригнічувати ріст рослин, спричиняти в'янення та деформацію молодих пагонів.

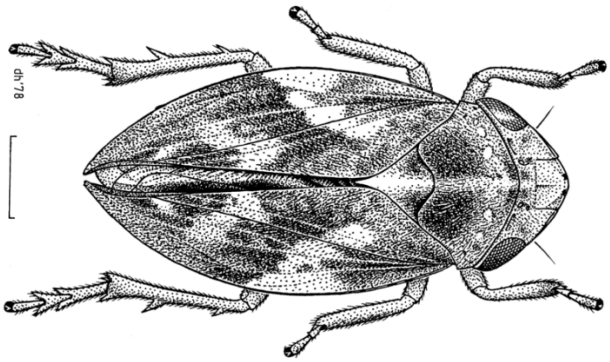


Рисунок 2.52. *Philaenus spumarius* (Linnaeus, 1758), представник надродини Cercopoidea (Aphrophoridae). (ілюстрація D. W. Helmore).

Родина Aphrophoridae - Афрофориди (пінявки)

Дрібні та середніх розмірів рослиноїдні комахи. Тіло зазвичай овальне або видовжене. Ротовий апарат колючо-сисний, пристосований до живлення рослинним соком. Вусики короткі, очі фасеткові. Крила добре розвинені, передня пара щільніша за задню; у стані спокою складаються над черевцем.

Задні ноги стрибальні. Німфи, як і у Cercopidae, живуть у пінних виділеннях, які утворюються внаслідок змішування рослинних виділень із секретами комахи.

Представники Aphrophoridae пошкоджують широкий спектр рослин. Живлення німф і дорослих особин призводить до висмоктування соків та ослаблення рослин. Окремі види мають значення як шкідники сільськогосподарських і садових культур.

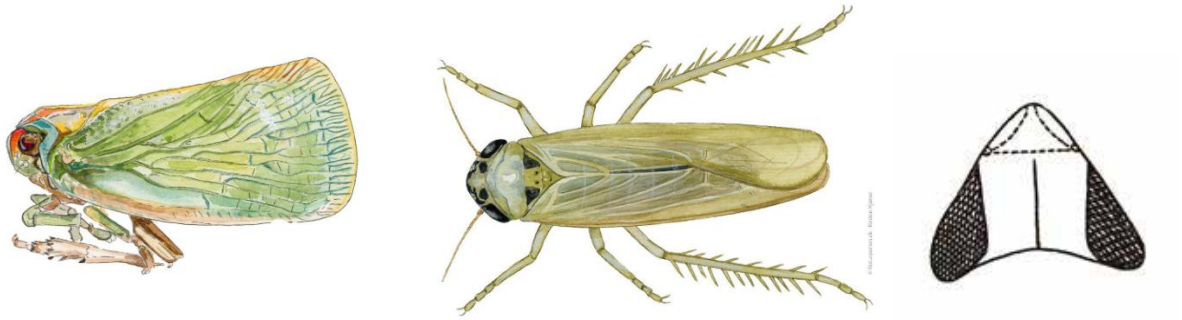
Надродина Membracoidea

Родина Cicadellidae Цикадки

Це одна з найчисленніших і господарськи найважливіших родин Auchenorrhyncha.

Комахи дрібні, зазвичай 2–10 мм завдовжки, із видовженим або клиноподібним тілом. Голова часто широка, очі добре розвинені (рис. 2.53). Вусики короткі, щетинкоподібні. Ротовий апарат колючо-сисного типу, хоботок у спокої спрямований назад.

Крила зазвичай добре розвинені, у стані спокою складаються дахоподібно. Передні крила можуть бути відносно щільними, задні – перетинчасті. Задні ноги добре розвинені, стрибальні.



а *б*

Рисунок 2.53. *Cicadella viridis* (Linnaeus, 1758), родина Cicadellidae: а – вигляд імаго у бічній та дорсальній проєкціях. (за Shah et al. (2019); б – голова (за Бей-Бієнком та Россом).

Німфи та імаго живляться соками рослин. Пошкоджують зернові, овочеві, технічні, кормові, плодові та декоративні культури.

Особливо важливе значення має здатність багатьох Cicadellidae переносити фітопатогенні організми – віруси, фітоплазми та інші збудники хвороб рослин. Тому цикадки можуть завдавати шкоди не лише безпосереднім висмоктуванням рослинного соку, а й поширенням захворювань.

Серед представників родини є вузькоспеціалізовані та поліфаги. Багато видів мають високу рухливість і здатні швидко заселяти посіви.

Родина Membracidae - Горбатки

Невеликі рослиноїдні комахи, характерною ознакою яких є сильно розвинений передньоспинний щит (пронотум), що часто утворює різноманітні вирости, шипи, роги або горбки. Форма цих утворень дуже різноманітна й нерідко забезпечує маскування (рис.2.54).

Голова невелика, ротовий апарат колючо-сисного типу. Вусики короткі. Крила зазвичай добре розвинені, складаються над черевцем. Задні ноги стрибальні.

Імаго та німфи живляться соками рослин, переважно з молодих пагонів, стебел і гілок. Багато видів виділяють медяну росу, якою живляться мурашки; у деяких видів спостерігаються складні взаємозв’язки з мурашками.

Горбатки можуть пошкоджувати плодові, ягідні, декоративні та інші культурні рослини. При масовому розвитку спричиняють ослаблення пагонів, деформацію молодих органів і загальне пригнічення рослин.

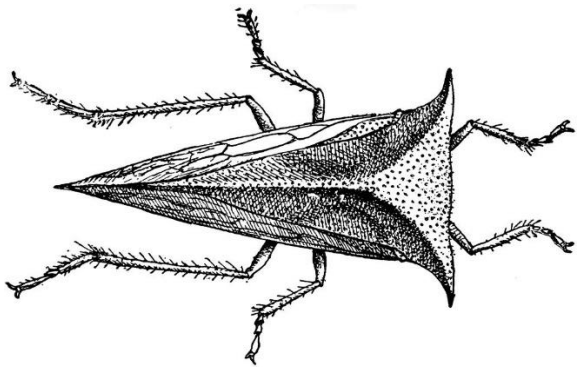


Рисунок 2.54. Цикадка-буйвол (*Stictocephala bisonia* Kopp & Yonke, 1977). родина Membracidae (за John B. Smith (1896).

Надродина Fulgoroidea Ліхтарниці

Родина Delphacidae - Дельфациди

Дрібні, переважно 2–5 мм завдовжки, рослиноїдні комахи. Тіло часто клиноподібне або видовжене. Голова невелика, ротовий апарат колючо-сисного типу. Вусики короткі, складаються з небагатьох члеників.

Крила у більшості видів добре розвинені, однак часто спостерігається криловий поліморфізм: поряд із повнокрилими особинами можуть формуватися короткокрилі або безкрилі форми. Задні ноги стрибальні.

Характерною ознакою багатьох Delphacidae є рухомий шпорець на вершині задньої гомілки, який є важливою діагностичною ознакою родини (рис.2.55).

Німфи та імаго живляться соками рослин. Особливо велике значення мають види, пов’язані із злаковими культурами. Вони пошкоджують пшеницю, ячмінь, рис, кукурудзу та інші трав’янисті рослини.

Дельфациди можуть спричиняти пожовтіння, пригнічення росту, в’янення та зниження продуктивності рослин. Окремі види мають надзвичайно важливе значення як переносники вірусних і фітоплазмових хвороб рослин.

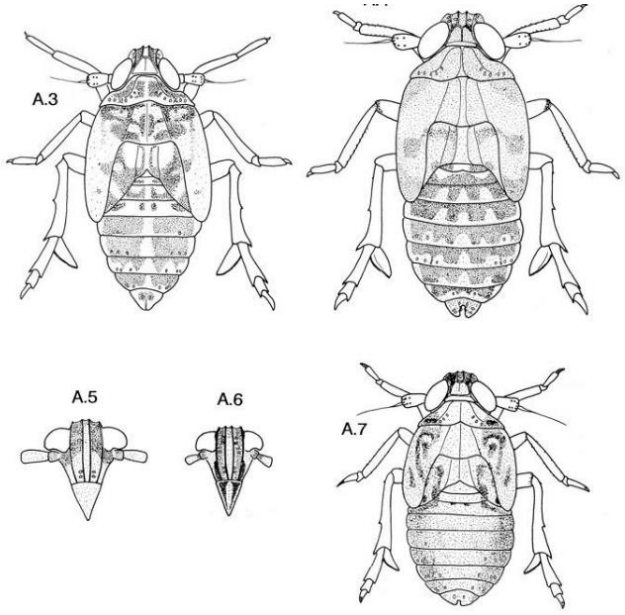


Рисунок 2.55. Німфи V віку дельфацид: *Sogatella furcifera, Nilaparvata lugens* та *Laodelphax striatellus*. (за Wilson & Claridge (1991).

Підряд Coleorrhyncha Мохові клопи

Coleorrhyncha – невелика реліктова група клопів, представлена в сучасній фауні єдиною родиною Peloridiidae. Це давня еволюційна лінія Hemiptera із переважно південногондванським поширенням. Сучасні представники трапляються в Австралії, Новій Зеландії, Новій Каледонії та на півдні Південної Америки.

Підряд Coleorrhyncha
└── ***Інфраряд Peloridiomorpha***
└── Надродина Peloridioidea
└── Peloridiidae - Пелоридіїди

Тіло невелике – переважно 2–5 мм завдовжки, сплощене, з дуже своєрідною, горбкуватою поверхнею. *Голова* коротка, сильно сплощена й морфологічно спеціалізована; для Coleorrhyncha характерні складні модифікації головної капсули, зокрема фенестровані ділянки.

Ротовий апарат колючо-сисного типу, як і в інших представників Hemiptera, пристосований до живлення рідкою їжею. *Вусики* короткі. Ноги ходильні, лапки двочленикові – ця ознака є характерною для групи.

Крила у більшості сучасних видів редуковані або функціонально непридатні до польоту; майже всі представники є безкрилими або нездатними до активного польоту. Винятком є Peloridium hammoniorum, у якого відомі як крилаті, так і безкрилі форми.

Спосіб життя. Мохові клопи мають дуже вузьку екологічну спеціалізацію. Вони мешкають у вологих помірних і субантарктичних лісах, особливо в місцях із великою кількістю мохів, печіночників та листкової підстилки. Часто пов'язані з лісами, де ростуть представники роду *Nothofagus*.

Живляться переважно мохами та печіночниками, висмоктуючи їхні соки. Через низьку поживність такого корму Peloridiidae мають спеціалізовані бактеріальні ендосимбіонти, які беруть участь у забезпеченні комах поживними речовинами.

Ці комахи віддають перевагу постійно вологим мікробіотопам. У них виявлено спеціальні водовідштовхувальні структури на поверхні тіла, які утримують повітряний прошарок і виконують функцію структурного пластрона. Це дає змогу переносити періоди занурення у воду, що особливо важливо для життя серед вологих мохів.

Підряд Heteroptera Справжні клопи

Це найбільша і найскладніша за систематикою група.

Heteroptera – найбільший і морфологічно дуже різноманітний підряд клопів (Hemiptera). Представники освоїли наземні, водні та напівводні середовища. Серед них є фітофаги, хижаки та паразити; багато видів мають важливе господарське значення, зокрема як шкідники сільськогосподарських і лісових культур.

Характерні ознаки

Тіло різної форми – від сплощеного до видовженого, зазвичай добре поділене на голову, груди та черевце.

Голова вільна, чітко відмежована від передньогрудей, різною мірою рухома; її положення щодо поздовжньої осі тіла варіює від горизонтального до вертикального. Ротовий апарат колючо-сисного типу. Хоботок (лабіум) зазвичай 4-члениковий, складається з жолобка, у якому розміщені колючі щетинки – видозмінені мандибули та максили. Така будова забезпечує проколювання тканин рослин або тварин і висмоктування рідкої їжі. *Вусики* переважно 4–5-членикові, іноді редуковані або мають іншу кількість члеників. *Очі* фасеткові, у багатьох видів є також прості вічка (оцелі).

Крила. Найхарактернішою ознакою Heteroptera є будова передніх крил – геміелітрів (*напівнадкрил*). Їхня базальна частина склеротизована, а вершина залишається перетинчастою. Задні крила повністю перетинчасті (рис.2.56).

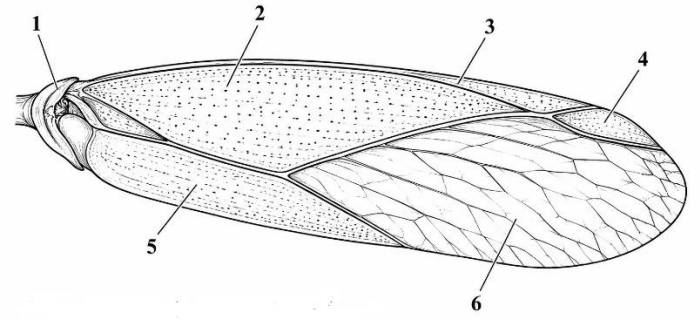


Рисунок 2.56. Будова переднього крила (геміелітри) представника Heteroptera: 1 - основа крила; 2 – коріум (corium); 3 – емболіум (embolium); 4 - кунеус (cuneus) ; 5 -клавус (clavus); 6 - мембрана (membrane). (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT)

У різних видів крила можуть бути:

- добре розвиненими;
- вкороченими;
- редукованими;
- повністю відсутніми.

Тому серед справжніх клопів трапляються як добре літаючі, так і безкрилі форми.

Груди та ноги. Середньо- і задньогруди утворюють крилогруди (рис. 2.57). На задньогрудях у багатьох наземних Heteroptera розташовані пахучі (ароматичні) залози, секрет яких використовується для захисту від хижаків.

Ноги дуже різноманітні за будовою і можуть бути:

- бігальними (у більшості наземних видів);
- стрибальними;
- плавальними;
- копальними;
- хапальними.

Лапки 2- або 3-членикові, рідше 1-членикові.

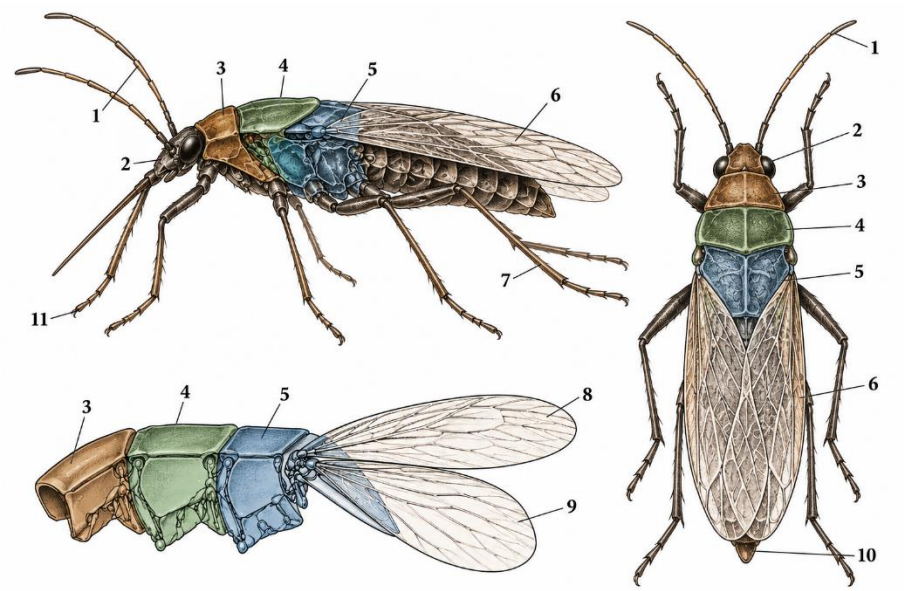


Рисунок 2.57. Будова грудей та основних морфологічних структур клопа: 1 - вусики; 2 - голова; 3 - передньогруди (проторакс); 4 - середньогруди (мезоторакс); 5 - задньогруди (метаторакс); 6 - передні крила; 7 - задні ноги; 8 - передні крила; 9 - задні крила; 10 - черевце; 11 - передні ноги. (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT)

Розвиток. Справжнім клопам властивий неповний тип перетворення (геміметаболія). Личинки, або німфи, загалом подібні до імаго, але мають менші розміри, недорозвинені крила та статеві органи. Зазвичай німфи проходять 5 личинкових віків, рідше – 4. Після кожного линяння поступово збільшуються розміри тіла та розвиваються зачатки крил.

Спосіб життя.

За характером живлення Heteroptera можна поділити на три основні групи:

1. Рослиноїдні (фітофаги) – висмоктують соки рослин.

2. Хижі (зоофаги) – живляться комахами, кліщами та іншими дрібними безхребетними. Частина таких видів є корисними ентомофагами.

3. Паразитичні – живляться кров'ю хребетних тварин.

Підряд Heteroptera Справжні клопи

- ***Інфраряд Enicocephalomorpha***
  - Надродина Enicocephaloidea
    - Родина Enicocephalidae
    - Родина Aenictopecheidae
- ***Інфраряд Dipsocoromorph***a
  - *Надродина Dipsocoroidea*
    - Родина Dipsocoridae
    - Родина Ceratocombidae
    - Родина Schizopteridae
- ***Інфраряд Gerromorpha***
  - *Надродина Gerroidea*

- Родина Gerridae - Водомірки справжні
- Родина Veliidae - Прибережні водомірки
- *Надродина Hebroidea*
  - Родина Hebridae
- ***Інфраряд Nepomorpha***
  - *Надродина Nepoidea*
    - Родина Nepidae - Водяні скорпіони
  - *Надродина Corixoidea*
    - Родина Corixidae – Гребляки
  - *Надродина Notonectoidea*
    - Родина Notonectidae – Хребтоплавти
  - *Надродина Naucoroidea*
    - Родина Naucoridae – Плавти
- ***Інфраряд Leptopodomorpha***
  - *Надродина Leptopodoidea*
    - Родина Leptopodidae
    - Родина Saldidae - Береговики
- ***Інфраряд Cimicomorpha***
  - *Надродина Cimicoidea*
    - Родина Cimicidae – Клопи-ектопаразити
    - Родина Anthocoridae –Клопи- квіткарі (Хижачки-крихітки)
  - *Надродина Miroidea*
    - Родина Miridae – Сліпняки
  - *Надродина Reduvioidea*
    - Родина Reduviidae – Хижі клопи
  - *Надродина Naboidea*
    - Родина Nabidae – Клопи-мисливці
- ***Інфраряд Pentatomomorpha***
  - *Надродина Pentatomoidea*
    - Родина Pentatomidae – Щитники
    - Родина Scutelleridae – Щитники-черепашки
    - Родина Acanthosomatidae – Щитники-акантосоматиди
  - *Надродина Coreoidea*
    - Родина Coreidae – Крайовики
    - Родина Alydidae
  - *Надродина Lygaeoidea*
    - Родина Lygaeidae – Лігеїди
    - Родина Rhyparochromidae
  - Надродина Pyrrhocoroidea
    - Родина Pyrrhocoridae – Червоноклопи
  - *Надродина Tingoidea*
    - Tingidae – Мереживниці
  - ***Надродина Aradoidea***
    - Родина Aradidae - Плоскі клопи

У межах підряду Heteroptera Справжні клопи представлено значну кількість родин, однак у цьому посібнику не розглядаються всі родини клопів. Детально наведено лише ті родини, які широко представлені у фауні України, мають практичне значення або є характерними для українських наземних і водних екосистем

Інфраряд Gerromorpha

Gerromorpha - група переважно водних і напівводних клопів, пристосованих до життя на поверхні водойм або в безпосередній близькості до води. Найбільш характерною особливістю представників є здатність пересуватися по поверхневій плівці води.

Тіло зазвичай видовжене, струнке або помірно сплощене, голова добре відокремлена. *Ротовий апарат* колюче-сисного типу, хоботок пристосований до висмоктування рідкої їжі. Живляться переважно дрібними безхребетними, яких ловлять на поверхні води, а також можуть споживати загиблих комах.

Ноги довгі та спеціалізовані. Особливо довгі середні й задні ноги використовуються для пересування по поверхневій плівці води. На кінцівках є гідрофобні волоски, які перешкоджають змочуванню та дозволяють комахам утримуватися на поверхні води. Передні ноги коротші й у багатьох видів виконують переважно функцію захоплення здобичі.

Крила можуть бути добре розвиненими, вкороченими або редукованими, тому в межах одного виду нерідко трапляються крилаті та безкрилі форми. Крилаті особини здатні розселятися між водоймами.

Розвиток неповний (геміметаболія). Німфи загалом подібні до імаго, але менші за розмірами, без розвинених крил і статевих органів. Розвиваються у водному або напівводному середовищі.

Родина Gerridae Водомірки справжні

Представники Gerridae - переважно водомірки, які живуть на поверхні стоячих і повільнотекучих водойм. Тіло видовжене, струнке, ноги дуже довгі. Середні та задні ноги широко розставлені й забезпечують пересування по поверхні води. Передні ноги коротші та використовуються для захоплення здобичі.

Живляться переважно дрібними комахами та іншими безхребетними, які падають на поверхню води. Водомірки сприймають коливання поверхневої плівки води, що допомагає їм знаходити здобич.

Родина Veliidae Прибережні водомірки

Veliidae – дрібні або середнього розміру напівводні клопи завдовжки переважно 1,5–6 мм; у деяких видів довжина тіла може досягати 9–10 мм, які мешкають на поверхні води, у прибережній зоні та на вологій рослинності. На відміну від Gerridae, вони зазвичай мають коротші ноги та компактніше тіло (рис. 2.58).

Більшість видів – хижаки. Живляться дрібними безхребетними, яких захоплюють передніми ногами. Як і Gerridae, здатні пересуватися по поверхні води завдяки спеціальним гідрофобним волоскам на ногах.

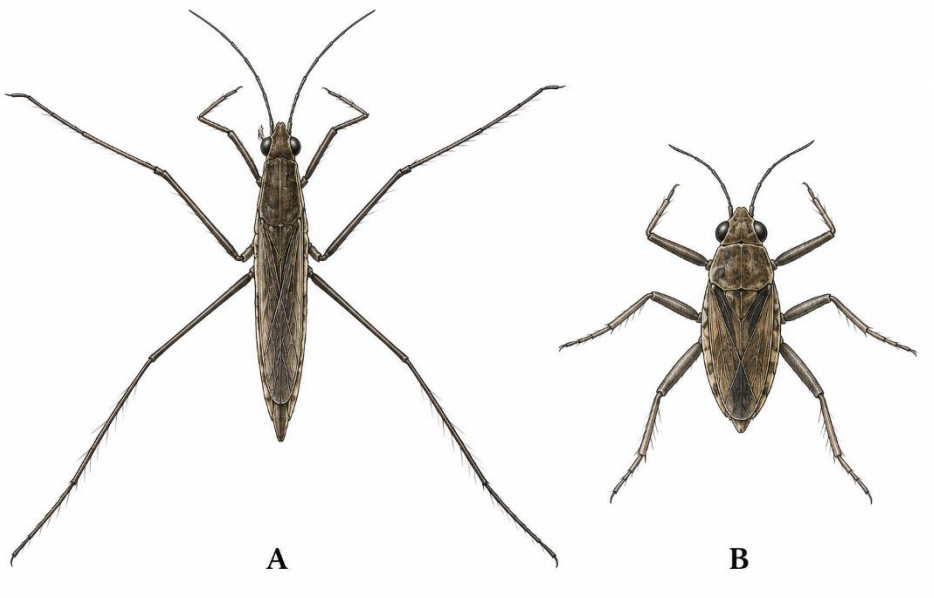


Рисунок 2.58. Загальний вигляд представників родин Gerridae (A) — водомірки справжні та Veliidae (B) — прибережні водомірки. (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT)

Інфраряд Nepomorpha Водяні клопи

Представники Nepomorpha – переважно водні клопи, пристосовані до життя у прісних водоймах. Мешкають у стоячих або слабопроточних водоймах, серед водної рослинності, на дні чи біля поверхні води.

Тіло зазвичай сплощене або обтічне, що полегшує пересування у водному середовищі.

Ротовий апарат колюче-сисного типу, хоботок зазвичай короткий, 3–4-члениковий. *Вусики* невеликі, часто приховані під головою або грудьми, зазвичай 3–4-членикові.

Передньоспинка (пронотум) добре розвинена, часто широка, її форма має діагностичне значення. Середньо- і задньогруди разом із основами крил утворюють крилогруди. Передні крила у більшості форм перетворені на напівнадкрила (геміелітри), задня частина яких перетинчаста.

Кінцівки спеціалізовані відповідно до способу життя. Передні ноги можуть бути хапального типу, середні - ходильного, а задні часто плавального типу. Лапки переважно одно- або двочленикові, кількість кігтиків залежить від родини та типу кінцівок.

Представники Nepomorpha у більшості хижаки, але серед них є й рослиноїдні види. Живляться дрібними водними безхребетними, личинками комах, ракоподібними та іншими водними організмами; окремі види живляться рослинними соками.

Родина Nepidae Водяні скорпіони

Тіло сплощене, у представників роду *Nepa* широке, а у *Ranatra* – видовжене та вузьке. Довжина тіла залежно від виду становить приблизно 18–35 мм.

Голова невелика, частково втягнута в передньогруди. Вусики дуже короткі, 3-членикові, розташовані під головою. Ротовий апарат колючо-сисного типу, хоботок короткий, 3-члениковий.

Передньоспинка добре розвинена, широка у *Nepa* та видовжена у *Ranatra*. Передні ноги хапального типу: стегна та гомілки утворюють потужний хватальний апарат для захоплення здобичі. Середні та задні ноги ходильного типу.

Лапки одночленикові. Тіло закінчується характерною дихальною трубкою, за допомогою якої комаха отримує атмосферне повітря, перебуваючи під водою.

Представники родини – хижаки. Живуть серед водної рослинності та на дні стоячих або слабопроточних водойм. В Україні поширені *Nepa cinerea* та *Ranatra linearis*.

Родина Corixidae Гребляки

Гребляки – переважно дрібні водні клопи, довжина тіла яких у типових представників становить приблизно 5–15 мм.

Тіло сплощене, широкоовальне, із добре розвиненою передньоспинкою. Голова широка. Вусики короткі, 4-членикові. Ротовий апарат своєрідний для водних клопів; хоботок короткий, 3-члениковий (рис. 2.59).

Передньоспинка добре розвинена, її задній край широкий. Передні ноги пристосовані до піднесення та утримання їжі, середні – до прикріплення до субстрату. Задні ноги плавального типу, довгі та забезпечені щетинками, які збільшують їхню гребну поверхню.

Лапки одночленикові. У самців передні лапки можуть мати спеціалізовані структури, пов’язані з утворенням звуків.

Гребляки мешкають у водоймах зі слабкою течією, добре плавають і здатні до польоту. Серед них є переважно рослиноїдні або всеїдні форми, які можуть живитися водоростями, рослинними рештками та дрібними організмами. В Україні поширені, зокрема, *Corixa punctata* та *Corixa affinis*.

Родина Notonectidae Хребтоплави

Представники Notonectidae мають характерне опукле зверху та сплощене знизу тіло. Довжина тіла звичайного хребтоплава (Notonecta glauca) становить близько 14–16 мм.

Голова добре розвинена. Вусики 4-членикові, короткі. Ротовий апарат колючо-сисного типу, хоботок 4-члениковий.

Передньоспинка добре розвинена, широка, разом із щитком формує характерний дорсальний профіль тіла. Передні та середні ноги пристосовані до захоплення й утримання здобичі, а також пересування по підводному субстрату.

Задні ноги довгі, плавального типу, вкриті густими щетинками й використовуються як весла. На задніх лапках кігтики редуковані, щетинкоподібні.

Хребтоплави – активні хижаки. Вони живляться дрібними водними тваринами, личинками комах та іншими безхребетними. Характерною особливістю є плавання черевом догори, звідки походить назва групи.

Родина Naucoridae Плавти

Представники Naucoridae – водні хижі клопи з широкоовальним, сплощеним тілом, завдовжки приблизно 9–16 мм.

Голова добре розвинена та може вільно повертатися. Вусики короткі, зазвичай 3–4-членикові. Ротовий апарат колюче-сисного типу, хоботок 3-члениковий.

Передньоспинка добре розвинена, широка, прикриває значну частину середньо- і задньогрудей. Передні ноги хапального типу, пристосовані для захоплення здобичі. Середні ноги використовуються для пересування та утримання на субстраті, задні ноги – плавального типу.

Лапки двочленикові, з двома кігтиками.

Плавти – хижаки, живляться дрібними водними тваринами, личинками комах та іншими безхребетними; можуть нападати на мальків риб. Мешкають у прісних водоймах, серед водної рослинності та на підводному субстраті.

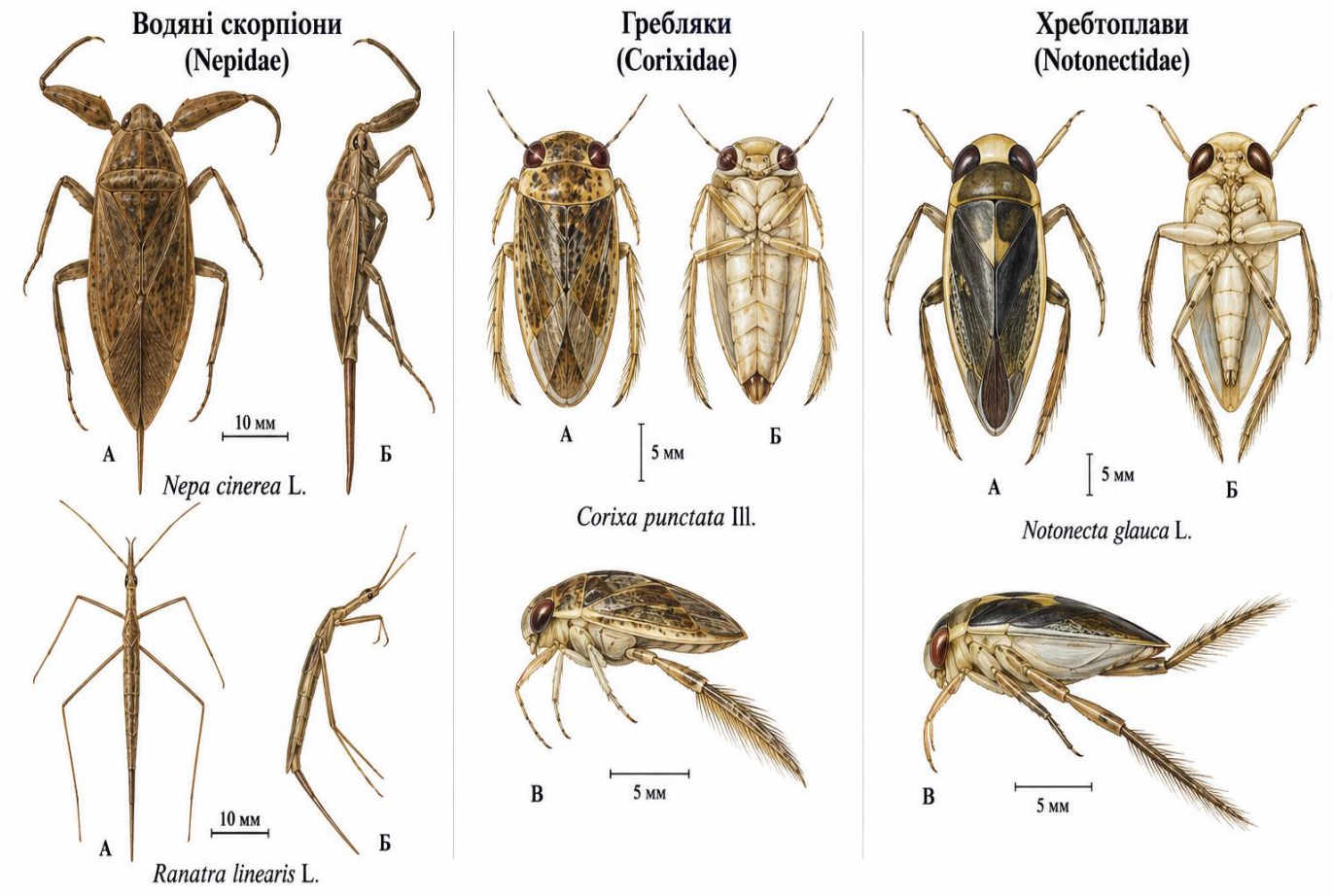


Рисунок 2.59. Представники інфраряду Nepomorpha: А – вигляд зверху, Б – вигляд знизу, В – вигляд збоку (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT)

Інфраряд Cimicomorpha

Cimicomorpha – велика група справжніх клопів (Heteroptera), серед яких є рослиноїдні, хижі та кровосисні форми. Представники інфраряду заселяють різноманітні наземні біотопи; окремі родини пов'язані з водним середовищем або постійним паразитуванням на хребетних.

Тіло у представників Cimicomorpha зазвичай сплощене або видовжене, різної форми та розмірів. *Голова* добре розвинена, рухомо з'єднана з передньогрудьми. *Вусики* 4–5-членикові, хоча їхня будова істотно варіює між родинами. *Ротовий апарат* колючо-сисного типу; хоботок найчастіше 3–4-члениковий.

Передньоспинка (пронотум) добре розвинена, різної форми – від широкої та поперечної до видовженої. Передні крила переважно представлені геміелітрами (напівнадкрилами), але в окремих групах крила редуковані або відсутні. Задні крила перетинчасті.

Ноги переважно ходильного типу, але у хижих форм можуть бути пристосовані до захоплення здобичі. Лапки зазвичай 2–3-членикові, з одним або двома кігтиками залежно від родини.

Розвиток із неповним перетворенням: яйце → німфа → імаго.

Серед представників є небезпечні фітофаги, зокрема сліпняки (Miridae), а також численні хижаки, які знищують інших комах-шкідників. Окрему групу становлять ектопаразити хребетних – постільні клопи (Cimicidae).

Родина Cimicidae - Клопи-ектопаразити (постільні клопи)

Cimicidae - родина дрібних безкрилих або з сильно редукованими крилами клопів, які є ектопаразитами хребетних. Найвідоміший представник постільний клоп (*Cimex lectularius* Linnaeus, 1758).

Тіло сплощене, овальне, завдовжки зазвичай близько 4–8 мм, у голодних особин значно пласкіше, ніж після живлення.

Голова невелика, частково втягнута в передньоспинку. Вусики 4-членикові, тонкі. Ротовий апарат колючо-сисного типу, хоботок 3-члениковий, пристосований до проколювання шкіри та висмоктування крові.

Передньоспинка широка, її бічні краї розширені й охоплюють основу голови. Передні крила сильно редуковані до невеликих лусочкоподібних утворів, задні крила також відсутні. Тому дорослі клопи не літають.

Ноги ходильного типу, добре пристосовані до пересування по поверхні тіла та різних субстратів. Лапки 3-членикові, з кігтиками.

Представники родини живляться кров'ю хребетних. Постільний клоп пов'язаний переважно з людиною та оселяється в місцях її тривалого перебування. Має медичне та санітарне значення як кровосисний ектопаразит.

Родина Anthocoridae Клопи-квіткарі (Хижачки-крихітки)

Anthocoridae дрібні клопи, переважно хижі, які мешкають на рослинах, у квітках, під корою, серед рослинних решток та в інших місцях, де знаходять дрібну здобич.

Тіло невелике, зазвичай 2–5 мм завдовжки, овальне або видовжене, дещо сплощене.

Голова невелика, рухома. Вусики 4-членикові, ниткоподібні. Хоботок 3–4-члениковий, колюче-сисного типу.

Передньоспинка добре розвинена, переважно трапецієподібна або поперечна. Передні крила – геміелітри, у більшості видів добре розвинені; задні крила перетинчасті. У деяких видів спостерігається редукція крил.

Ноги ходильного типу, тонкі. Лапки 3-членикові, з кігтиками.

Більшість представників – хижаки, які живляться попелицями, трипсами, яйцями та личинками дрібних комах і кліщами. Тому Anthocoridae мають важливе значення як природні ентомофаги та можуть використовуватися в біологічному захисті рослин.

Родина Miridae Сліпняки

Miridae – одна з найбільших родин справжніх клопів. Серед представників є переважно рослиноїдні види, але трапляються також хижі та всеїдні форми.

Тіло дуже різноманітне за формою – овальне, видовжене або дещо сплощене, завдовжки найчастіше 2–15 мм. Забарвлення часто зелене, буре, сіре або строкате, нерідко відповідає забарвленню рослини.

Голова відносно невелика. Вусики 4-членикові, добре розвинені, ниткоподібні. Ротовий апарат колюче-сисного типу, хоботок переважно 4-члениковий.

Передньоспинка добре розвинена, зазвичай трапецієподібна. Характерною ознакою багатьох сліпняків є добре розвинений клинус (cuneus) на передніх крилах – трикутна ділянка кориума, відокремлена від його основної частини. У частини видів крила можуть бути вкорочені або редуковані.

Ноги переважно ходильного типу, довгі й тонкі. Лапки 3-членикові, зазвичай із двома кігтиками.

Німфи безкрилі, але загалом подібні до імаго.

Більшість сліпняків – фітофаги. Вони пошкоджують листки, пагони, бутони, квітки та плоди. У місцях проколів виникають знебарвлення, некротичні плями, деформації та пригнічення росту. Серед Miridae є важливі шкідники зернових, овочевих, плодових, ягідних і технічних культур.

Родина Reduviidae Хижі клопи

Reduviidae – велика родина переважно хижих клопів. Представники поширені головним чином у наземних біотопах, де активно полюють на інших комах та інших дрібних членистоногих.

Тіло дуже різноманітне за формою та розмірами – від дрібних до великих, часто видовжене або дещо сплощене. Багато видів мають характерне забарвлення та вирости тіла, що забезпечують маскування.

Голова зазвичай видовжена, часто вузька, добре відмежована від передньогрудей. Вусики 4-членикові, ниткоподібні. Ротовий апарат колюче-сисного типу. Хоботок 3-члениковий, короткий, міцний і зігнутий, у стані спокою підігнутий під голову або груди. Така будова добре пристосована для проколювання тіла здобичі (рис. 2.60).

Передньоспинка добре розвинена, часто поділена на передню та задню частини, може мати шипи, горбки або інші вирости.

Ноги переважно ходильного типу, але у деяких форм передні ноги спеціалізовані для захоплення здобичі. Лапки 3-членикові, з кігтиками.

Хижі клопи проколюють здобич хоботком і вводять травні ферменти, після чого висмоктують частково перетравлений вміст. Живляться різноманітними комахами — гусеницями, личинками жуків, попелицями, іншими клопами та іншими членистоногими.

Родина Nabidae Клопи-мисливці

Тіло видовжене, вузьке, майже циліндричне або дещо сплощене. Голова видовжена, з добре розвиненими простими очками. Вусики довгі, 4-членикові. Хоботок 4-члениковий, тонкий, зігнутий (рис.2.61). Передньоспинка добре розвинена, з характерним переднім комірцем. Передні крила – геміелітри; мембрана з невеликими замкненими комірками вздовж краю. Крила можуть бути повністю розвиненими або вкороченими. Ноги довгі, ходильного типу; передні у багатьох видів пристосовані для захоплення здобичі. Лапки 3-членикові. Імаго та німфи – хижаки , що живляться дрібними комахами та їхніми личинками.

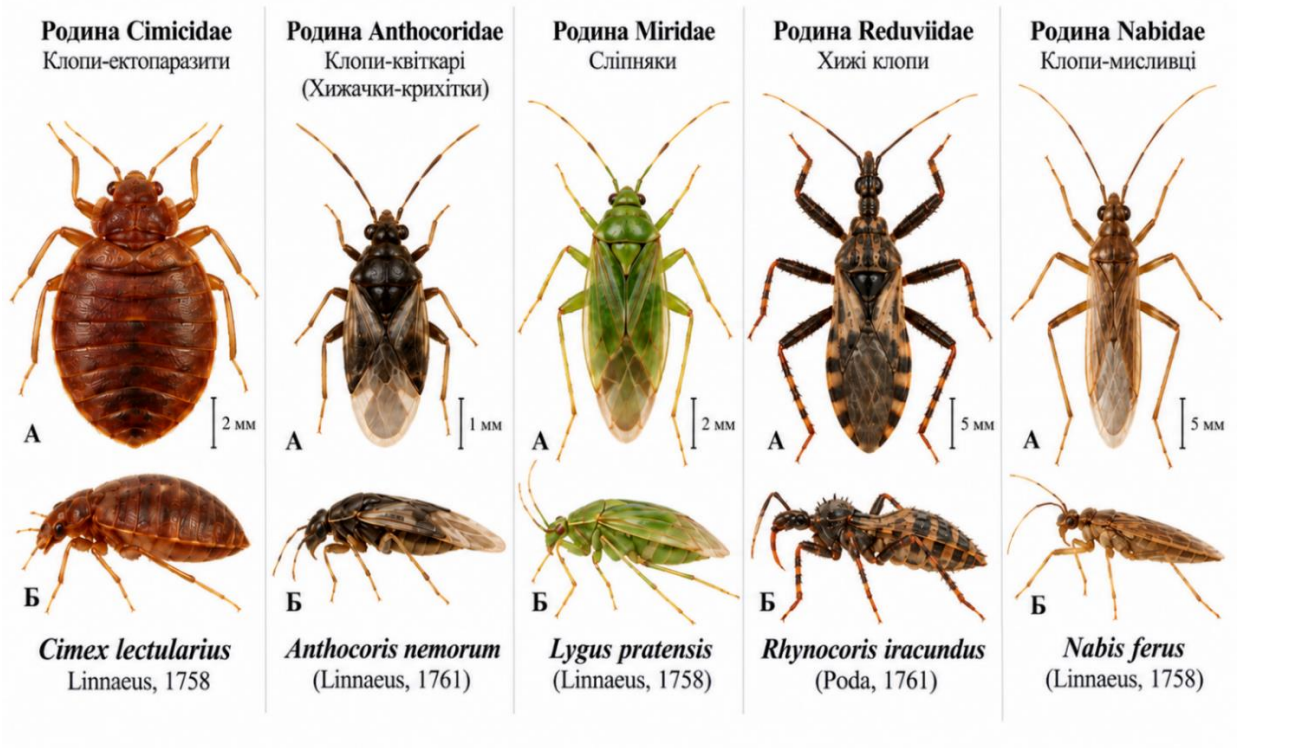


Рисунок 2.60. Представники інфраряду Cimicomorpha: А – вигляд зверху, Б – вигляд збоку(рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT)

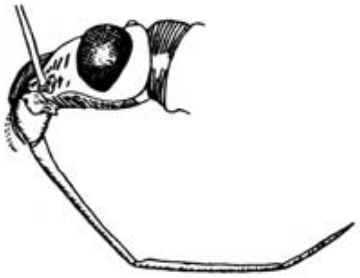


Рисунок 2.61. голова *Nabis sp*. (за Россом):

Інфраряд Pentatomomorpha

Pentatomomorpha – велика група переважно наземних клопів із колюче-сисним ротовим апаратом. Тіло у представників різних родин дуже різноманітне – від дрібних, сплощених форм до великих, овальних і міцно склеротизованих клопів. Хоботок переважно 4-члениковий, вусики здебільшого 4–5-членикові. Ноги переважно ходильного типу, лапки найчастіше 2–3-членикові.

Серед Pentatomomorpha є рослиноїдні, хижі та всеїдні види. Багато представників живляться соками рослин, насінням або плодами; окремі родини та підродини представлені хижаками. Значна кількість видів має господарське значення як шкідники сільськогосподарських культур, водночас деякі є корисними ентомофагами. Представники інфраряду широко поширені в Україні.

Родина Pentatomidae Щитники

Тіло переважно овальне, яйцеподібне або щитоподібне, середніх або великих розмірів, із міцними покривами. Хоботок 4-члениковий, вусики зазвичай 5-членикові. Голова коротка, щиток добре розвинений, але зазвичай не прикриває більшу частину черевця. Передньоспинка широка, трапецієподібна, її задні кути часто виступають убік.

Лапки 3-членикові. Черевце широке, часто з пахучими залозами.

Більшість щитників – рослиноїдні, живляться соками рослин, насінням, плодами та генеративними органами. Представники підродини Asopinae – хижаки, які живляться гусеницями, личинками та іншими дрібними безхребетними.

Родина дуже різноманітна і поширена по всьому світу. В Україні зареєстровано близько 120 видів., наприклад *Graphosoma italicum* (Müller, 1766) клоп смугастий; *Aelia acuminata* (Linnaeus, 1758) елія гостроголова.

Родина Scutelleridae Щитники-черепашки

Тіло овальне, сильно опукле, зазвичай із твердими покривами. Голова коротка. Хоботок 4-члениковий, вусики 5-членикові. Щиток дуже великий, добре розвинений і досягає щонайменше середини черевця, у деяких видів майже повністю прикриває черевце та крила. Саме великий щиток надає цим клопам характерного вигляду «черепашки».

Середньо- і задньогруди утворюють добре склеротизовану грудну частину. Лапки 3-членикові.

Усі представники – рослиноїдні, переважно багатоїдні, живляться соками трав'янистих рослин, насінням та іншими частинами рослин. Зимують у стадії імаго або личинки. Переважно мають одне покоління на рік.

Родина Lygaeidae Лігеїди

Тіло дрібне або середніх розмірів, видовжене, з твердими покривами. Голова не сплощена, перед очима без перетяжки. Хоботок 4-члениковий, вусики 4-членикові, довші за голову. Середньо- і задньогруди утворюють суцільну грудну частину. Лапки зазвичай 3-членикові.

Більшість лігеїд живе на поверхні ґрунту, під рослинами та в підстилці, частина видів – на рослинах. Переважно це рослиноїдні клопи, які живляться

насінням; деякі види можуть частково живитися тваринною їжею. Зимують переважно імаго, іноді личинки.

У світовій фауні відомо понад 2000 видів; в Україні поширено близько 160 видів, часто зустрічається *Lygaeus equestris* (Linnaeus, 1758) лігеус плямистий

Родина Pyrrhocoridae - Червоноклопи

Клопи середніх або великих розмірів, часто яскраво забарвлені, з характерним поєднанням червоного та чорного кольорів. Хоботок 4-члениковий, вусики 4-членикові, довші за голову.

Середньо- і задньогруди прості. Лапки 3-членикові.

Переважно рослиноїдні, живляться насінням та соками рослин; деякі види можуть живитися мертвими комахами. Зимують переважно у фазі імаго.

У світовій фауні відомо близько 400 видів. В Україні поширені представники родини, зокрема добре відомий клоп-солдатик *Pyrrhocoris apterus* (Linnaeus, 1758).

Родина Coreidae Крайовики

Клопи середніх або великих розмірів, із твердими покривами. Тіло переважно видовжене або овальне. Голова не утворює щитка. Хоботок 4-члениковий, вусики 4-членикові, довші за голову; прості очки добре розвинені.

Середньо- і задньогруди утворюють суцільну грудну частину. Лапки 3-членикові. У багатьох видів задні стегна або гомілки розширені, іноді з шипами.

Крайовики – переважно рослиноїдні клопи, що живляться соками рослин, насінням і плодами. Багато видів є поліфагами. Зимують переважно імаго.

Приклад: *Coreus marginatus* (Linnaeus, 1758) — клоп щавлевий, поширений по всій Україні.

Родина Aradidae Підкорники

Тіло характерно сильно сплощене, що є пристосуванням до життя під корою дерев. Голова горизонтальна, прогнатична; між вусиками може утворюватися видовжений передній відросток. Хоботок 4-члениковий, вусики 4-членикові, довші за голову.

Середньо- і задньогруди суцільні. Лапки 2-членикові. У багатьох видів спостерігається редукція крил.

Більшість представників живе під корою дерев, на пнях, зрубаній деревині, іноді в ходах короїдів, на трутовиках або в лісовій підстилці. Переважно живляться грибами та грибницею, хоча окремі види можуть бути пов’язані з рослинними тканинами. Представник: *Aradus cinnamomeus* Panzer, 1806 підкорник сосновий.

Родина Tingidae Мереживниці

Дрібні, зазвичай сплощені, овальні або округлі клопи. Голова часто має тонкі шипи на лобі та тім’ї. Прості очки відсутні. Хоботок 4-члениковий, вусики 4-членикові, довші за голову.

Передньоспинка характерної будови, часто п'ятикутна, із серединним підвищенням і заднім трикутним відростком, який може прикривати щиток. Передні крила дуже характерні – їх поверхня утворює сітку з численних комірок, завдяки чому вони нагадують мереживо. Лапки 2-членикові.

Мереживниці - рослиноїдні, живляться соками рослин, переважно на нижньому боці листків. Можуть утворювати великі скупчення. Зимують переважно імаго. Представник: *Stephanitis pyri* (Fabricius, 1775) – клопик грушевий.

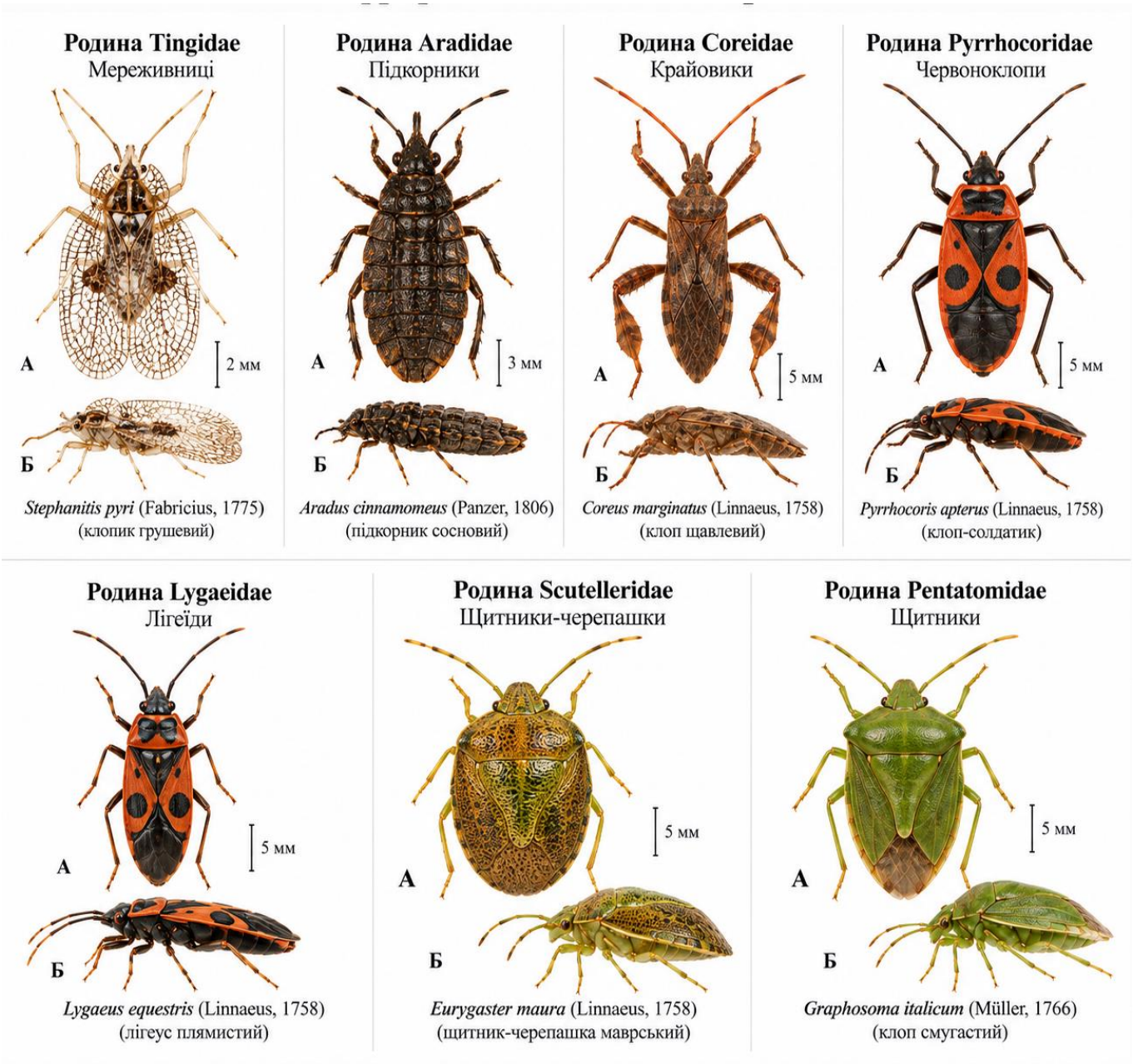


Рисунок 2.61. Представники інфраряду Pentatomomorpha: А – вигляд зверху, Б – вигляд збоку (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT)

Питання для обговорення та самоперевірки

1. Що таке група Paraneoptera Паранеоптери?
2. Які основні морфологічні ознаки характерні для представників Paraneoptera?
3. Які ряди традиційно об'єднують у групу Paraneoptera?
4. Які особливості будови голови характерні для представників Paraneoptera?
5. Які особливості мають вусики у представників Paraneoptera?
6. Які типи ротових апаратів характерні для представників цієї групи?
7. Чим колючо-сисний ротовий апарат відрізняється від гризучого?
8. Які частини входять до складу колючо-сисного ротового апарату?
9. Які особливості будови грудей характерні для Paraneoptera?
10. Які типи крил трапляються у представників Paraneoptera?
11. Які особливості будови та жилкування крил характерні для різних груп Paraneoptera?
12. Які видозміни передніх крил характерні для клопів (Hemiptera)?
13. Що таке напівнадкрила (геміелі́три) і яке їхнє значення?
14. Які особливості будови ніг характерні для представників Paraneoptera?
15. Які видозміни ніг трапляються у представників Paraneoptera?
16. Які особливості будови черевця характерні для паранеоптер?
17. Які придатки черевця мають систематичне значення у представників Paraneoptera?
18. Які основні ознаки характерні для ряду Psocodea?
19. Які особливості будови характерні для пухоїдів і волосоїдів (Phthiraptera) у традиційній систематиці?
20. Які особливості будови характерні для трипсів (Thysanoptera)?
21. Які особливості мають крила трипсів?
22. Який тип ротового апарату характерний для Thysanoptera?
23. Які основні морфологічні ознаки характерні для Hemiptera Напівтвердокрилих?
24. Які особливості будови ротового апарату характерні для Hemiptera?
25. Як відрізняються будова та форма вусиків у різних представників Hemiptera?
26. Які особливості будови передніх крил характерні для Heteroptera Клопів?
27. Чим відрізняються крила представників Heteroptera від крил багатьох інших Hemiptera?
28. Які особливості будови задніх ніг характерні для водних і наземних клопів?
29. Які морфологічні ознаки використовують для розрізнення основних груп Hemiptera?
30. Які особливості розвитку характерні для Paraneoptera?
31. Що таке німфа і чим вона відрізняється від імаго у представників Paraneoptera?
32. Які особливості будови німф характерні для Hemiptera?
33. Які морфологічні ознаки Paraneoptera мають найбільше значення під час визначення комах?

Тема 2.6. Група Holometabola – комахи з повним перетворенням

Holometabola (Endopterygota) – велика група комах, для яких характерний повний тип метаморфозу. Розвиток відбувається через чотири послідовні стадії: яйце → личинка → лялечка → імаго. Личинка морфологічно та екологічно істотно відрізняється від дорослої комахи, а перехід до імаго відбувається через стадію лялечки.

Для Holometabola характерні такі ознаки:

– розвиток із повним перетворенням: яйце, личинка, лялечка, імаго;

– личинки не схожі на імаго за будовою тіла, типом живлення та способом життя;

– зачатки крил розвиваються всередині тіла на личинкових стадіях, тому зовнішні зачатки крил у личинок відсутні;

– личинка зазвичай має м'яке тіло, прості вічка та гризучий або видозмінений ротовий апарат;

– лялечка - стадія перебудови організму, під час якої формуються органи імаго;

– імаго має добре розвинені складні очі, вусики, кінцівки та крила (у крилатих форм);

– у дорослих комах можуть бути різні типи ротового апарату: гризучий, лижучий, сисний, колючо-сисний тощо;

– личинки та імаго часто займають різні екологічні ніші, що зменшує конкуренцію між ними за їжу та простір.

Головна відмінність від Hemimetabola полягає в наявності стадії *лялечки* та різкій відмінності личинки від імаго.

Holometabola

- ***Надряд Coleopteroidea – Колеоптероїдні***
  - Ряд Coleoptera – Твердокрилі, або Жуки
  - Ряд Strepsiptera – Віялокрилі
- ***Надряд Neuropteroidea – Нейроптероїдні***
  - Ряд Neuroptera – Сітчастокрилі
  - Ряд Raphidioptera – Верблюдки
  - Ряд Megaloptera – Великокрилі
- ***Надряд Mecopteroidea – Мекоптероїдні***
  - Ряд Mecoptera - Скорпіонові мухи
  - Ряд Trichoptera – Волохокрильці
  - Ряд Lepidoptera – Лускокрилі
  - Ряд Hymenoptera – Перетинчастокрилі
  - Ряд Siphonaptera (Aphaniptera) – Блохи
  - Ряд Diptera – Двокрилі

Надряд Coleopteroidea Колеоптероїдні

Coleopteroidea – група комах із повним перетворенням, для представників якої характерні гризучий ротовий апарат і спеціалізація передньої пари крил.

Надряд об'єднує два ряди

- Coleoptera (Твердокрилі, або Жуки)
- Strepsiptera (Віялокрилі).

У представників Coleopteroidea задні крила є основним органом польоту, тоді як передні крила у жуків перетворені на тверді надкрила (елітри), а у віялокрилих зазнали іншої, сильної спеціалізації. У деяких форм крила можуть бути редуковані. Черевце позбавлене церків та первинного яйцеклада.

Характерною особливістю групи є висока пристосованість до життя всередині різноманітних субстратів. Особливо це виражено у жуків: як личинки, так і імаго можуть розвиватися та жити в ґрунті, деревині, рослинних рештках, запасах корму та інших субстратах.

Надряд Coleopteroidea Колеоптероїдні

- ***Ряд Coleoptera Твердокрилі, або Жуки***
  - Підряд Archostemata
  - Підряд Myxophaga
  - Підряд Adephaga
  - Підряд Polyphaga
    - Інфраряд Staphyliniformia
    - Інфраряд Scarabaeiformia
    - Інфраряд Elateriformia
    - Інфраряд Bostrichiformia
    - Інфраряд Cucujiformia
- ***Ряд Strepsiptera Віялокрилі***

2.6.1. Ряд Coleoptera Твердокрилі, або Жуки

Coleoptera – один із найбільших і найрізноманітніших рядів комах.

Голова добре розвинена, переважно округла або приплюснута, більш-менш втягнута в передньогруди. *Очі* розташовані з боків голови, можуть бути округлими, овальними або ниркоподібними.

Вусики зазвичай 11-членикові, але дуже різноманітні за формою: ниткоподібні, щетинкоподібні, чоткоподібні, пилчасті, гребенеподібні, пірчасті, булавоподібні, колінчасті та інші.

Ротовий апарат гризучого типу. Верхні щелепи в окремих груп, особливо у самців рогачів (Lucanidae), можуть бути сильно збільшені.

Передньогруди рухомо зчленовані з птероторакс. *Середньогруди* розвинені слабше, ніж задньогруди. Залежно від способу життя ноги можуть

бути бігального, ходильного, копального, плавального, стрибального або присмоктувального типу. Лапки 3–5-членикові.

Найхарактерніша ознака жуків – будова *крил*. Передні крила сильно хітинізовані й перетворені на надкрила (елітри). Вони захищають черевце та задні крила. У стані спокою задні крила складаються і ховаються під надкрилами. Задні крила перетинчасті, зазвичай прозорі, з добре розвиненим жилкуванням і виконують функцію польоту. У деяких жуків задні крила редуковані або відсутні.

Черевце нерухомо сполучене із задньогрудьми. Личинки мають добре розвинену голову та гризучий ротовий апарат; вони можуть мати ноги або бути безногими. *Лялечки* відкриті.

Біологічне різноманіття. Жуки освоїли надзвичайно різноманітні середовища існування. Вони живляться рослинами, рослинними та тваринними рештками; серед них багато хижих форм.

За характером живлення личинок та імаго Бригадиренко В.В. [76] виділяє три основні групи:

1. личинки та імаго живляться однаковими або подібними субстратами;
2. личинки та імаго живляться різними субстратами;
3. імаго не живиться.

У деяких видів відоме партеногенетичне розмноження. Для окремих жуків характерна турбота про потомство: заготівля кормового субстрату, як у гнойовиків і трубковертів, або вигодовування личинок пережованою деревиною, як у Passalidae.

У природних екосистемах жуки відіграють важливу роль у кругообігу речовин. Водночас серед них є численні шкідники сільського та лісового господарства, а також види, що пошкоджують харчові запаси й матеріали. Частина хижих жуків використовується в біологічному захисті рослин.

Тривалість розвитку

За співвідношенням тривалості личинкової та імагінальної фаз виділяють три групи:

1. імаго живе довго, личинка розвивається швидко – туруни, плавунці, мертвоїди;
2. личинка розвивається значно довше, ніж живе імаго – ковалики, златки, вусачі, рогачі;
3. тривалість личинкової та імагінальної фаз приблизно однакова – чорниші, частина пластинчастовусих.

Жуки поширені практично повсюдно. За наданим джерелом, сучасна світова фауна налічує близько 300 000 видів, об’єднаних більш ніж у 163 родини.

У системі, наведеній у джерелі Lawrence, Newton (1995), ряд Coleoptera поділяється на чотири підряди: Archostemata, Myxophaga, Adephaga та Polyphaga. Найбільший підряд Polyphaga поділяється на серії, надродини та родини.

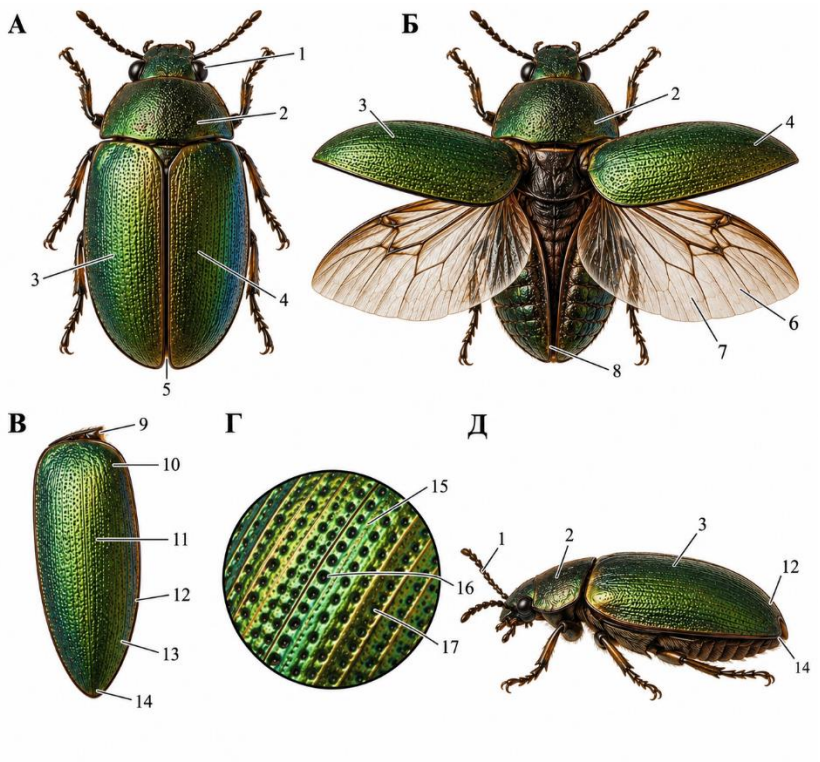


Рисунок 2.62. Будова надкрил (елітр) жуків (Coleoptera):
А - вигляд зверху; Б - надкрила підняті, задні крила розправлені; В - окрема елітра, вигляд зверху; Г - скульптура поверхні елітри; Д - вигляд збоку.
1 – голова, 2 – передньогруди (передньоспинка), 3 – ліве надкрило (еліtра), 4 – праве надкрило (еліtра), 5 – шов надкрил, 6 – заднє перетинчасте крило, 7 – жилкування заднього крила, 8 – черевце, 9 – базальна частина елітри, 10 – диск елітри, 11 – поздовжні борозенки (жилки), 12 – боковий край елітри, 13 – поверхня елітри, 14 – вершина елітри (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT)

Сучасна систематика поділяє ряд твердокрилих (Coleoptera) на чотири підряди:

- Archostemata,
- Myxophaga,
- Adephaga
- Polyphaga.

Найбільший підряд Polyphaga поділяється на кілька еволюційних серій (інфрарядів), серед яких найбільшим є Cucujiformia, що охоплює значну частину сучасного різноманіття жуків і зазнало численних таксономічних уточнень на рівні надродин і родин.

Coleoptera Твердокрилі, або жуки

- ***Підряд Archostemata***
- ***Підряд Myxophaga***
- ***Підряд Adephaga***
  - Надродина Caraboidea
    - Родина Carabidae – Туруни
  - Надродина Dytiscoidea
    - Родина Dytiscidae – Плавунці
  - Надродина Gyrinoidea
    - Родиана Gyrinidae – Вертячки
- ***Підряд Polyphaga***
  - *Інфраряд Staphyliniformia*
    - Надродина Hydrophiloidea
      - Родина Hydrophilidae – Водолюби
    - Надродина Staphylinoidea
      - Родина Staphylinidae – Стафіліни , або Хижачки
      - Родина Silphidae – Мертвоїди
  - *Інфраряд Scarabaeiformia*
    - Надродина Scarabaeoidea
      - Родина Lucanidae – Рогачі
      - Родина Geotrupidae – Гнойовики-землерої
      - Родина Родина Scarabaeidae – Пластинчастовусі
  - *Інфраряд Elateriformia*
    - Надродина Buprestoidea
      - Родина Buprestidae – Златки
    - Надродина Byrrhoidea
      - Родина Byrrhidae – Пилюльники
    - Надродина Elateroidea
      - Родина Elateridae – Ковалики
      - Родина Eucnemidae – Евкнеміди
      - Родина Cantharidae – М’якотілки
      - Родина Lampyridae – Світляки
  - *Інфраряд Bostrichiformia*
    - Надродина Bostrichoidea
      - Родина Bostrichidae – Зерноїди, або каптурники
      - Родина Dermestidae – Шкіроїди
      - Родина Ptinidae - Птініди, або павукоподібні жуки
  - *Інфраряд Cucujiformia*
    - Надродина Cucujoidea
      - Родина Cucujidae – Плоскотілки
      - Родина Cryptophagidae – Грибожуки
      - Родина Nitidulidae – Блискітки
      - Родина Kateretidae – Квіткарки
      - Родина Silvanidae – Силваніди

- Надродина Erotyloidea
  - Родина Erotylidae – Еротиліди
- Надродина Coccinelloidea
  - Родина Coccinellidae – Сонечка
  - Родина Cerylonidae – Церилоніди
  - Родина Bothrideridae – Ботридериди
  - Родина Anamorphidae – Анаморфіди
- Надродина Cleroidea
  - Родина Cleridae – Вусачики
  - Родина Trogossitidae – Трогоситиди
- Надродина Tenebrionoidea
  - Родина Tenebrionidae – Чорниші
  - Родина Melandryidae – Меландрієві
  - Родина Mordellidae – Горбатки
  - Родина Meloidae – Наривники
  - Родина Oedemeridae - М’якотілки-оленки
  - Родина Pyrochroidae – Червонокрилки
  - Родина Anthicidae – Мурав’янки
  - Родина Ciidae – Ціди
  - Родина Salpingidae – Сальпінгіди
- Надродина Chrysomeloidea
  - Родина Chrysomelidae – Листоїди
  - Родина Cerambycidae – Вусачі
- Надродина Curculionoidea
  - Родина Curculionidae – Довгоносики
  - Родина Brentidae – Брентиди
  - Родина Attelabidae – Трубковерти

Підряд Archostemata Архостематні жуки

Archostemata – найменший за кількістю видів і один із найдавніших підрядів твердокрилих. Це переважно реліктова група, представники якої зберегли низку примітивних морфологічних ознак будови тіла та розвитку.

Тіло жуків зазвичай видовжене, голова добре розвинена, ротовий апарат гризучого типу. Вусики переважно ниткоподібні або слабко булавоподібні. Передньогруди добре розвинені, ноги ходильні.

Личинки мають добре розвинену голову, гризучі ротові органи та три пари грудних ніг. Представники підряду переважно пов'язані з мертвою деревиною, де розвиваються личинки; частина видів пов'язана з грибами та іншими організмами деревних субстратів. Господарське значення Archostemata незначне через невелику кількість видів.

До підряду належать родини Ommatidae, Cupedidae, Micromalthidae, Crowsoniellidae та деякі інші реліктові групи. Для фауни України представники Archostemata мають дуже обмежене поширення.

Підряд Myxophaga Міксофаги

Myxophaga – невеликий підряд твердокрилих, представники якого характеризуються дрібними розмірами та специфічним зв'язком із вологими місцями існування, прісними водоймами та водоростями. Це одна з найменших і найменш різноманітних груп сучасних Coleoptera.

Жуки переважно дуже дрібні, тіло компактне, часто овальне або видовжене. Ротовий апарат гризучого типу, вусики короткі. Ноги добре розвинені, у водних форм пристосовані до пересування по вологому субстрату. Надкрила тверді, задні крила перетинчасті.

Личинки також дрібні, із добре розвиненою головою та грудними ногами. Більшість представників пов'язана з водоростями, вологими рослинними субстратами та прибережними ділянками прісних водойм. Через невелику чисельність і специфічні біотопи практичне та сільськогосподарське значення Myxophaga незначне.

До підряду традиційно відносять чотири родини: Lepiceridae, Torridincolidae, Hydroscaphidae та Sphaeriusidae.

Підряд Adephaga - Хижі жуки

Adephaga – один із чотирьох підрядів ряду Coleoptera, представники якого переважно ведуть хижий спосіб життя. Характерною ознакою підряду є будова задніх тазиків: вони великі, нерухомі, пластинчасті та заходять на перший черевний стерніт. Формула лапок у більшості представників 5–5–5. Мальпігієві судини представлені чотирма трубочками. Личинки переважно *камподеєподібні*, з добре розвиненою головою, гризучим ротовим апаратом і трьома парами грудних ніг.

Більшість жуків і личинок Adephaga – хижаки, які живляться комахами, їхніми личинками, іншими дрібними безхребетними та водними організмами. Небагато представників вторинно перейшли до рослиноїдного живлення. До підряду належать переважно наземні та водні жуки, серед яких є важливі компоненти природних екосистем і корисні організми в агроценозах.

У світовій фауні відомо близько 9 родин і понад 30 тис. видів. У фауні України представлені, зокрема, родини Gyrinidae, Haliplidae, Noteridae, Hygrobiidae, Dytiscidae, Rhysodidae та Carabidae.

Родина Gyrinidae Вертячки

Gyrinidae – невеликі водні жуки завдовжки переважно 3–10 мм, з компактним, плоско-опуклим тілом. Голова частково занурена в передньоспинку. Вусики короткі, ноги спеціалізовані для пересування по поверхні води: передні ноги довші, а середні та задні короткі й пристосовані до плавання.

Характерною особливістю вертячок є *подвійна будова очей*: кожне око поділене на верхню та нижню частини. Верхня частина сприймає зорову інформацію з повітряного середовища, а нижня – з водного. Така будова є важливою адаптацією до життя на межі повітряного та водного середовищ.

Жуки зазвичай групами тримаються на поверхні стоячих або слабкопроточних водойм і дуже швидко рухаються по воді, часто описуючи

кола. У разі небезпеки вони можуть занурюватися у воду. На кінці черевця утримують запас повітря, що дає змогу перебувати під водою певний час.

Личинки видовжені, з добре розвиненою головою, міцними щелепами та бічними черевними придатками. Вони розвиваються у воді й ведуть хижий спосіб життя. Лялечка формується поза водою, зазвичай на водяних рослинах, у захисному коконі.

Жуки та личинки – хижаки. Родина особливо різноманітна у тропічних регіонах; в Україні представлено близько 15 видів.

Родина Haliplidae Плавунчики

Haliplidae – дрібні водні жуки, довжина тіла яких зазвичай не перевищує 5 мм. Тіло овальне, дещо опукле, добре пристосоване до життя у водоймах. Вусики короткі, зовні можуть здаватися десятичлениковими через дуже малий перший членик.

Характерною ознакою родини є сильно *розширені задні тазики*, які утворюють великі пластинки. Вони прикривають основу черевця та частково основу задніх стегон. Задні ноги пристосовані до плавання, причому під час руху у воді вони працюють почергово.

Плавунчики мешкають переважно у стоячих і слабкопроточних прісних водоймах, серед водної рослинності. Жуки та личинки переважно живляться водоростями, хоча живлення окремих видів може бути різноманітнішим.

Родина має невелику кількість видів порівняно з іншими водними жуками.

Родина Dytiscidae Плавунці

Dytiscidae – одна з найбільших і найважливіших родин водних жуків. Жуки та личинки мешкають переважно у прісних стоячих або слабкопроточних водоймах і ведуть хижий спосіб життя.

Тіло плавунців овальне, обтічне, опукле з дорсального та вентрального боків. Голова прогнатична, ротовий апарат гризучого типу. Вусики ниткоподібні, зазвичай одинадцятичленикові. Передньоспинка широка, надкрила повністю прикривають черевце. Задні ноги перетворені на плавальні кінцівки: гомілки та лапки сплощені й несуть численні плавальні щетинки. Передні ноги самців у багатьох видів мають присоски, за допомогою яких вони утримують самку під час парування.

Плавунці добре літають і можуть залишати водойми в пошуках нових місць існування. Перед польотом вони піднімаються на поверхню води, а запас повітря утримують під надкрилами.

Личинки видовжені, з великою головою та добре розвиненими серпоподібними верхніми щелепами. Вони мають три пари грудних ніг і два придатки на кінці черевця. Личинки також є активними хижаками та живляться різноманітними водними безхребетними, пуголовками та іншими дрібними тваринами. Розвиток відбувається з повним перетворенням: яйце → личинка → лялечка → імаго.

Лялечка формується переважно у ґрунті або в ґрунтовій камері поблизу водойми.

.

Родина Carabidae Туруни

Carabidae – одна з найбільших родин підряду Adephaga, представники якої переважно є наземними хижаками. Розміри жуків дуже різноманітні – від дрібних форм до великих видів завдовжки понад 30–40 мм, а в окремих представників – ще більше.

Тіло зазвичай видовжене, голова добре розвинена, часто вужча за передньоспинку. Голова переважно прогнатична. Вусики одинадцятичленикові, ниткоподібні. Верхні щелепи добре розвинені. Передньоспинка рухомо з'єднана з передньогрудьми. Ноги добре розвинені, бігального типу; лапки переважно п'ятичленикові.

Надкрила тверді, зазвичай повністю прикривають черевце, часто мають характерну скульптуру – борозенки, реберця, крапки або інші структурні елементи. Задні перетинчасті крила у різних видів можуть бути добре розвиненими, редукованими або відсутніми; у деяких видів надкрила зростаються.

Личинки турунів видовжені, камподеєподібні, з добре розвиненою головою, гризучими ротовими органами та трьома парами грудних ніг. Більшість личинок, як і дорослих жуків, є активними хижаками.

Туруни відіграють важливу роль у регуляції чисельності шкідливих організмів. Вони знищують личинок і лялечок комах, попелиць, гусінь, яйця та інших безхребетних. Разом із тим серед турунів є рослиноїдні види, які живляться насінням, проростками та іншими частинами рослин і за певних умов можуть мати сільськогосподарське значення як шкідники. Для окремих груп характерні спеціалізовані форми живлення та складні типи розвитку.

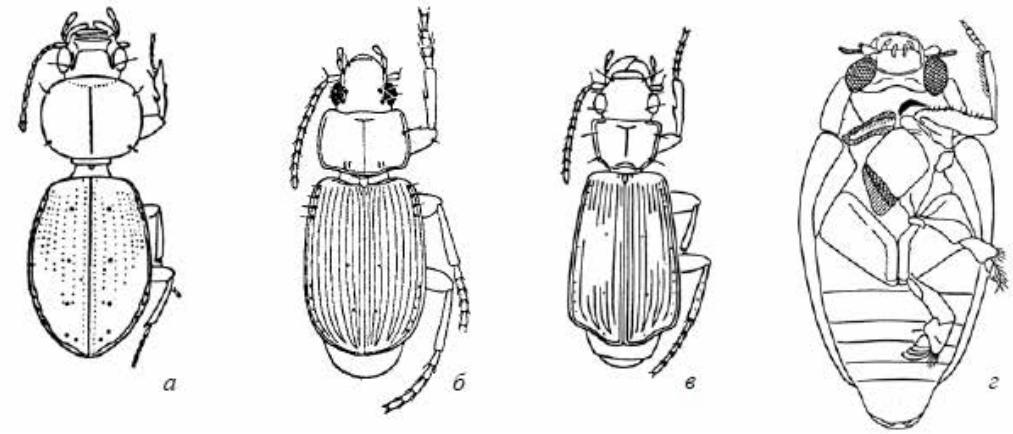


Рисунок 2.63. Adephaga: а – *Dyschirius sp*. (Carabidae), б – *Masoreus wetterhali* (Carabidae), в – *Syntomus sp*. (Carabidae), г – *Gyrinus sp.* (Gyrinidae). (за Крижановським, Зайцевим та Ліндротом)

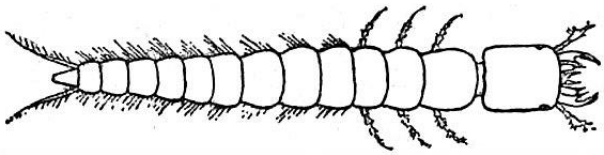


Рисунок 2.64. Камподеєподібна личинка туруна (*Aepus marinus*). (за Westwood, Modern Classification of Insects, відтворено в Encyclopaedia Britannica, 1911).

Підряд Polyphaga Різноїдні жуки

Polyphaga – найбільший підряд ряду Coleoptera, який об'єднує переважну більшість сучасних видів твердокрилих. Представники підряду характеризуються різноманітною будовою тіла, способом життя та типами живлення, що зумовило їх виняткове морфологічне й екологічне різноманіття.

Задні тазики у представників Polyphaga рухомі та не досягають заднього краю першого черевного стерніту. На передньогрудях відсутні нотоплевральні шви. Формула лапок різноманітна: 5–5–5, 5–5–4, 4–4–4, 3–3–3 та інші варіанти залежно від родини. Ротовий апарат переважно гризучого типу, хоча в окремих групах він зазнав значних спеціалізованих змін.

Надкрила тверді, добре розвинені та зазвичай прикривають черевце й захищають перетинчасті задні крила. Ноги можуть бути бігальними, ходильними, плавальними, риючими, стрибальними або хапальними, що відображає різноманітність способів життя представників підряду. Личинки мають надзвичайно різноманітну будову: серед них є камподеєподібні, червоподібні, сколіформні та інші типи.

За способом живлення Polyphaga охоплює хижаків, рослиноїдних, сапрофагів, міцетофагів, некрофагів та паразитичних форм. Значна частина представників має безпосереднє сільськогосподарське значення. До них належать численні небезпечні шкідники культурних рослин – довгоносики, листоїди, вусачі, пластинчастовусі та інші, а також корисні хижі жуки, зокрема сонечка.

Підряд Polyphaga поділяється на кілька еволюційних серій (інфрарядів), які включають численні надродини та родини. Серед них особливе значення мають Staphyliniformia, Scarabaeiformia, Elateriformia, Bostrichiformia та Cucujiformia.

Інфраряд Staphyliniformia

Родина Hydrophilidae Водолюби

Водолюби – родина жуків різних розмірів, переважно з овальним, сильно опуклим тілом. Значна частина представників пов'язана з водними біотопами, хоча серед родини є й наземні види, які мешкають у гної, перегниваючих рослинних рештках та інших органічних субстратах.

Вусики короткі, зазвичай із добре вираженою булавою. Надкрила повністю або майже повністю прикривають черевце, задні крила добре розвинені. Середні та задні ноги у водних форм пристосовані до плавання. Лапки переважно п'ятичленикові.

Для водних видів характерна цікава адаптація до дихання: повітря утримується під грудьми та черевцем, а також на поверхні тіла. Личинки видовжені, з добре розвиненою головою та гризучими ротовими органами; у водних форм можуть мати трахейні зябра.

Жуки та личинки різних видів мають різний тип живлення. Серед них є хижаки, детритофаги, рослиноїдні та всеїдні форми. Водні види відіграють важливу роль у функціонуванні прісноводних екосистем, а наземні беруть участь у розкладанні органічних решток.

Родина Staphylinidae Стафіліни, або Хижачки

Staphylinidae – одна з найбільших родин твердокрилих, представники якої характеризуються видовженим тілом і дуже короткими надкрилами. Голова добре розвинена, часто відносно велика, ротовий апарат гризучого типу. Вусики переважно одинадцятичленикові, різної форми.

Надкрила дуже короткі й зазвичай прикривають лише передню частину черевця, тоді як більша його частина залишається відкритою. Черевце рухоме, що забезпечує високу рухливість жуків. Задні крила у багатьох видів добре розвинені й складені під надкрилами.

Ноги переважно бігального типу. Лапки можуть мати різну формулу залежно від групи. Личинки видовжені, рухливі, з добре розвиненою головою, гризучими ротовими органами та грудними ногами.

Стафіліни заселяють ґрунт, підстилку, гнилу деревину, компост, гній, гриби, береги водойм, квітки та інші органічні субстрати. Багато видів – хижаки, які живляться яйцями, личинками та імаго інших безхребетних; інші споживають органічні рештки, гриби або є спеціалізованими мешканцями певних біотопів.

Родина Silphidae Мертвоїди

Silphidae – жуки середніх і великих розмірів, зазвичай із дещо сплощеним тілом. Голова добре розвинена, ротовий апарат гризучого типу. Вусики одинадцятичленикові, ниткоподібні або булавоподібні. Надкрила можуть повністю прикривати черевце або бути вкороченими.

Лапки переважно п'ятичленикові. У представників окремих груп передні та середні лапки можуть мати редуковану кількість члеників. Личинки видовжені, рухливі, можуть бути камподеєподібними або дещо сплощеними, з добре розвиненою головою та грудними ногами.

Більшість мертвоїдів пов'язана з трупами тварин та іншими органічними рештками, що розкладаються. Жуки та личинки беруть участь у розкладанні органічної речовини й поверненні поживних елементів у ґрунт. Окремі види можуть живитися живими безхребетними або пошкоджувати рослини.

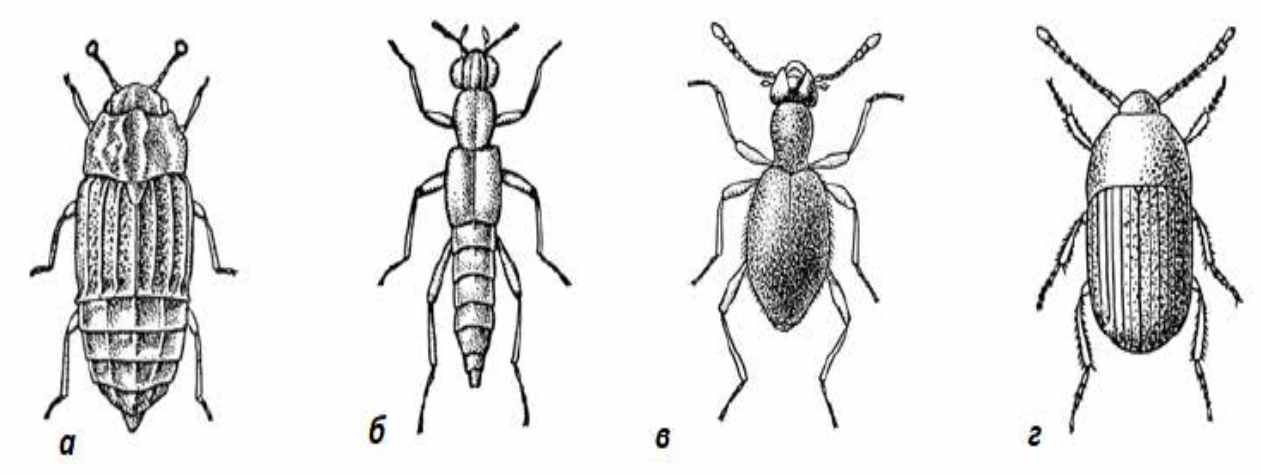


Рисунок 2.64. Staphylinoidea: а – *Micropeplus porcatus* (Staphylinidae), б – *Stenus clavicornis* (Staphylinidae), в – *Scydmaenus sp*. (Staphylinidae), г – *Leptinus testaceus* (Leptinidae) (за Хансен Рейттером)

Інфраряд Scarabaeiformia

Надродина Scarabaeoidea Пластинчастовусі

Для представників Scarabaeoidea характерні короткі, часто колінчасті вусики, кінцеві членики яких утворюють *пластинчасту булаву*. Пластинки можуть розходитися та складатися, утворюючи віялоподібну структуру. Лапки зазвичай п'ятичленикові.

Тіло дуже різноманітне за розмірами, формою та забарвленням. Личинки переважно *С-подібні, сколіформні*, з добре розвиненою головою, гризучими ротовими органами та трьома парами грудних ніг.

Більшість представників розвивається в ґрунті, перегниваючій деревині, гної або інших органічних субстратах. Серед дорослих жуків є фітофаги, сапрофаги, копрофаги та хижаки

Родина Lucanidae Рогачі

Lucanidae – жуки середніх і великих розмірів, серед яких трапляються дуже великі види. Голова добре розвинена. У самців верхні щелепи часто сильно збільшені й утворюють характерні *«роги»*, які використовуються під час боротьби між самцями. У самок щелепи значно менші.

Вусики колінчасті, з пластинчастою булавою. Передньоспинка широка, надкрила добре розвинені та повністю прикривають черевце. Ноги міцні, з добре розвиненими кігтиками.

Личинки великі, С-подібні, білуваті, з добре розвиненою головою та грудними ногами. Вони розвиваються переважно у мертвій деревині, пнях і великих деревних рештках.

Дорослі жуки живляться соком дерев, що витікає з пошкоджених ділянок, а личинки – органічною речовиною деревини, що розкладається. Розвиток личинок може тривати кілька років.

В Україні поширений жук-олень *Lucanus cervus* (Linnaeus, 1758), занесений до Червоної книги України

Родина Geotrupidae Гнойовики-землерої

Geotrupidae – жуки середніх і великих розмірів, із компактним, зазвичай опуклим тілом. Вусики короткі, колінчасті, з характерною булавою. Передні ноги добре пристосовані до риття ґрунту, їхні гомілки широкі та озброєні зубцями.

Жуки пов'язані переважно з ґрунтом і органічними рештками. Багато видів використовують гній та інші органічні субстрати як корм для дорослих жуків і личинок. Самиці можуть створювати в ґрунті нори та спеціальні камери, у які запасають корм для потомства.

Родина Scarabaeidae Пластинчастовусі

Scarabaeidae – одна з найбільш різноманітних родин надродини Scarabaeoidea. Жуки дуже різняться за розмірами, формою та забарвленням. Вусики короткі, колінчасті, з характерною пластинчастою булавою.

Тіло переважно міцне, овальне або видовжене. Передні ноги часто копального типу. Надкрила добре розвинені, у багатьох видів залишають відкритою вершину черевця – *пігідій*.

Личинки С-подібні, сколіформні, білуваті або жовтуваті, з великою головою, міцними верхніми щелепами та трьома парами грудних ніг. Вони розвиваються в ґрунті, гної, перегниваючій деревині або інших органічних субстратах.

Спосіб живлення дуже різноманітний. Серед дорослих жуків є копрофаги, сапрофаги, фітофаги та інші спеціалізовані форми. Личинки окремих видів живляться коренями рослин і можуть пошкоджувати сільськогосподарські культури. Водночас багато видів сприяють розкладанню органічної речовини та покращують ґрунтові властивості.

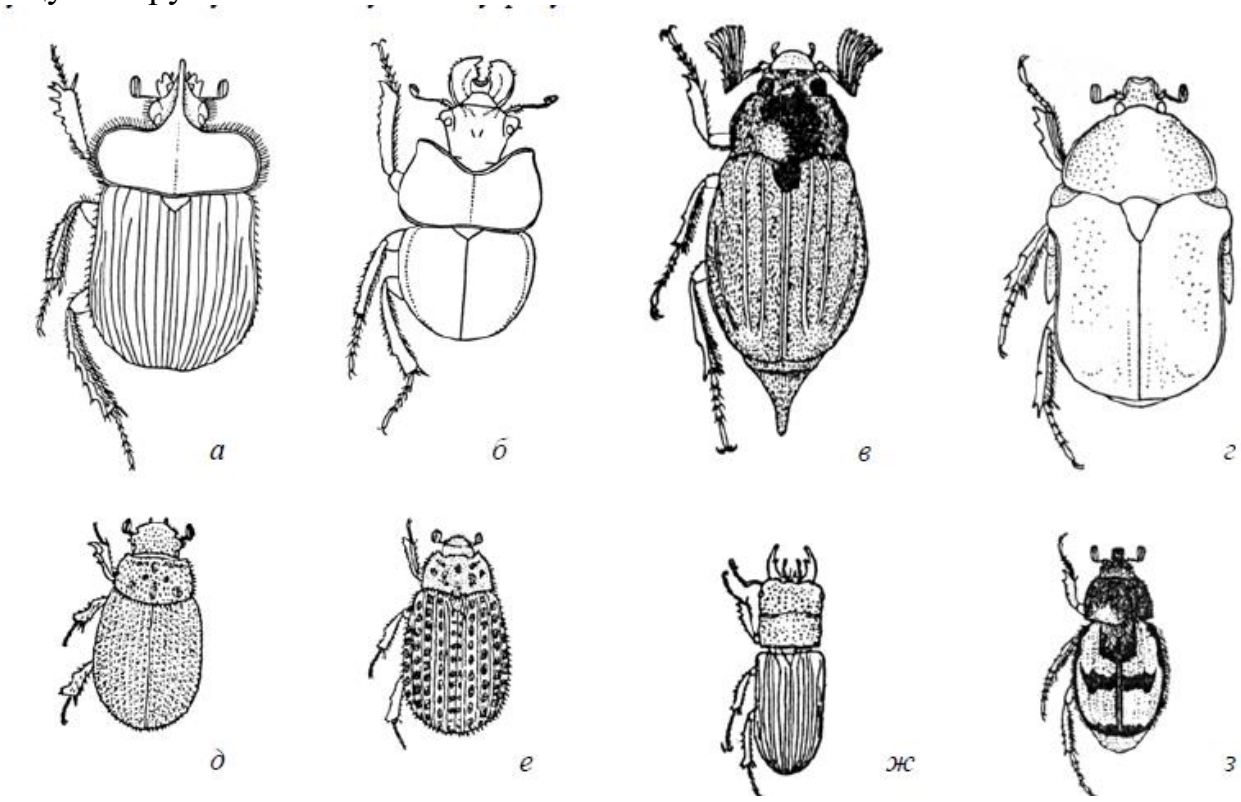


Рисунок 2.65. Scarabaeiformia: а – Ceratophyus polyceros (Geotrupidae), б – Lethrus apterus (Geotrupidae), в – Melolontha melolontha (Scarabaeidae), г – Potosia aeruginosa (Scarabaeidae), д – Glaresis rufa (Glaresidae), е – Trox sabulosus (Trogidae), ж – Ceruchus chrysomelinus (Lucanidae), з – Anisoplia agricola (Scarabaeidae) (за Мєдвєдєвим).

Інфраряд Elateriformia

Родина Buprestidae - Златки

Buprestidae - жуки різних розмірів, переважно з видовженим, дещо сплощеним тілом, часто з характерним металевим блиском. Голова відносно невелика, частково втягнута в передньогруди. Вусики зазвичай короткі, одинадцятичленикові, ниткоподібні, пилчасті або зазубрені.

Передньогруди добре розвинені, ноги короткі, лапки п'ятичленикові. Надкрила тверді, часто звужуються до вершини; задні крила добре розвинені.

Личинки білуваті, видовжені, *безногі*, з сильно розширеною передньогруддю та відносно вузьким черевцем. Вони розвиваються переважно в деревині дерев і кущів, де прокладають ходи.

Родина Elateridae Ковалики

Elateridae – жуки переважно середніх розмірів, із видовженим тілом, яке звужується до вершини. Голова невелика. Вусики одинадцятичленикові, ниткоподібні, пилчасті, зубчасті або гребінчасті.

Характерною ознакою є будова передньогрудей: на їхньому черевному боці розташований *серединний відросток*, який входить у відповідне заглиблення середньогрудей. За допомогою спеціального механізму жук може різко підстрибувати, видаючи характерний клацаючий звук.

Ноги короткі, лапки п'ятичленикові. Надкрила добре розвинені, задні крила у більшості видів функціональні.

Личинки, яких називають *дротяниками*, видовжені, циліндричні або дещо сплощені, з твердими покривами та короткими ногами. Вони розвиваються переважно в ґрунті. Частина видів живиться коренями, бульбами та насінням рослин.

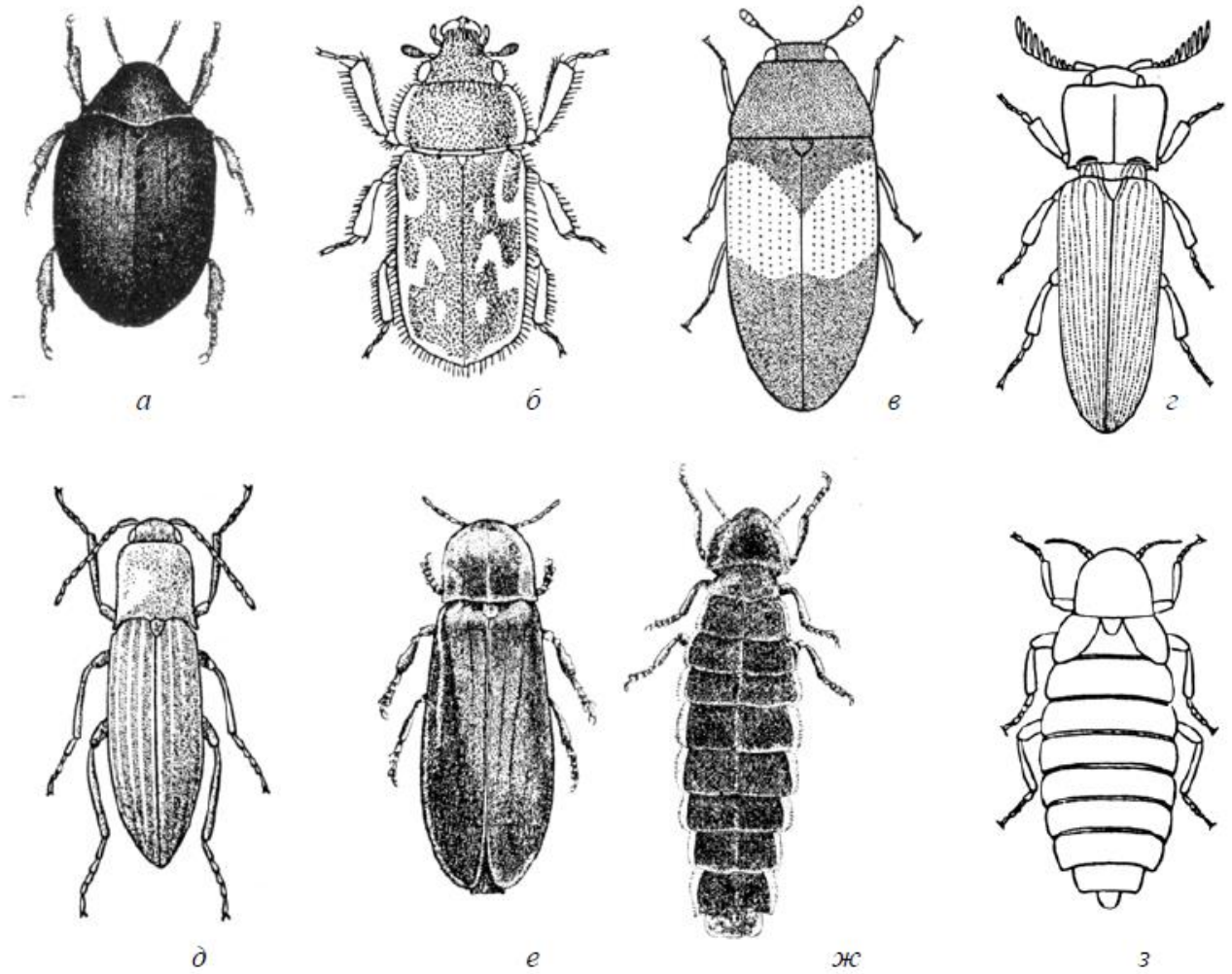


Рисунок 2.66. Elateriformia: а - *Byrrhus pilula* (Byrrhidae); б - *Heterocerus flexuosus* (Heteroceridae); в - *Drapetes biguttatus* (Throscidae); г - *Melasis buprestoides* (Eucnemidae); д - *Agriotes lineatus* (Elateridae); е, ж — ♂ та ♀ *Lampyris noctiluca* (Lampyridae); з - *Phausis splendidula* (Lampyridae) (за Горностаєвим, Рейтером, Тарбінським та Мєдвєдєвим) .

Родина Cantharidae М'якотілки

Cantharidae – жуки з м'якими, слабко склеротизованими покривами. Тіло видовжене, зазвичай відносно вузьке. Вусики одинадцятичленикові, ниткоподібні, пилчасті або гребінчасті.

Надкрила м'які, гнучкі, часто нещільно прилягають до черевця. Ноги ходильні, лапки п'ятичленикові. Дорослі жуки часто зустрічаються на квітках і трав'янистій рослинності.

Личинки видовжені, зазвичай темнозабарвлені, з добре розвиненими ногами; живуть у ґрунті, підстилці та інших вологих місцях.

Жуки та личинки переважно хижаки, які споживають дрібних комах та інших безхребетних. Дорослі також можуть живитися нектаром і пилком. Завдяки хижому живленню м'якотілки можуть бути корисними компонентами агроценозів.

Інфраряд Bostrichiformia

Родина Bostrichidae Зерноїди, або каптурники

Bostrichidae – жуки малих і середніх розмірів, переважно з видовженим або циліндричним тілом. За зовнішнім виглядом багато видів нагадують короїдів. Голова часто частково або повністю прикрита передньоспинкою.

Вусики короткі, дев'яти- або десятичленикові, часто з гребінчастою або компактною булавою. Ноги короткі, лапки переважно чотиричленикові. Надкрила тверді, зазвичай повністю прикривають черевце.

Личинки розвиваються переважно ***в деревині***, рідше – у насінні та інших рослинних матеріалах. Вони прокладають ходи в деревині та можуть пошкоджувати дерева, лісоматеріали й дерев'яні конструкції. Окремі види є небезпечними шкідниками запасів зерна, насіння та деревини.

Родина Dermestidae Шкіроїди

Dermestidae – переважно невеликі жуки овальної форми, часто з компактним тілом. Голова частково втягнута в передньогруди. Вусики короткі, зазвичай із булавою. Ноги короткі, лапки п'ятичленикові.

Личинки видовжені, зазвичай вкриті густими волосками, з добре розвиненими грудними ногами. Вони мешкають у гніздах птахів, норах гризунів, на падалі, у гніздах ос і бджіл, під корою, а також у приміщеннях і місцях зберігання продукції.

Личинки живляться переважно сухими речовинами тваринного походження – шкірою, хутром, пір'ям, шерстю, сухими рештками тварин, хоча окремі види використовують і рослинні матеріали.

Родина Ptinidae Птініди, або павукоподібні жуки

До неї належать переважно дрібні жуки, багато видів яких пов’язані із сухими органічними матеріалами, деревиною, рослинними рештками та запасами харчових продуктів.

Жуки переважно дрібні – близько 1–7 мм, рідше більші. Тіло може бути округлим, овальним або видовженим, часто вкрите волосками чи лусочками.

Голова невелика, часто частково втягнута під передньоспинку. Ротовий апарат гризучого типу. Вусики зазвичай 9–11-членикові, ниткоподібні, булавоподібні або з видовженими кінцевими члениками.

Передньоспинка добре розвинена, часто округла або горбкувата. У багатьох представників вона разом із головою формує характерний «горбатий» профіль. Надкрила добре розвинені, повністю або майже повністю прикривають черевце. Поверхня часто має крапкову скульптуру, волоски або лусочки. Ноги тонкі, ходильні. Лапки зазвичай 5-членикові, хоча через редукцію окремих члеників у деяких груп їхня будова може здаватися іншою.

Личинки червоподібні, білуваті або кремові, з добре розвиненою головою та гризучим ротовим апаратом; зазвичай мають три пари грудних ніг. Розвиваються всередині деревини, рослинного матеріалу або сухих органічних субстратів. Багато видів пов'язані із сухою деревиною, рослинними матеріалами, грибами та органічними рештками. Частина видів пристосувалася до життя в житлових приміщеннях і складах, де може пошкоджувати сухі продукти, лікарську сировину, насіння, колекційні матеріали та інші органічні субстрати.

Окремі представники є шкідниками запасів і матеріалів. Особливо відомі види роду *Ptinus*, зокрема *Ptinus fur* (Linnaeus, 1758), який може пошкоджувати сухі рослинні та тваринні матеріали, харчові продукти, музейні колекції та інші органічні субстрати.

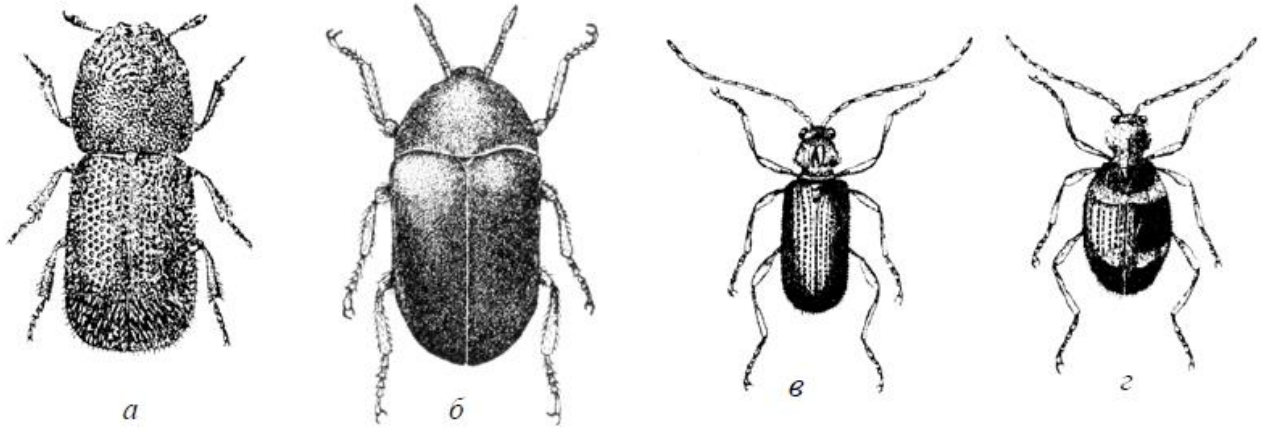


Рисунок 2.67. Bostrichoidea: *а* - *Dinoderus minutus* (Bostrichidae); *б* - *Attagenus megatoma* (Dermestidae); *в, г* - ♂ та ♀ *Ptinus fur* (Ptinidae) (за Арнольді та Горностаєвим).

Інфраряд Cucujiformia

Родина Cucujidae Плоскотілки

Cucujidae – жуки з видовженим, сильно сплощеним тілом. Голова добре розвинена, вусики ниткоподібні або булавоподібні. Надкрила зазвичай повністю прикривають черевце та можуть мати поздовжні реберця або ряди крапок.

Лапки переважно п'ятичленикові. Тіло та кінцівки пристосовані до пересування у вузьких просторах під корою дерев.

Жуки та личинки більшості видів – хижаки, які живляться личинками, лялечками та іншими дрібними організмами, що мешкають під корою. Окремі

види пов'язані з гнилою деревиною, грибами, рослинними рештками або мурашниками., також можуть розвиватися у запасах рослинного походження.

Родина Nitidulidae – переважно невеликі жуки з овальним або видовженим тілом. Вусики короткі, із дво- або тричленикoвою булавою. Надкрила у багатьох видів укорочені й можуть не повністю прикривати вершину черевця.

Лапки найчастіше п'ятичленикові, хоча в окремих груп формула лапок може відрізнятися. Жуки часто зустрічаються на квітках, плодах, соках рослин, гниючій органічній речовині та грибах.

Серед представників родини є сапрофаги, міцетофаги та фітофаги. Деякі види живляться плодами, що достигають або пошкоджені, та можуть переносити спори мікроорганізмів.

Родина Tenebrionidae Чорниші

Tenebrionidae – дуже різноманітна родина жуків, від дрібних до великих, із різною формою тіла. Багато видів темнозабарвлені, що відображено в назві родини. Вусики зазвичай одинадцятичленикові, ниткоподібні або з потовщенням на вершині.

Надкрила тверді, у деяких видів зростаються, а задні крила редуковані або відсутні. Личинки видовжені, циліндричні або дещо сплощені, з добре розвиненими грудними ногами.

Представники родини заселяють ґрунт, підстилку, гнилу деревину, пустельні та степові біотопи, склади й харчові підприємства. Жуки та личинки живляться різноманітною рослинною і тваринною їжею, органічними рештками, грибами.

Окремі види пошкоджують зерно, борошно, крупи та інші продовольчі запаси. Водночас ґрунтові личинки деяких видів можуть пошкоджувати корені рослин, а хижі форми беруть участь у регуляції чисельності інших комах.

Родина Mordellidae Горбатки

Mordellidae – дрібні жуки з характерним клиноподібним або грушоподібним тілом, опуклою передньою частиною та загостреним кінцем черевця. Голова невелика, вусики ниткоподібні або булавоподібні.

Задні ноги добре розвинені, стегна часто потовщені, що забезпечує здатність до швидких стрибків. Надкрила тверді, загалом добре прикривають черевце.

Дорослі жуки часто зустрічаються на **квітках**, де живляться пилком і нектаром. Личинки розвиваються переважно у відмерлій деревині, рослинних рештках або інших рослинних субстратах.

Більшість представників не має істотного сільськогосподарського значення, але є складовою різноманіття комах-запилювачів і сапрофагів.

Родина Meloidae Наривники

Meloidae – жуки середніх і великих розмірів, часто з яскравим або контрастним забарвленням. Голова добре розвинена, вусики одинадцятичленикові. Надкрила відносно м'які, часто вузькі та можуть не повністю прикривати черевце.

Для родини характерний *гіперметаморфоз* – складний тип розвитку, під час якого личинки послідовно змінюють свою будову та спосіб життя. Перша личинкова стадія – *триангулін* – рухлива, камподеєподібна, з добре розвиненими ногами та щелепами.

Личинки багатьох видів паразитують у гніздах перетинчастокрилих, де живляться яйцями або запасами корму, заготовленими господарями. Інші види пов'язані з яйцевими кладками саранових.

Дорослі жуки переважно рослиноїдні, живляться листками, квітками та іншими частинами рослин. У гемолімфі та тканинах багатьох видів міститься *кантаридин* – токсична речовина, характерна для родини.

Окремі види можуть пошкоджувати сільськогосподарські культури, однак більшість наривників не належить до основних шкідників.

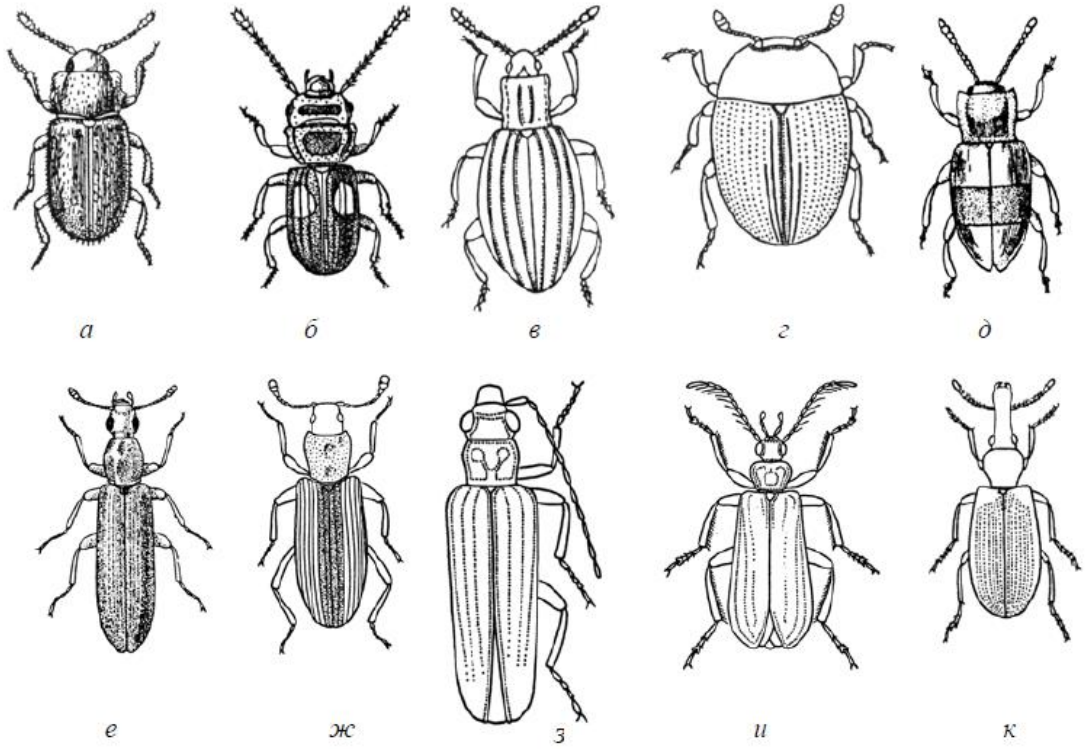


Рисунок 2.68. Cucujoidea та Tenebrionoidea:
Cucujoidea: а -*Cryptophagus* sp. (Cryptophagidae); б - *Laemophloeus monilis* (Laemophloeidae); в -*Lathridius* sp. (Latridiidae); г - *Olibrus affinis* (Phalacridae); д - *Lycoperdina succincta* (Endomychidae); Tenebrionoidea: е - *Bothrideres contractus* (Bothrideridae); ж - *Boros schneideri* (Boridae); з - *Oedemera virescens* (Oedemeridae); и - *Pyrochroa pectinicornis* (Pyrochroidae); к - *Rhinosimus* sp. (Pythidae). (за Рейхардтом, Рейтером, Крижановським, Медведєвим, Якобсоном)

Родина Oedemeridae М'якотілки-оленки

Oedemeridae – жуки малих і середніх розмірів із видовженим, часто сплощеним тілом та м'якими покривами. Вусики ниткоподібні, голова добре розвинена. Надкрила м'які, зазвичай видовжені.

Характерною ознакою багатьох видів є потовщені задні стегна, особливо у самців. Жуки часто зустрічаються на квітках і листках.

Личинки видовжені, розвиваються переважно у мертвій деревині, рослинних рештках та інших рослинних субстратах. Дорослі можуть живитися пилком, нектаром і частинами рослин.

Для сільського господарства родина загалом має невелике значення, хоча окремі види можуть пошкоджувати рослини.

Родина Chrysomelidae Листоїди

Chrysomelidae – одна з найбільших родин рослиноїдних жуків. Більшість представників невеликі або середніх розмірів, зазвичай 3–30 мм. Тіло може бути овальним, округлим, видовженим, плоским або сильно опуклим.

Голова часто частково втягнута в передньогруди. Вусики переважно одинадцятичленикові, ниткоподібні. Передньоспинка зазвичай ширша за довжину. Надкрила добре розвинені та переважно повністю прикривають черевце.

У деяких груп задні стегна сильно потовщені, а задні ноги пристосовані до стрибання. Личинки дуже різноманітні за формою, часто мають короткі грудні ноги та різноманітні вирости або щетинки.

Жуки та личинки переважно фітофаги. Вони живляться листками, квітками, пагонами, коренями або іншими частинами рослин. Багато видів є спеціалізованими шкідниками культурних рослин.

Родина Cerambycidae Вусачі

Cerambycidae – жуки малих, середніх і великих розмірів із видовженим, часто циліндричним або дещо сплощеним тілом. Найхарактернішою ознакою є довгі вусики, які у багатьох видів перевищують довжину тіла. Вусики переважно ниткоподібні, рідше пилчасті або зазубрені.

Голова спрямована вперед або вниз. Передньоспинка різноманітної форми, у багатьох видів має горбки, шипи або бічні виступи. Ноги добре розвинені. Лапки зовні здаються чотиричлениковими через сильно розширений і частково прихований третій членик; фактично вони мають п'ять члеників.

Личинки видовжені, білуваті або жовтуваті, з великою головою та сильно розвиненими щелепами. Ноги можуть бути добре розвиненими або відсутніми. На черевних сегментах часто є мозолеподібні ділянки, які допомагають личинці пересуватися в ходах.

Личинки переважно розвиваються у деревині, під корою, у гілках, стовбурах або коренях рослин. Більшість видів пов'язана з деревними рослинами.

Родина Attelabidae Трубковерти

Attelabidae – невеликі та середніх розмірів жуки, переважно з видовженим або компактним тілом. У багатьох видів голова витягнута вперед і утворює коротку головотрубку. Вусики булавоподібні, зазвичай неколінчасті. Забарвлення часто металево-блискуче.

Личинки білуваті або жовтуваті, безногі, з добре розвиненою головою. Розвиваються в листках, черешках, пагонах, плодах або насінні рослин.

Характерною особливістю багатьох трубковертів є здатність самки скручувати листок у трубку, всередину якої вона відкладає яйце. Такий листок служить личинці захистом і джерелом їжі.

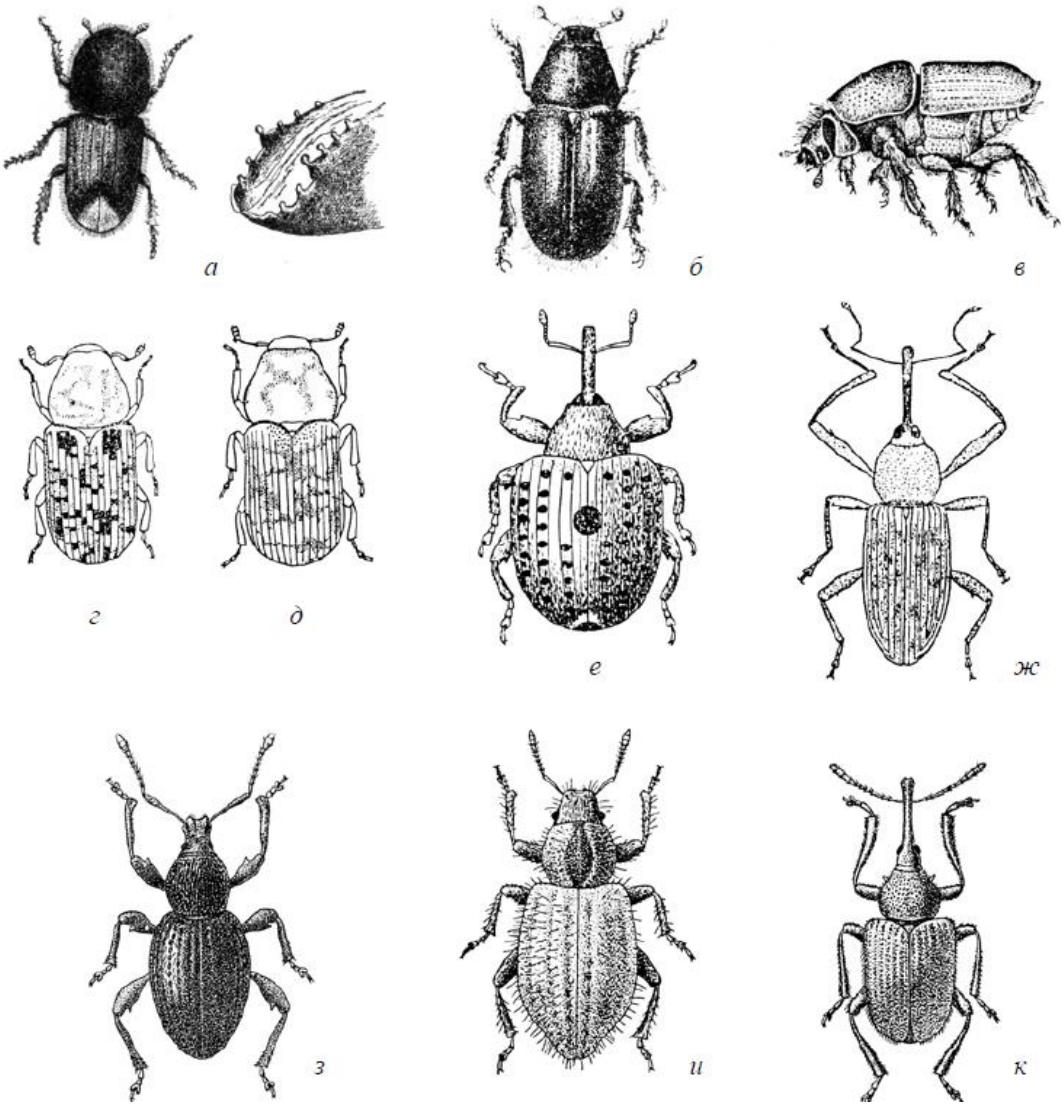


Рисунок 2.69. Curculionidae та Attelabidae:
Curculionidae:а - *Ips sexdentatus* (зовнішній вигляд та вершина надкрил); б - *Dendroctonus micans*; в - *Scolytus ratzeburgi*; г - *Pteleobius vittatus*; д- *Hylesinus fraxini*; е - *Cionus oliveri*; ж - *Dorytomus longimanus*; з - *Otiorhynchus ovatus*; и - *Thylacites pilosus*; Attelabidae: к - *Rhynchites auratus* (за Горностаєвим, Спесивцевим, Старком, Нунбергом, Арнольді, Заславським, Тер-Мінасян, Гофманом та Ендреді).

Родина Curculionidae Довгоносики

Curculionidae – одна з найбільших і найрізноманітніших родин твердокрилих. Більшість видів невеликі або середніх розмірів. Характерною ознакою є *головотрубка (хоботок)* – видовжена передня частина голови, на кінці якої розташований гризучий ротовий апарат.

Вусики зазвичай колінчасті, з булавою, і прикріплюються до головотрубки. Форма тіла дуже різноманітна — від видовженої до короткої та майже кулястої. Надкрила переважно повністю прикривають черевце.

Личинки більшості довгоносиків *безногі, С-подібні, білуваті*, з добре розвиненою бурою або жовтуватою головою. Вони розвиваються в різних частинах рослин: коренях, стеблах, пагонах, бруньках, квітках, плодах, насінні, листках і деревині.

Довгоносики – переважно фітофаги, причому багато видів вузькоспеціалізовані щодо рослин-живителів. Жуки та личинки можуть пошкоджувати практично всі органи рослин.

До групи довгоносиків також традиційно відносили короїдів (Scolytinae), однак у сучасній систематиці їх розглядають як підродину Scolytinae в межах Curculionidae, а не як окрему родину.

Підродина Scolytinae Короїди

Короїди – дрібн і жуки, переважно 0,8–9 мм завдовжки, з компактним, часто циліндричним тілом. Вони тісно пов'язані з деревними рослинами. Багато видів заселяють кору, луб і деревину дерев та кущів.

Самиці або самці прокладають у субстраті маточні ходи, від яких відходять личинкові ходи. Личинки безногі, білуваті, з бурою головою. Вони живляться тканинами рослини або грибами, які розвиваються в системі ходів. У багатьох видів життєвий цикл тісно пов'язаний із певними деревними породами.

2.6.2. Ряд Strepsiptera Віялокрилі

Віялокрилі - дрібні паразитичні комахи з надзвичайно вираженим статевим диморфізмом. Самець вільноживучий, крилатий; його передні крила сильно редуковані й перетворені на невеликі булавоподібні придатки, а задні — великі, перетинчасті, з віялоподібним характером жилкування. Задньогруди добре розвинені та забезпечують рух задніх крил. У дорослих особин ротовий апарат сильно редукований, тому самці не живляться і живуть недовго.

Самка більшості видів паразитує всередині тіла комахи-хазяїна. Вона має червоподібне або мішкоподібне тіло, позбавлене крил і добре розвинених органів руху. У більшості груп черевна частина тіла самки залишається всередині хазяїна, тоді як передня частина виступає назовні через міжсегментарну ділянку покривів. Самиця протягом дорослої фази залишається пов'язаною з хазяїном.

Розвиток відбувається з повним перетворенням і характеризується своєрідною гіперметаморфозою. Личинка першого віку – рухлива планідієподібна личинка, яка активно шукає хазяїна. Після проникнення в його тіло вона переходить до малорухомої паразитичної стадії, морфологічно різко відмінної від личинки першого віку.

Віялокрилі паразитують переважно на перетинчастокрилих, клопах, цикадових, пінявках, а також деяких інших групах комах. Характер хазяйно-паразитних зв'язків є важливою ознакою для систематики та біології цієї групи.

Однією з найхарактерніших особливостей віялокрилих є стилопізація - комплекс морфологічних і фізіологічних змін комахи-хазяїна під впливом паразита.

Питання для обговорення та самоперевірки

1. Що таке група Holometabola комахи з повним перетворенням?
2. Які основні морфологічні та біологічні ознаки характерні для Holometabola?
3. Які основні стадії розвитку проходять комахи з повним перетворенням?
4. Чим личинка Holometabola відрізняється від імаго?
5. Що таке лялечка і яке її значення у розвитку комах із повним перетворенням?
6. Які типи лялечок характерні для Holometabola?
7. Які особливості будови личинок характерні для різних груп Holometabola?
8. Які типи личинок виділяють за будовою голови, грудних і черевних кінцівок?
9. Чим гусеницеподібні личинки відрізняються від червоподібних?
10. Які особливості будови ротового апарату характерні для личинок Holometabola?
11. Як змінюється будова ротового апарату під час переходу від личинки до імаго?
12. Які особливості будови голови характерні для дорослих Holometabola?
13. Які типи вусиків трапляються у представників Holometabola?
14. Які типи ротових апаратів характерні для дорослих комах із повним перетворенням?
15. Які особливості будови грудей характерні для Holometabola?
16. Які типи крил та їхні видозміни трапляються у представників Holometabola?
17. Яке значення має жилкування крил для визначення представників Holometabola?
18. Які особливості будови ніг використовують для діагностики різних груп Holometabola?
19. Які особливості будови черевця характерні для комах із повним перетворенням?
20. Які основні ряди традиційно відносять до Holometabola?
21. Які особливості будови характерні для Coleoptera Твердокрилих?
22. Які особливості будови характерні для Neuroptera Сітчастокрилих?
23. Які морфологічні ознаки характерні для Lepidoptera Лускокрилих?
24. Які особливості будови крил характерні для Hymenoptera Перетинчастокрилих?
25. Які морфологічні ознаки характерні для Diptera Двокрилих?
26. Які особливості розвитку характерні для представників Trichoptera Волохокрильців?
27. Чим представники різних рядів Holometabola відрізняються за будовою личинок і лялечок?
28. Яке значення має повне перетворення для розмежування екологічних ніш личинок та імаго?

Тема 2.7. Група Holometabola. Надряд Neuropteroidea Нейроптероїдні

Neuropteroidea – надряд комах із повним перетворенням, представники якого характеризуються переважно гризучим ротовим апаратом, добре розвиненими двома парами перетинчастих крил із густою сіткою жилок та повним метаморфозом.

Голова рухома, з добре розвиненими фасетковими очима; вусики багаточленикові, різноманітної форми. Грудні сегменти відносно відокремлені, передньогруди у більшості представників добре розвинені та рухомі. Передні й задні крила зазвичай подібні за будовою, не складаються вздовж тіла; жилкування густе, сітчасте. Ноги переважно ходильні.

Личинки більшості представників – активні хижаки, що живляться дрібними членистоногими. У сітчастокрилих ротовий апарат личинок спеціалізований для проколювання та висмоктування здобичі. Личинки проходять кілька віків, після чого заляльковуються. Дорослі комахи можуть бути хижаками або живитися нектаром, пилком та іншими рослинними кормами.

До надряду традиційно відносять три ряди:

- Neuroptera Сітчастокрилі
- Raphidioptera Верблюдки
- Megaloptera Великокрилі

Neuropteroidea Нейроптероїдні

- ***Ряд Neuroptera Сітчастокрилі***
  - Coniopterygidae - Білокрилі золотоочки
  - Sisyridae - Губковики
  - Osmylidae - Осміліди
  - Dilaridae - Диляриди
  - Hemerobiidae - Гемеробіїди
  - Chrysopidae - Золотоочки
  - Mantispidae - Богомолокрилі
  - Myrmeleontidae - Мурашколеви
  - Ascalaphidae - Аскалафіди
- ***Ряд Raphidioptera Верблюдки***
  - Raphidiidae - Верблюдкові
  - Inocelliidae - Іноцелієві
- ***Ряд Megaloptera Великокрилі***
  - Sialidae - Сіаліди
  - Corydalidae - Коридаліди

2.7.1. Ряд Neuroptera Сітчастокрилі

Neuroptera - ряд комах із повним перетворенням, представники якого мають гризучий ротовий апарат та дві пари добре розвинених перетинчастих крил із характерним густим сітчастим жилкуванням. Розміри тіла переважно малі або середні, у деяких видів – великі.

Голова добре розвинена, рухома, з великими фасетковими очима. Вусики багаточленикові, різноманітної форми – ниткоподібні, щетинкоподібні, булавоподібні або іншої будови. Передньогруди добре розвинені й рухомі. Крила прозорі або забарвлені, передні та задні зазвичай подібні за будовою; жилкування густе, з численними поздовжніми та поперечними жилками. Ноги переважно тонкі, ходильні.

Личинки більшості сітчастокрилих – активні хижаки. Їхні щелепи видовжені, серпоподібні, утворюють спеціалізований ротовий апарат для проколювання тіла здобичі та висмоктування її вмісту. Личинки живляться переважно попелицями, кокцидами, білокрилками, дрібними гусеницями, личинками інших комах та іншими дрібними членистоногими.

Личинки проходять кілька віків, після чого заляльковуються. У багатьох видів лялечка формується в шовковистому коконі, який личинка утворює за допомогою секрету Мальпігієвих судин. Дорослі комахи ведуть переважно наземний спосіб життя, тримаються на рослинності; частина видів є хижаками, інші живляться нектаром і пилком.

Серед сітчастокрилих є багато корисних ентомофагів, тому вони мають важливе значення в біологічному та інтегрованому захисті рослин. Особливо цінними є золотоочки (Chrysopidae), личинки яких активно знищують попелиць, білокрилок, трипсів, яйця та личинок дрібних комах.

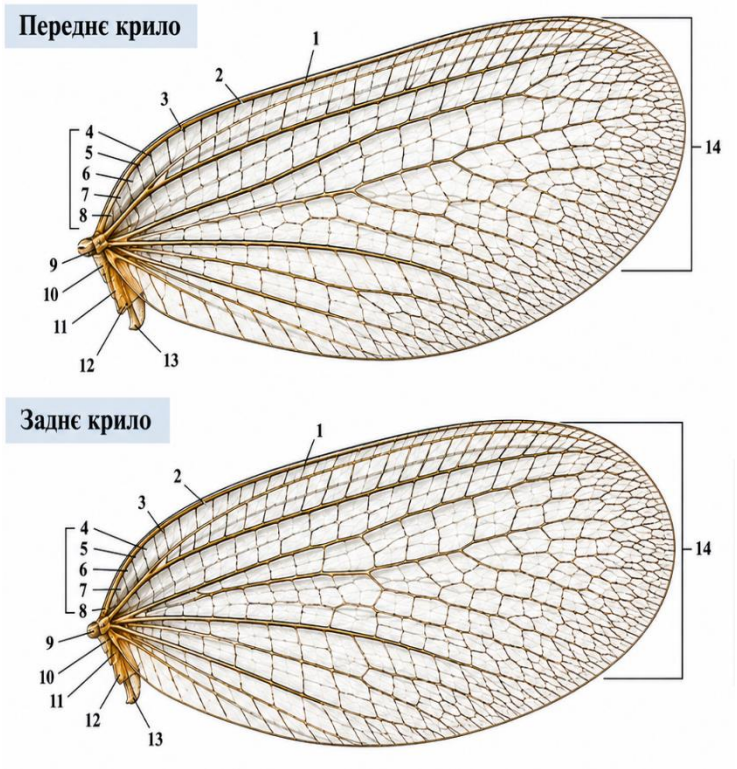


Рисунок 2.70. Характерні особливості крил сітчатокрилих**:**

1 - костальна жилка (C);

2 - субкостальна жилка (Sc);

3 - радіальний сектор (R);

4 - радіальна жилка R_1;

5 - радіальна жилка R_2;

6 - радіальна жилка R_3;

7 - радіальна жилка R_4;

8 - радіальна жилка R_5;

9 - медіальна жилка (M);

10 - кубітальна жилка (Cu);

11 - анальна жилка (A);

12 - югальна ділянка (J);

13 - основа крила;

14 - апікальна частина крила.

Родина Coniopterygidae Білокрилі золотоочки

Coniopterygidae – найдрібніші представники ряду Neuroptera. Довжина тіла більшості видів становить приблизно 1,5–5 мм. Тіло тендітне, зазвичай жовтувате, буре або сірувате.

Голова добре розвинена, ротовий апарат гризучий. Вусики багаточленикові, ниткоподібні. Очі відносно великі. Тіло та крила часто вкриті білуватим восковим нальотом, що надає комахам характерного борошнистого вигляду.

Крила дві пари, прозорі, з відносно редукованим жилкуванням порівняно з іншими сітчастокрилими. У стані спокою вони складаються над черевцем.

Личинки – хижаки, живляться переважно дрібними малорухомими комахами та їхніми яйцями, зокрема попелицями, кокцидами, білокрилками й іншими дрібними членистоногими. Личинки мають видовжені щелепи, пристосовані для проколювання та висмоктування вмісту здобичі.

Дорослі особини мешкають переважно на деревах, чагарниках та інших рослинах. Через дрібні розміри їх часто залишають поза увагою, хоча вони можуть відігравати помітну роль у регуляції чисельності дрібних фітофагів.

Родина Chrysopidae Золотоочки Chrysopidae – одна з найвідоміших родин сітчастокрилих, представники якої широко поширені в різних наземних екосистемах. Довжина тіла переважно 10–20 мм, хоча розміри можуть відрізнятися залежно від виду.

Тіло відносно тендітне, часто зелене або жовтувато-зелене. Голова рухома, ротовий апарат гризучий. Вусики довгі, багаточленикові, ниткоподібні. Очі великі, блискучі, золотистого або мідного відтінку, що зумовило назву родини.

Крила великі, прозорі, з густою мережею жилок; передня і задня пари подібні за формою. У спокої крила складаються над черевцем, утворюючи характерний «дах».

Личинки – активні хижаки. Тіло личинки видовжене, з добре розвиненими ногами та великими серпоподібними щелепами. Вони активно знищують попелиць, білокрилок, кокцид, трипсів, яйця та дрібних личинок інших комах. Личинки деяких видів можуть переносити на спині залишки здобичі або інші частинки субстрату, маскуючись від ворогів.

Характерною особливістю деяких золотоочок є відкладання яєць на тонких стебельцях, що перешкоджає поїданню яєць хижаками та личинками, які вилуплюються раніше.

Родина Myrmeleontidae Мурашколеви

Myrmeleontidae – родина великих або середніх за розміром сітчастокрилих, найбільш відомих завдяки хижим личинкам – мурашколевам. Довжина тіла дорослих комах переважно 20–50 мм, а розмах крил у великих видів може перевищувати 70–80 мм.

Тіло видовжене, часто буре або сірувате, добре пристосоване до життя серед рослинності. Голова рухома, ротовий апарат гризучий. Вусики характерні – булавоподібні, із потовщенням на кінці.

Крила великі, перетинчасті, прозорі або з плямами, з добре розвиненим сітчастим жилкуванням. У спокої вони складаються над черевцем. Ноги ходильні, відносно тонкі.

Найхарактерніша особливість родини – личинки. Вони мають коротке широке тіло, велику голову та надзвичайно добре розвинені серпоподібні щелепи. Личинки більшості видів – активні хижаки.

У багатьох видів личинка риє в сухому піщаному ґрунті лійкоподібну ловильну ямку. Комахи та інші дрібні членистоногі, потрапляючи на її схили, зісковзують донизу, після чого личинка захоплює здобич щелепами. Найвідомішим представником є Myrmeleon formicarius.

Не всі мурашколеви будують ловильні ямки. Личинки деяких видів живуть у ґрунті, під камінням, серед рослинних решток або в інших укриттях і активно переслідують здобич.

Дорослі мурашколеви переважно малорухливі, тримаються серед рослинності та активні у вечірній час і вночі. Живлення імаго в різних видів відрізняється: вони можуть споживати нектар, пилок або дрібних комах.

2.7.2. Ряд Raphidioptera Верблюдки

Raphidioptera – невеликий ряд хижих комах із повним перетворенням. Для них характерні видовжене тіло, сильно видовжена передньогруди та дві пари перетинчастих крил із добре розвиненим жилкуванням.

Голова велика, рухома, з гризучим ротовим апаратом і добре розвиненими фасетковими очима. Вусики довгі, ниткоподібні, багаточленикові. Передньогруди сильно видовжені, рухомі, що надає тілу характерного «шийного» вигляду і зумовило назву групи. Середньо- та задньогруди добре розвинені. Крила прозорі, перетинчасті, з густою мережею жилок. Ноги ходильні.

Личинки – хижаки, живуть переважно під корою дерев, у тріщинах кори, деревині та інших укриттях. Живляться дрібними комахами та їхніми личинками. Розвиток личинок може тривати досить довго; після завершення розвитку вони заляльковуються.

Дорослі верблюдки також є хижаками. Вони мешкають переважно на деревах і чагарниках, де полюють на дрібних членистоногих.

3.7.3. Ряд Megaloptera Великокрилі

Megaloptera – давня група комах із повним перетворенням, представники якої характеризуються великими перетинчастими крилами, гризучим ротовим апаратом та водним способом життя личинок.

Голова добре розвинена, з великими фасетковими очима. Ротовий апарат гризучий. Вусики багаточленикові. Грудний відділ добре розвинений. Крила великі, перетинчасті, з густим сітчастим жилкуванням; у стані спокою складаються над черевцем. Ноги ходильні.

Личинки водні, хижі. Вони живуть у прісних водоймах - струмках, річках, озерах та інших водних екосистемах. Тіло личинки видовжене, з добре

розвиненою головою та гризучими щелепами. Личинки живляться дрібними водними організмами та личинками інших комах.

Лялечка формується поза водою, зазвичай у ґрунті або під укриттями поблизу водойм. Дорослі комахи живуть недовго.

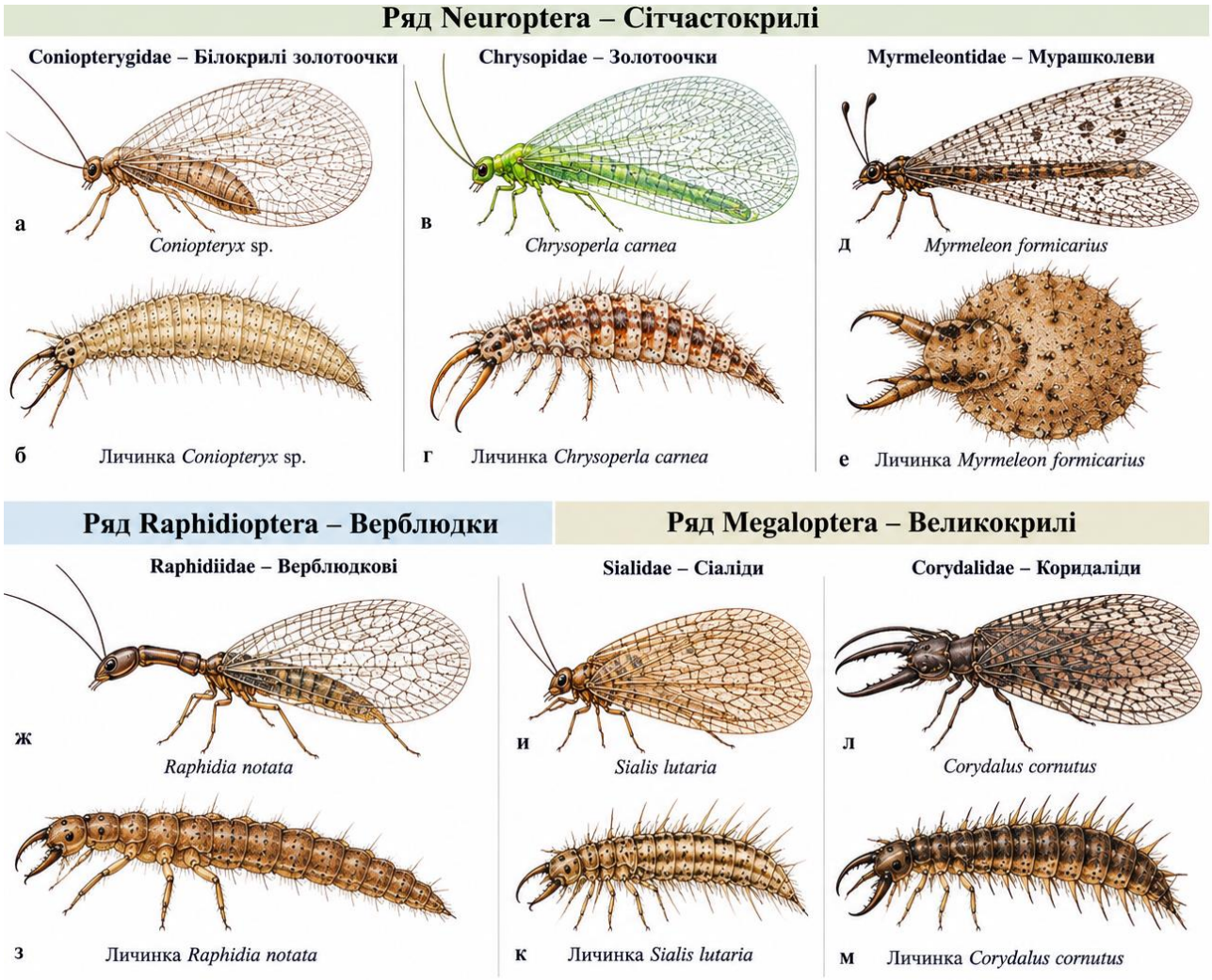


Рисунок 2.71 Представники надряду Neuropteroidea:
а - *Coniopteryx* sp. (Coniopterygidae); б - личинка *Coniopteryx* sp.; в - *Chrysoperla carnea* (Chrysopidae); г - личинка *Chrysoperla carnea*; д - *Myrmeleon formicarius* (Myrmeleontidae); е - личинка *Myrmeleon formicarius*; ж - *Raphidia* notata (Raphidiidae); з - личинка *Raphidia* notata; и - *Sialis lutaria* (Sialidae); к - личинка *Sialis lutaria*; л - *Corydalus cornutus* (Corydalidae); м - личинка *Corydalus cornutus*. (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT)

Тема 2.8. Група Holometabola. Надряд Mecopteroidea Мекоптероїдні

Mecopteroidea – надряд комах із повним перетворенням, представники якого характеризуються переважно добре розвиненими гризучими або вторинно спеціалізованими ротовими апаратами, двома парами перетинчастих крил та складним життєвим циклом. До цієї групи в традиційній ентомологічній системі відносять комах із різними способами живлення та способами життя.

Голова добре розвинена, рухома. Вусики багаточленикові, різноманітної будови. Ротовий апарат у різних представників істотно відрізняється: від типового гризучого до сисного, як у метеликів, або колючо-сисного, як у бліх. Грудний відділ добре розвинений. Крила переважно перетинчасті, дві пари, з добре розвиненим жилкуванням; у деяких груп одна або обидві пари крил редуковані.

Личинки також дуже різноманітні за будовою та способом життя. Серед них є гусеницеподібні, червоподібні та інші спеціалізовані форми. Вони можуть жити у воді, ґрунті, рослинних рештках, деревині або бути пов'язаними з іншими організмами. Лялечки у різних груп можуть бути вільними або захищеними коконом.

Надряд об'єднує шість сучасних рядів:

- Mecoptera - Скорпіонові мухи
- Siphonaptera (Aphaniptera) – Блохи
- Hymenoptera Перетинчастокрилі
- Lepidoptera Лускокрилі
- Diptera Двокрилі
- Trichoptera Волосокрильці

Надряд Mecopteroidea Мекоптероїдні

- ***Ряд Mecoptera Скорпіонові мухи***
  - Panorpidae - Скорпіонові мухи
- ***Ряд Trichoptera Волосокрильці***
  - Rhyacophilidae - Рякофіліди
  - Hydropsychidae - Гідропсихіди
  - Limnephilidae - Лімнефіліди
  - Leptoceridae - Довговусі волосокрильці
  - Hydroptilidae - Гідроптиліди
- ***Ряд Lepidoptera Лускокрилі***
  - Noctuidae - Совки
  - Geometridae - П'ядуни
  - Tortricidae - Листовійки
  - Erebidae - Еребіди
  - Crambidae - Вогнівки
  - Pyralidae – Вогнівки справжні
  - Pieridae - Білани
  - Nymphalidae – Німфаліди або Сонцевики
  - Lycaenidae - Синявці
  - Sphingidae – Бражники
- ***Ряд Hymenoptera Перетинчастокрилі***
  - Ichneumonidae - Їздці-іхневмоніди
  - Braconidae - Браконіди
  - Tenthredinidae - Пильщики
  - Vespidae - Справжні оси
  - Apidae - Бджолині
  - Megachilidae - Мегахіліди
  - Formicidae - Мурашки
- ***Ряд Siphonaptera Блохи***
  - Pulicidae - Блохи справжні
  - Ceratophyllidae - Блохи пташині
  - Hystrichopsyllidae - Щурячі блохи
- ***Ряд Diptera Двокрилі***
  - Tipulidae - Комарі-довгоніжки
  - Culicidae - Комарі
  - Chironomidae - Хірономіди
  - Syrphidae - Дзюрчалки
  - Muscidae - Мухи справжні
  - Calliphoridae - Каліфориди
  - Sarcophagidae - Саркофагіди
  - Tachinidae - Тахіни
  - Tephritidae - Плодові мухи
  - Agromyzidae - Мінуючі мухи
- ***Ряд Trichoptera Волосокрильці***

2.8.1. Ряд Mecoptera Скорпіонові мухи

Скорпіонові мухи (Mecoptera) – невеликий ряд комах із повним перетворенням, представники якого характеризуються видовженим тілом, відносно довгою головою та двома парами добре розвинених перетинчастих крил. На крилах добре помітне густе жилкування, яке надає їм сітчастого вигляду. Голова витягнута в рострумоподібний відділ, ротовий апарат гризучого типу.

Тіло складається з голови, грудей і черевця. Вусики ниткоподібні, багаточленикові. Грудний відділ добре розвинений, ноги довгі, ходильного типу. Крила зазвичай прозорі, вузькі або широкі, з численними жилками; у деяких видів вони редуковані або відсутні.

Черевце видовжене, складається з кількох сегментів. У самців деяких родів, зокрема Panorpa, його кінцева частина піднята догори й нагадує жало скорпіона, що й зумовило назву ряду. Жала скорпіонові мухи не мають – характерна форма черевця пов'язана лише з будовою чоловічих статевих органів.

Розвиток відбувається з повним перетворенням: яйце → личинка → лялечка → імаго. Личинки червоподібні, з добре розвиненими грудними ногами, живуть переважно у ґрунті, лісовій підстилці або серед рослинних решток. Лялечка вільна, формується у ґрунті.

Імаго переважно мешкають у вологих затінених місцях, серед трав'янистої та деревної рослинності, у лісах, на узліссях і в лісовій підстилці. Живляться переважно дрібними безхребетними, рештками тварин, органічними рештками, а деякі види споживають також нектар та інші рослинні виділення. Представники роду Panorpa можуть бути хижаками й живитися ослабленими комахами.

У світовій фауні відомо кілька сотень видів скорпіонових мух. Найбільш відомі родини Panorpidae – Скорпіонові мухи та Bittacidae – Біттаки. Для фауни України особливо характерні представники родини Panorpidae, зокрема роду Panorpa.

Характерні ознаки ряду: видовжена голова; гризучий ротовий апарат; довгі ниткоподібні вусики; дві пари перетинчастих крил із густим жилкуванням; довгі ходильні ноги; повне перетворення; у самців Panorpa – характерно піднятий кінчик черевця. Представники: *Panorpa communis* Linnaeus, 1758 (рис.2.72).



Рисунок 2.72. *Panorpa communis* Linnaeus, 1758 (Mecoptera: Panorpidae). Фото: André Karwath (Aka), Wikimedia Commons, CC BY-SA 2.5

2.8.2. Ряд Trichoptera Волосокрильці

Волосокрильці (Trichoptera) – ряд комах із повним перетворенням, близький до лускокрилих (Lepidoptera). Більшість видів пов'язана з прісними водоймами, а личинки переважно розвиваються у струмках, річках, озерах та інших водних біотопах. Дорослі комахи живуть переважно поблизу водойм.

Тіло імаго невелике або середнього розміру, вкрите дрібними волосками. Ротовий апарат гризучого типу, але в більшості дорослих комах функціонально редукований; деякі види живляться нектаром або іншими рідкими речовинами, а окремі імаго не живляться.

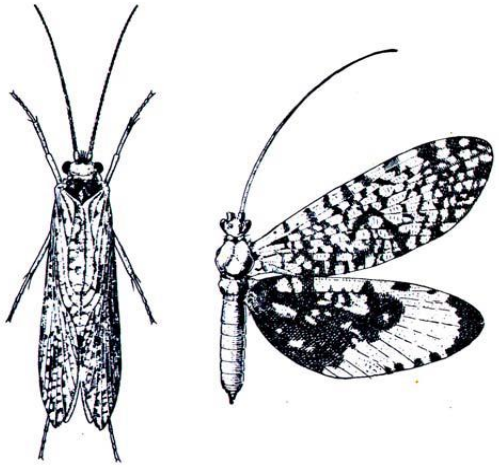
Голова добре розвинена, вусики довгі, ниткоподібні, часто досягають або перевищують довжину тіла. Очі великі, у деяких видів є прості очки. Грудний відділ добре розвинений. Ноги ходильного типу, часто довгі й тонкі.

Крила дві пари, перетинчасті, вкриті численними волосками, що є однією з характерних ознак ряду. Передні крила зазвичай більші за задні. У стані спокою крила складаються дахоподібно над черевцем. На відміну від лускокрилих, їх поверхня не вкрита лусочками, а переважно волосками.

Черевце видовжене, м'яке, складається з кількох сегментів. У самців і самиць кінцеві сегменти черевця мають добре розвинені статеві структури, будова яких широко використовується для визначення видів.

Розвиток відбувається з повним перетворенням: яйце → личинка → лялечка → імаго. Личинки – основна активна стадія розвитку. Вони мають добре розвинені грудні ноги, а на кінці черевця – пару анальних несправжніх ніжок із кігтиками. Багато личинок будують чохлики (будиночки) з піску, дрібних камінців, шматочків рослин або іншого матеріалу. Інші види ведуть вільний спосіб життя або будують ловильні сітки.

Личинки волосокрильців відіграють важливу роль у водних екосистемах. Вони споживають водорості, рослинні рештки, детрит, а хижі види живляться дрібними безхребетними. Самі личинки є важливим кормом для риб та інших водних тварин. Завдяки чутливості багатьох видів до забруднення води волосокрильці використовуються як біоіндикатори стану прісноводних екосистем.



а *б*

Рисунок 2.73. Trichoptera (за Россом): а – *Phyacophila fenestra*, б – *Eubasilissa pardalis.*

2.8.3. Ряд Siphonaptera Блохи

Блохи (Siphonaptera) - невеликий ряд безкрилих ектопаразитичних комах із повним перетворенням, представники якого паразитують переважно на ссавцях, рідше – на птахах. Дорослі блохи живляться кров'ю хазяїна, тоді як личинки розвиваються переважно у підстилці, ґрунті, гніздах, норах та інших місцях перебування тварин.

Тіло бліх невелике, зазвичай бічно сплющене, що дає змогу легко пересуватися між волосками або пір'ям хазяїна. Покриви щільні, хітинізовані, часто вкриті щетинками та шипиками, спрямованими назад. Така будова захищає комаху від механічного видалення під час руху хазяїна або його розчісування.

Голова невелика, спрямована вперед або дещо вниз. Ротовий апарат колюче-сисного типу, пристосований до проколювання шкіри та живлення кров'ю. Вусики короткі, складаються з кількох члеників і частково занурені в спеціальні заглиблення на голові. Очі у багатьох видів редуковані або відсутні.

Грудний відділ компактний, складається з трьох сегментів. Крила повністю відсутні. Ноги добре розвинені, особливо задня пара. Стегна задніх ніг масивні, а гомілки та лапки пристосовані до стрибків. Завдяки потужній мускулатурі блохи можуть здійснювати стрибки на значну відстань відносно довжини власного тіла.

Черевце складається з кількох сегментів і здатне значно розширюватися після споживання крові. У деяких видів на поверхні тіла та кінцевих сегментах є спеціалізовані сенсорні структури, які сприймають механічні коливання та зміни навколишнього середовища.

Розвиток відбувається з повним перетворенням: яйце → личинка → лялечка → імаго. Яйця зазвичай відкладаються не безпосередньо на тілі хазяїна, а потрапляють у його місце перебування. Личинки безногі, червоподібні, живляться органічними рештками та продуктами життєдіяльності дорослих бліх. Після завершення розвитку личинка утворює кокон, у якому відбувається заляльковування.

Дорослі блохи є паразитами різних тварин. Багато видів мають певну специфічність щодо хазяїна, проте деякі можуть переходити на інших тварин і навіть нападати на людину. Найвідомішими є людська блоха (*Pulex irritans* Linnaeus, 1758), котяча блоха (*Ctenocephalides felis* (Bouché, 1835)) та собача блоха (*Ctenocephalides canis* (Curtis, 1826)).

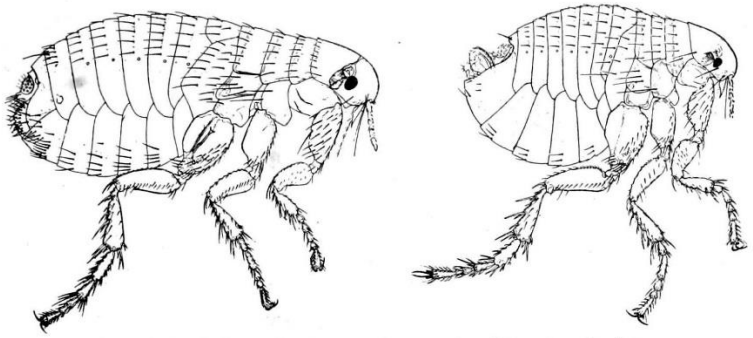


Рисунок 2.74. Людська блоха *Pulex irritans* Linnaeus, 1758: самиця (ліворуч) і самець (праворуч).

2.8.4. Ряд Lepidoptera Лускокрилі

Лускокрилі (Lepidoptera) – велика за різноманітністю розмірів, забарвлення та будови група комах із повним перетворенням. Розмах крил у різних представників може становити від кількох міліметрів до 300 мм. Характерною ознакою більшості видів є дві пари крил, *укритих лусочками*. Поєднання лусочок різної форми, кольору та розташування формує надзвичайно різноманітні рисунки на крилах. Лусочками також частково вкрите тіло.

Голова добре відокремлена від грудей, має великі складні очі та вусики різноманітної форми. У більшості дорослих лускокрилих ротовий апарат сисного типу. Основною його частиною є *хоботок*, утворений видозміненими нижніми щелепами. У стані спокою хоботок зазвичай спірально закручений, а під час живлення випрямляється. За його допомогою метелики споживають нектар квіток, воду, соки рослин та інші рідкі речовини. У деяких груп ротовий апарат дорослих комах редукований, і вони не живляться.

У личинок – гусені – ротовий апарат гризучого типу. Верхні та нижні щелепи добре розвинені й пристосовані до подрібнення їжі. Більшість личинок живиться рослинною їжею, проте серед лускокрилих є види, личинки яких живляться вовною, воском, органічними рештками або мають хижий спосіб життя.

Крила у польоті працюють узгоджено завдяки механізмам їх зчеплення. Виділяють югальний, юго-френальний, френальний та амплексиформний типи зчеплення крил. У більшості лускокрилих функціонує френальний механізм, за якого зачіпка заднього крила – *френулум* – взаємодіє з утримувальною структурою переднього крила.

Личинки мають три пари грудних ніг і, як правило, кілька пар черевних несправжніх ніг. Лялечка нерухома або малорухлива, морфологічно різко відрізняється від гусені та імаго. У багатьох видів вона розвивається всередині кокона або іншого захисного укриття.

Ряд Lepidoptera Лускокрилі
- ***підряд Zeugloptera Зойглоптери***
  - Micropterigidae Зубаті молі
- ***підряд Aglossata Аглосати***
  - Agathiphagidae
- ***підряд Heterobathmiina Гетеробатміїни***
  - Heterobathmiidae
- ***підряд Glossata Глосати***
  - переважна більшість сучасних родин лускокрилих
    - Nepticulidae
    - Tineidae
    - Psychidae
    - Gracillariidae
    - Tortricidae
    - Pyralidae

Родини, представлені у фауні України:

1. Micropterigidae - Зубаті молі
2. Hepialidae - Тонкопряди
3. Nepticulidae - Молі-малюки
4. Tineidae - Справжні молі
5. Psychidae - Мішечниці
6. Gracillariidae - Молі-строкатки
7. Yponomeutidae - Горностаєві молі
8. Plutellidae - Серпокрилі молі
9. Gelechiidae - Виїмчастокрилі молі
10. Tortricidae - Листовійки
11. Pyralidae - Вогнівки справжні
12. Crambidae - Вогнівки
13. Cossidae - Деревоточці
14. Sesiidae - Скляниці
15. Zygaenidae - Строкатки
16. Pterophoridae - Пальцекрилки
17. Sphingidae - Бражники
18. Bombycidae - Шовкопряди справжні
19. Saturniidae -Павичеокі
20. Lasiocampidae - Коконопряди
21. Endromidae - Коконопряди березові
22. Notodontidae - Чубатки
23. Erebidae - Еребіди
24. Noctuidae - Совки
25. Geometridae - П'ядуни
26. Hesperiidae - Товстоголовки
27. Papilionidae - Парусники
28. Pieridae - Білани
29. Nymphalidae - Німфаліди
30. Lycaenidae – Синявці

У цьому розділі розглянемо 20 родин, представники яких поширені в Україні та мають особливе значення для вивчення біології, екології й захисту рослин.

Родина Nepticulidae Молі-малюки

Надзвичайно дрібні метелики, зазвичай 3–9 мм у розмаху крил. Голова спереду вкрита довгими волосками, що стирчать уперед. Хоботок розвинений, але короткий. Вічка відсутні. Передні крила ланцетоподібні, задні мають широку бахрому з довгих лусочок. Забарвлення часто блискуче, іноді з металічним відливом, рисунок може бути добре вираженим або відсутнім.

Гусениці дуже дрібні, до 4 мм завдовжки, сплощені. Голова прогнатична, з витягненим тім’ям. Черевні ноги розвинені слабко.

Яйця відкладаються на поверхню кормової рослини. Гусениці переважно мінують листки, рідше розвиваються в стеблах або коренях. Усередині міни вони

живляться тканинами рослини, формуючи характерні звивисті або плямисті ходи. Розвиток відбувається приховано, після завершення живлення гусениця залишає міну для заляльковування.

Представники: *Stigmella atricapitella* (Haworth, 1828), *S. basigutella* (Heinemann, 1862) – мінери листків дуба.

Tineidae Справжні молі

Малі та середні метелики, 7–20 мм у розмаху крил. Крила часто мають темний рисунок. Голова густо вкрита довгими волосками; вічка відсутні. Передні крила видовжено-овальні, іноді ланцетоподібні. Хоботок недорозвинений, голий; у багатьох видів імаго не живляться. На кінці черевця самця може бути чубок волосків, у самиці – яйцеклад.

Гусениці часто живуть у переносних чохликах, виготовлених із шовкових ниток і частинок субстрату. Тіло гусениці пристосоване до життя в захищених субстратах.

Гусениці використовують дуже різноманітні субстрати. Серед них є детритофаги, міцетофаги, ліхенофаги та кератофаги. Вони можуть розвиватися в рослинних рештках, грибах, лишайниках, вовні, пір'ї, шкірі та інших органічних матеріалах. Імаго переважно активні в сутінках і вночі.

Представник: *Tinea pellionella* (Linnaeus, 1758) – шубна міль.

Родина Psychidae Мішечниці

Метелики переважно малих і середніх розмірів, 9–50 мм у розмаху крил. Забарвлення здебільшого сіро-буре. Тіло та груди часто густо вкриті волосками. У самців крила добре розвинені, тоді як самки більшості видів безкрилі або мають сильно редуковані крила. Ротові органи рудиментарні.

Найхарактерніша ознака – гусениця живе всередині чохлика, який сама будує з шовку та частинок рослинного матеріалу, піску, гілочок тощо. Чохлик переноситься разом із гусеницею і слугує захистом.

Гусениці переважно живуть на відкритих, добре освітлених місцях і живляться рослинами. Самиця після завершення розвитку часто залишається в чохлику; там же відбувається відкладання яєць.

Представник: *Lepidopsyche unicolor* (Hufnagel, 1766) – мішечниця однобарвна, поширена в Україні.

Родина Gracillariidae Молі-строкатки

Дрібні метелики, 4,5–21 мм у розмаху крил. У стані спокою часто сидять із піднятою передньою частиною тіла. Вічка відсутні. Вусики довгі. Передні крила вузькі, ланцетоподібні, зазвичай із системою світлих смуг або плям.

Гусениці молодших віків мінують листки. На старших стадіях характер живлення може змінюватися: гусениці виходять із міни, скелетують листкову пластинку та часто скручують її в характерну конструкцію.

Розвиток пов'язаний переважно з листям рослин. Міни можуть мати різну форму – від вузьких ходів до широких плям. Заляльковування відбувається всередині або поза міною залежно від виду

Представники: види родів *Phyllonorycter, Phyllocnistis, Stigmella*.

Родина Yponomeutidae Горностаєві молі

Малі або середні метелики, 6–28 мм у розмаху крил. Голова округла, добре відокремлена від грудей. Вічка відсутні. Вусики помірної довжини, тонкі, слабко пилчасті. Тіло вузьке, крила в стані спокою складаються дахоподібно.

Гусениці шістнадцятиногі, часто тримаються групами. Вони обплітають листки та пагони шовковистою павутиною, утворюючи спільні гнізда.

Гусениці живляться листям і бруньками дерев та кущів. На ранніх стадіях деякі види можуть розвиватися всередині листків, після чого переходять до відкритого групового живлення. Заляльковування часто відбувається в білих коконах, розташованих групами.

Представник: *Yponomeuta malinellus* Zeller, 1838 – міль яблунева.

Родина Plutellidae Серпокрилі молі

Загальна характеристика

Метелики середніх розмірів, 15–27 мм у розмаху крил. Хоботок добре розвинений. У стані спокою крила складаються дахоподібно, а вусики спрямовані вперед.

Гусениці веретеноподібні, дуже рухливі. На ранніх стадіях можуть мінувати листки, пізніше переходять до відкритого живлення або живуть між листками, стягнутими павутиною.

Пов’язані з трав’янистими рослинами, кущами та деревами. Заляльковування відбувається в характерному сітчастому коконі.

Представники: *Ypsolopha sylvella* (Linnaeus, 1767), *Ypsolopha vitella* (Linnaeus, 1758).

Родина Gelechiidae Виїмчастокрилі молі

Загальна характеристика

Малі та середні метелики, 8–25 мм у розмаху крил. Голова гладенька, хоботок добре розвинений. Крила зазвичай вузькі; для багатьох видів характерне строкате або контрастне забарвлення.

Гусениці живляться різними частинами рослин: листям, бруньками, сережками, пагонами, квітками, насінням і плодами. Окремі види мінують листя.

Спосіб життя дуже різноманітний. Гусениці можуть розвиватися відкрито або всередині рослинних тканин. Зимувати можуть різні передімагінальні стадії.

Представник: *Stenolechia gemmella* (Linnaeus, 1758).

Родина Tortricidae Листовійки

Тіло досить кремезне; розмах крил 8–40 мм. Вусики переважно прості, порівняно короткі, зрідка гребінчасті або з пучками щетинок. Передні та задні крила мають трапецієподібну, іноді трикутну форму. Рисунок найкраще розвинений на передніх крилах. У стані спокою крила складаються дахоподібно.

Гусениці шістнадцятиногі, з характерними щитками на передньому та задньому кінцях тіла. На ранніх стадіях окремі види мінують листя.

Гусениці живуть у скручених або обплутаних павутиною листках, а також у бруньках, квітках, плодах, стеблах, коренях і під корою. Заляльковування відбувається в місці живлення, під корою, у підстилці або іншому захищеному місці (рис.2.75).

Представники: *Cydia pomonella* (Linnaeus, 1758) – плодожерка яблунева; *Grapholita funebrana* (Treitschke, 1835) – плодожерка сливова. Опис плодожерки сливової в джерелі прямо зазначає її поширення по всій Україні.

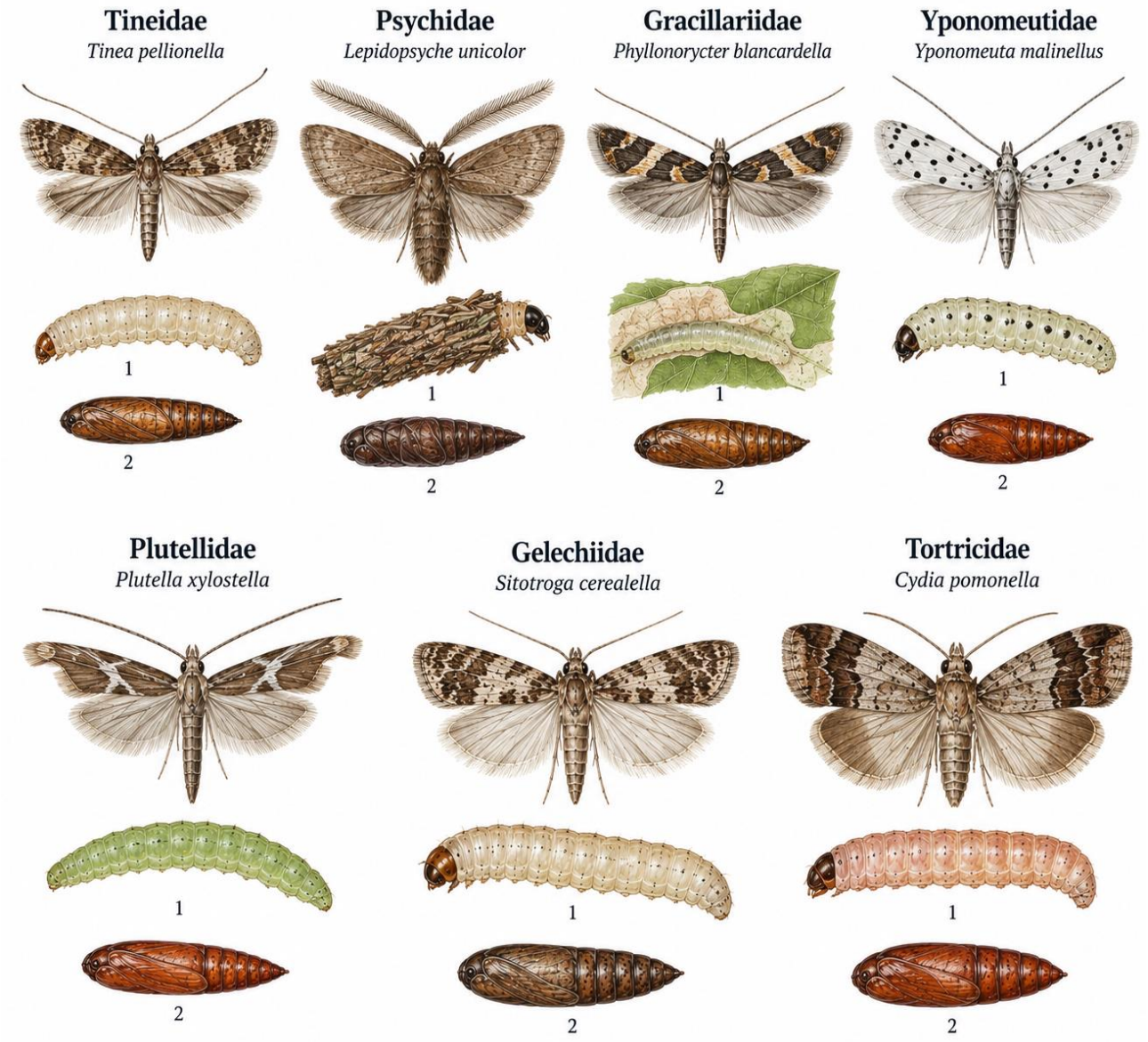


Рисунок 2.75 Представники родин Tineidae, Psychidae, Gracillariidae, Yponomeutidae, Plutellidae, Gelechiidae та Tortricidae. імаго, 1 - личинка, 2 - лялечка. (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT)

Родина Pyralidae Справжні вогнівки

Переважно метелики середніх розмірів, до 40 мм у розмаху крил. Крила часто яскраві або строкаті, із шовковистим блиском. Хоботок добре розвинений. Ноги зазвичай довгі, іноді дуже тонкі. У стані спокою крила можуть лежати на тілі плоским трикутником або обгортати його.

Гусениці мають розвинені черевні ноги; у джерелі для цієї групи зазначено вісім пар ніг. Вони можуть жити серед рослин, у різних органічних субстратах, а в окремих видів – у воді.

Біологія дуже різноманітна. Частина гусениць живиться рослинами, інші пов'язані з органічними матеріалами. Для окремих представників характерний розвиток у захищених субстратах.

Родина Crambidae Вогнівки

Метелики переважно середніх розмірів, 10–30 мм у розмаху крил. У більшості видів є вічка. Часто активні в сутінках та вночі. У стані спокою вусики складаються вздовж тіла (рис. 2.76).

Гусениці переважно пов'язані зі злаками. Вони можуть жити в дернині або ґрунті, будуючи павутинні трубки, вистелені шовком. Листки злаків затягують у такі трубки та поїдають.

Для багатьох видів характерний однорічний цикл розвитку. Зимують переважно молоді гусениці. Окремі види живляться відмерлим листям, мохами або іншими субстратами.

Представник: *Ostrinia nubilalis* (Hübner, 1796) – метелик стебловий, гусениці якого розвиваються всередині стебел кукурудзи та інших рослин.

Родина Cossidae - Деревоточці

Великі або середні метелики, у найбільших видів розмах крил сягає 70 мм і більше. Передні та задні крила заокруглені, задні менші. Тіло волохате, черевце довге. У стані спокою крила складаються дахоподібно. Імаго переважно не живляться та активні вночі.

Гусениці голі або вкриті поодинокими короткими щетинками, шістнадцятиногі, з міцними щелепами (рис. 2.76).

Більшість гусениць розвивається всередині стовбурів і товстих гілок дерев, де прокладає ходи. Деякі види пов'язані зі стеблами та коренями трав'янистих рослин. Заляльковування відбувається всередині деревини. Для окремих видів характерний дворічний розвиток.

Представники: *Cossus cossus* (Linnaeus, 1758) – червиця пахуча; *Zeuzera pyrina* (Linnaeus, 1761) – червиця в'їдлива.

Родина Sesiidae – Скляниці

Метелики переважно невеликих і середніх розмірів, часто з характерною прозорістю крил, що зумовлена редукцією лусочок. Тіло стрункe, часто нагадує тіло перетинчастокрилих. Вусики добре розвинені, у самців можуть бути гребінчастими (рис. 2.76).

Гусениці світлі, з добре розвиненою головною капсулою та грудними ногами; черевні ноги розвинені. Багато видів мають прихований спосіб розвитку.

Гусениці переважно розвиваються всередині стебел, пагонів, коренів або деревини. Розвиток часто триває тривалий час. Імаго активні переважно вдень і за характером польоту можуть нагадувати ос або інших перетинчастокрилих.

Родина Zygaenidae Строкатки

Переважно невеликі або середні метелики з яскравим металево-блискучим забарвленням. Крила часто темні з червоними, жовтими або білими плямами. Тіло відносно кремезне. Вусики добре розвинені, часто потовщені або булавоподібні.

Гусениці відносно короткі й товсті, з добре розвиненими грудними та черевними ногами. Тіло часто вкрите короткими волосками або щетинками.

Гусениці живляться листям трав'янистих рослин, зокрема представників бобових та інших родин. Імаго переважно активні вдень, часто відвідують квітки. Для багатьох видів характерне яскраве попереджувальне забарвлення.

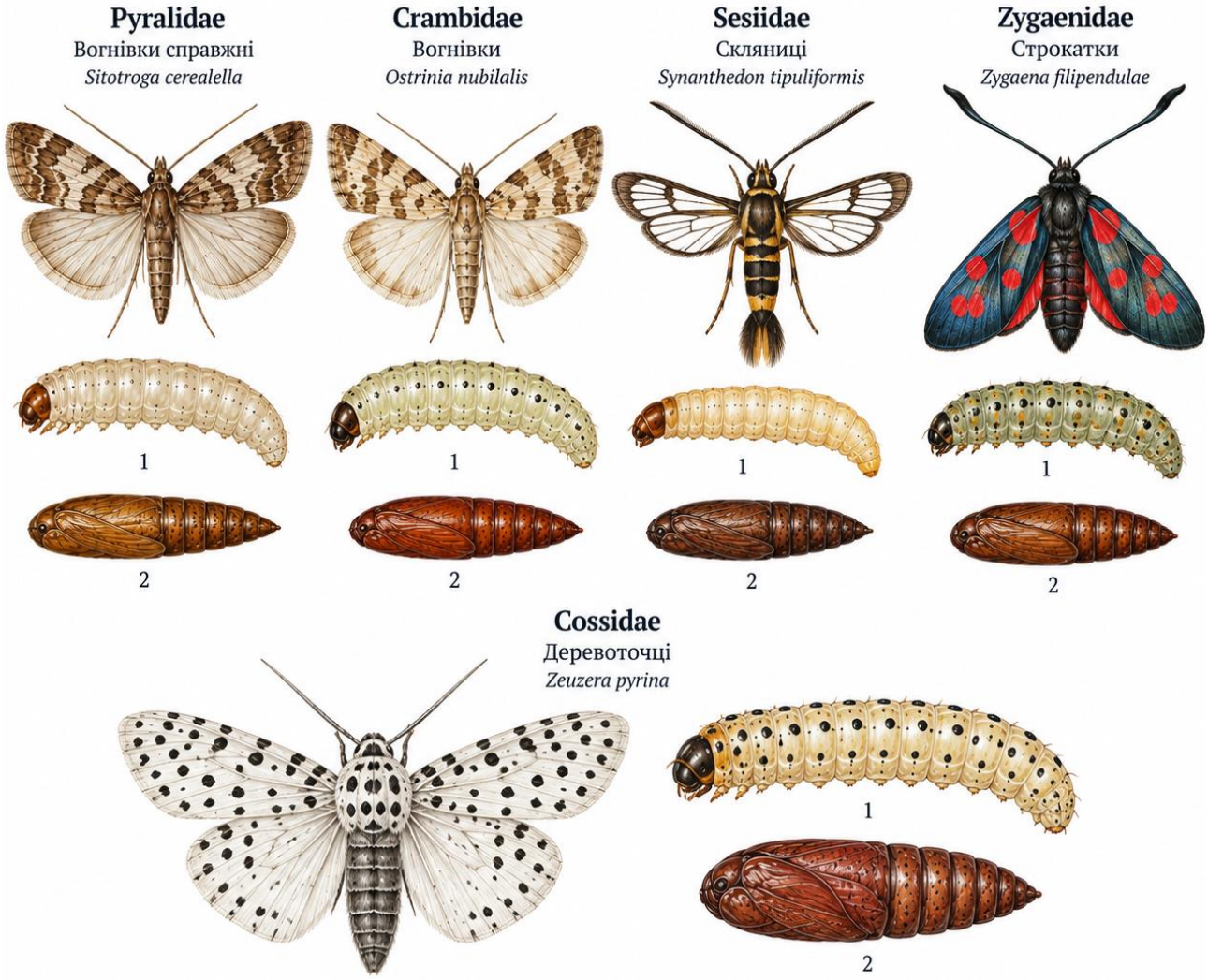


Рисунок 2.76. Представники родин Pyralidae, Crambidae, Sesiidae, Zygaenidae та Cossidae: імаго, 1 - личинка, 2 - лялечка. (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT).

Родина Lasiocampidae Коконопряди

Переважно великі, кремезні метелики з густо опушеним тілом. Хоботок і щупики недорозвинені, тому імаго не живляться. Вусики гребінчасті, іноді пірчасті. Крила широкі, задні менші за передні. Самці й самки часто відрізняються розмірами та забарвленням.

Гусениці великі, густо вкриті волосками, зазвичай мають вісім пар ніг. Забарвлення часто контрастне, зі смугами або плямами.

Метелики переважно літають уночі. Гусениці живляться листям дерев і кущів, часто тримаються групами. Заляльковування відбувається в щільному, але крихкому коконі. У багатьох видів зимують яйця або гусениці.

Представники: *Malacosoma neustria* (Linnaeus, 1758) – коконопряд кільчастий; *Dendrolimus pini* (Linnaeus, 1758) – коконопряд сосновий.

Родина Sphingidae Бражники

Великі або середні, переважно масивні метелики з вузькими видовженими передніми крилами та добре розвиненими задніми. Тіло товсте, веретеноподібне. Хоботок у більшості видів дуже довгий, добре пристосований до живлення нектаром. Вусики відносно короткі, потовщені на кінці.

Гусениці великі, гладенькі або з невеликими виростами, циліндричні. Характерна ознака більшості рогоподібний виріст на задньому кінці тіла.

Імаго здебільшого активні у сутінках та вночі, швидко літають і часто зависають біля квіток, живлячись нектаром. Гусениці живляться листям дерев, кущів або трав'янистих рослин. Заляльковування відбувається переважно в ґрунті або під рослинними рештками.

Родина Noctuidae Совки

Дуже велика група переважно середніх або великих метеликів. Передні крила зазвичай трикутні, відносно вузькі, часто з добре розвиненим складним рисунком; задні крила ширші й світліші у багатьох видів. Вусики ниткоподібні, у самців окремих видів можуть бути гребінчастими. Хоботок переважно добре розвинений.

Гусениці переважно шістнадцятиногі, голі або вкриті короткими волосками. Голова добре розвинена. Забарвлення дуже різноманітне й часто забезпечує маскування.

Більшість імаго активні вночі. Гусениці живляться листям, квітками, плодами, насінням, пагонами та іншими частинами рослин. Деякі види живуть у ґрунті або всередині рослин. Саме різноманітність способів живлення робить родину однією з найважливіших серед фітофагів.

Представник: *Catocala nupta* (Linnaeus, 1767) – стрічкарка червона; її гусениці розвиваються на вербах і тополях.

Родина Geometridae П'ядуни

Метелики переважно середніх розмірів із тендітними крилами. Передні крила трикутні, задні заокруглені. У стані спокою крила зазвичай складаються плоско. Вусики ниткоподібні або у самців гребінчасті. У деяких видів самки мають недорозвинені крила або безкрилі.

Характерна ознака – редукція частини черевних ніг. Через це гусениці пересуваються своєрідно: спочатку підтягують задню частину тіла, потім переміщують передню, ніби «міряють» шлях п'ядями. У стані спокою часто імітують гілочку або черешок.

Гусениці живляться листям різних рослин, особливо дерев і кущів. Заляльковування відбувається на землі, серед листя або в ґрунті, іноді в коконі. Імаго переважно активні у сутінках та вночі.

Представник: *Operophtera brumata* (Linnaeus, 1758) - п'ядун зимовий.

Родина Nymphalidae Німфаліди

Середні та великі, часто яскраво забарвлені метелики. Передні ноги сильно редуковані й перетворені на щіточкоподібні органи, які використовуються для

очищення голови. Задні гомілки мають одну пару шпор. Крила часто мають зазубрені краї або гострі кути; задні крила охоплюють черевце.

Гусениці часто мають шипи або розгалужені вирости на тілі. Забарвлення різноманітне. У багатьох видів гусениці живуть відкрито на листках кормових рослин.

Імаго переважно денні, активно літають і відвідують квітки. Гусениці живляться листям трав'янистих рослин, кущів і дерев. Лялечки висячі, часто з характерними кутами та блискучими або металевими ділянками. Частина видів зимує у стадії імаго.

Представники: *Aglais urticae* (Linnaeus, 1758) – кропив'янка; *Inachis io* (Linnaeus, 1758) – павине око денне; *Vanessa atalanta* (Linnaeus, 1758) – адмірал.

Родина Pieridae Білани

Середні або великі метелики. Забарвлення переважно біле, жовтувате, зеленувато-жовте або оранжеве, часто з темними плямами чи смугами. Усі ноги добре розвинені. Вусики біля основи не мають густої волосистої щіточки. Внутрішній край задніх крил прилягає до черевця.

Гусениці видовжені, зазвичай голі або вкриті рідкими тонкими волосками. Забарвлення часто зелене, що забезпечує маскування на рослинах.

Гусениці живляться листям трав'янистих рослин, кущів і дерев. Лялечка підперезана – прикріплена до субстрату шовковою перев'яззю. Імаго активні вдень, часто відвідують квітки.

Представник: *Aporia crataegi* (Linnaeus, 1758) – білан жилкуватий, поширений по всій Україні.

Родина Lycaenidae Синявці

Переважно дрібні метелики. Передні ноги коротші за інші, але добре розвинені. Вусики тонкі, часто з білими кільцями та тупою довгастою булавою. Крила зверху можуть бути блакитними, червоними, рудими або бурими, часто з плямами; нижній бік зазвичай сірий або бурий із характерним рисунком із плям і крапок. Задні крила у багатьох видів мають невеликі хвостики (рис. 2.77).

Гусениці короткі, плескуваті, з опуклою спиною та невеликою головою, яку можуть втягувати. У багатьох видів вони мають маскувальне забарвлення.

Гусениці живляться переважно рослинною тканиною, але біологія родини дуже різноманітна. Для частини видів характерні складні взаємозв'язки з мурахами: гусениці можуть виділяти секрети, якими живляться мурахи, а ті захищають гусениць. Лялечка зазвичай оперезана або прикріплена до субстрату.

Представники: *Lycaena phlaeas* (Linnaeus, 1761) – синявець вогняний; *Polyommatus icarus* (Rottemburg, 1775) – синявець Ікар.

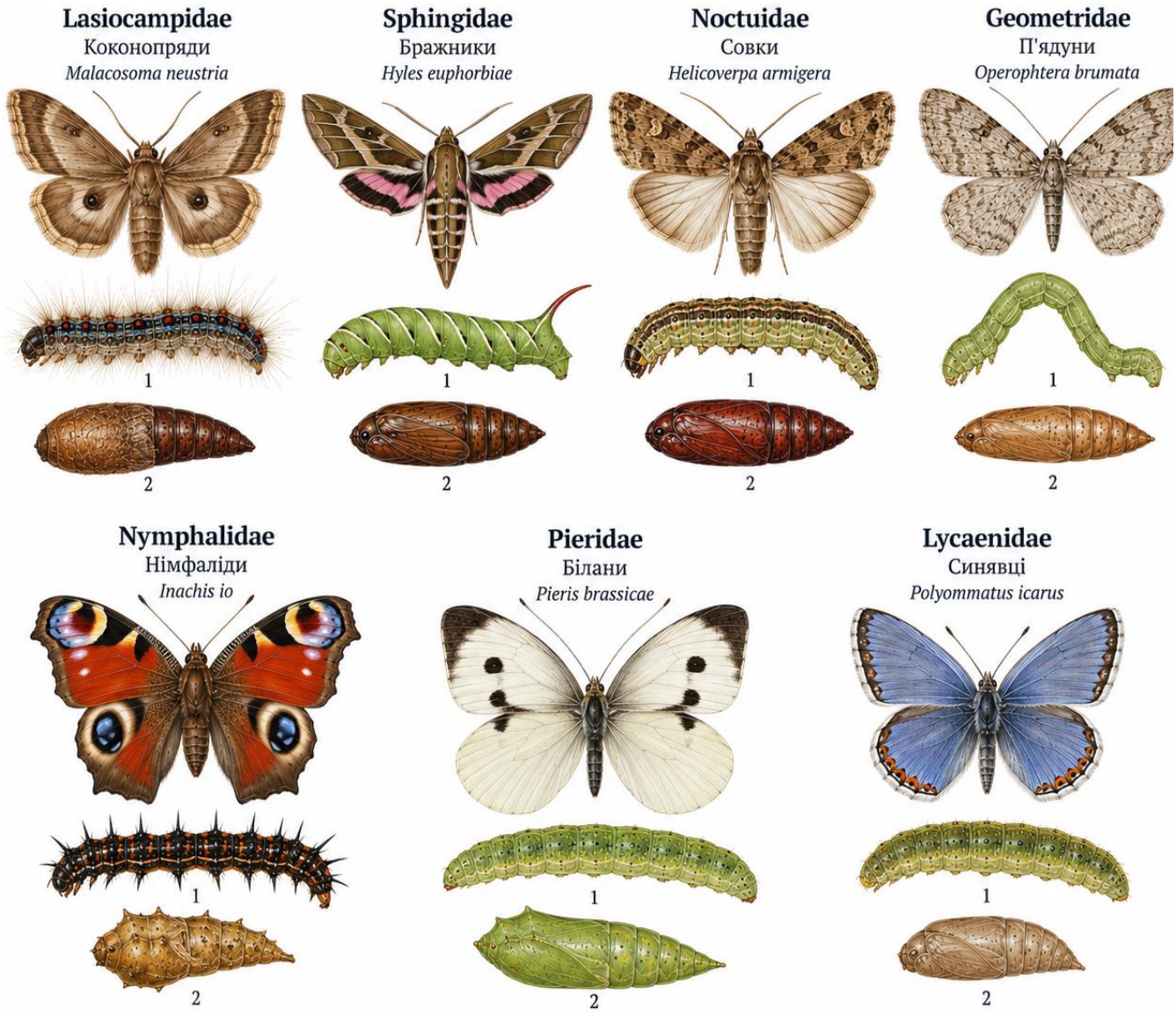


Рисунок 2.77. Представники родин Lasiocampidae, Sphingidae, Noctuidae, Geometridae, Nymphalidae, Pieridae та Lycaenidae: імаго, 1 - личинка, 2 - лялечка (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT).

2.8.5. Ряд Hymenoptera Перетинчастокрилі

Перетинчастокрилі (Hymenoptera) – один із найбільших і найрізноманітніших рядів комах, представники якого широко поширені в Україні. До нього належать поодинокі та суспільні форми, рослиноїдні види, хижаки, паразитоїди й запилювачі. Для багатьох представників характерна складна поведінка, висока спеціалізація способу життя та повне перетворення.

Розміри тіла дуже різноманітні – від менше 1 мм у найдрібніших паразитоїдних форм до кількох сантиметрів у великих ос, джмелів і пильщиків. Тіло зазвичай чітко поділене на голову, груди та черевце.

Голова добре розвинена, рухомо з'єднана з грудьми. Очі складні, у більшості видів добре розвинені; крім них, є три прості вічка – оцелі. Вусики різноманітної форми, найчастіше ниткоподібні, колінчасті або булавоподібні. Ротовий апарат гризучого типу або гризучо-лижучий. У багатьох бджолиних верхня губа та щелепи беруть участь у захопленні й обробленні корму, а нижня губа та максили можуть утворювати орган для злизування нектару.

Груди складаються з трьох сегментів, причому передньогруди, середньогруди та задньогруди добре розвинені. До кожного грудного сегмента прикріплена пара ніг. Ноги ходильні, але в окремих групах спеціалізовані для копання, збирання пилку, утримання здобичі або інших функцій.

У більшості перетинчастокрилих є дві пари *перетинчастих* крил. Передні крила більші за задні. Під час польоту вони з'єднуються між собою за допомогою ряду дрібних гачечків – *хамулюсів*, завдяки чому працюють як єдина функціональна поверхня (рис. 2.78). У деяких груп крила редуковані або повністю відсутні.

Однією з найхарактерніших ознак багатьох представників є будова черевця. У жалких перетинчастокрилих між грудьми та черевцем часто є звужена перетяжка – стебельце, яка забезпечує високу рухливість черевця. У самиць деяких груп яйцеклад перетворений на жало, пов'язане з отруйними залозами.

Перетинчастокрилі мають повне перетворення: яйце → личинка → лялечка → імаго.

Личинки дуже різноманітні залежно від способу життя. У більшості ос, бджіл і паразитоїдних перетинчастокрилих вони безногі, м'які, червоподібні, з відносно слабко склеротизованою головою. Такі личинки розвиваються у гніздах, комірках або всередині тіла чи тканин господаря.

У пильщиків і ряду інших рослиноїдних форм личинки зовні нагадують гусениць метеликів. Вони мають три пари грудних ніг і кілька пар черевних несправжніх ніг. Живляться переважно листками та іншими частинами рослин.

Спосіб життя та біологія

Спосіб життя перетинчастокрилих надзвичайно різноманітний. Рослиноїдні види живляться листками, пагонами, насінням, пилком або нектаром. Хижі форми полюють на інших членистоногих, а паразитоїди розвиваються за рахунок одного господаря, поступово призводячи до його загибелі.

Особливо характерний для ряду паразитизм. Самиці багатьох наїзників за допомогою яйцеклада знаходять господаря та відкладають яйце в його тіло, на нього або в субстрат поблизу нього. Личинка розвивається за рахунок господаря.

У багатьох представників, особливо серед ос і бджіл, сформувався суспільний спосіб життя. Колонії можуть мати складну організацію, розподіл функцій між особинами та турботу про потомство. Найвищого рівня соціальності досягли мурашки, медоносні бджоли та багато суспільних ос.

Більшість перетинчастокрилих відкладає яйця, після чого личинки проходять кілька віків. Наприкінці личинкового розвитку вони перестають живитися та переходять до стадії лялечки. Після завершення метаморфозу з лялечки виходить імаго.

До основних груп перетинчастокрилих, які мають особливе значення для ентомології та захисту рослин, належать пильщики, наїзники, оси, бджоли та мурашки. Серед них є численні фітофаги, хижаки, паразитоїди й запилювачі, тому Hymenoptera має винятково важливе екологічне значення.

Залежно від характеру прикріплення черевця до грудей ряд Hymenoptera Перетинчастокрилі поділяють на два підряди:

- Symphyta Сидячочеревні, у яких черевце широко прикріплене до грудей,
- Apocrita Стебельчасточеревні, у яких між грудьми та черевцем утворюється вузька перетяжка – стебельце (*петіоль*) (рис. 2.79).

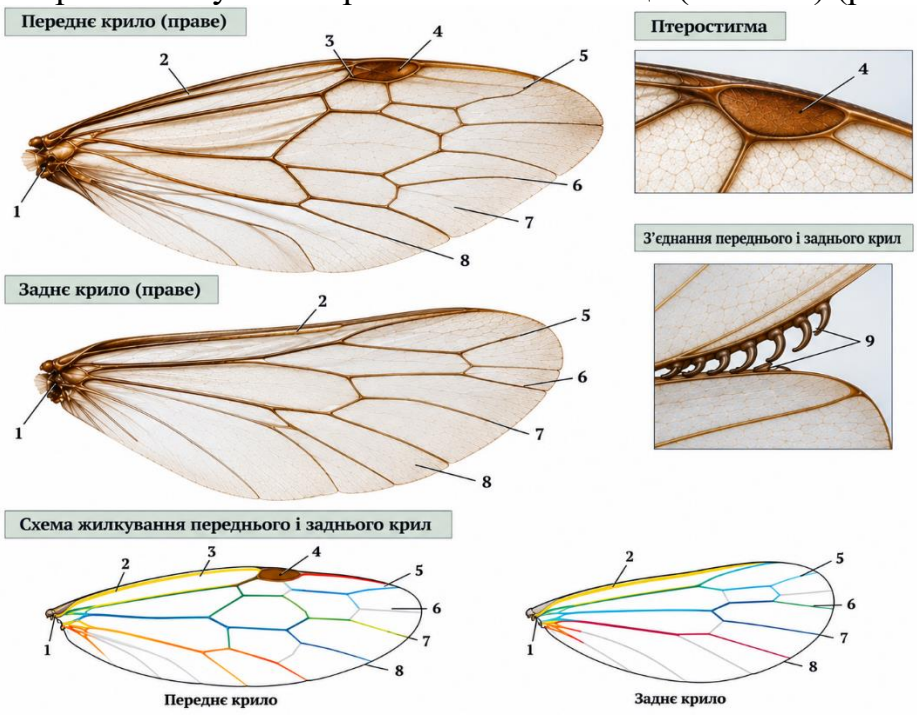


Рисунок 2.78. Будова та жилкування крил перетинчастокрилих (Hymenoptera): 1 - базальна частина крила (місце прикріплення до грудей); 2 - костальна жилка (C); 3 - субкостальна жилка (Sc); 4 - птеростигма; 5 - радіальна жилка (R); 6 - медіальна жилка (M); 7 - кубітальна жилка (Cu); 8 - анальна жилка (A); 9 - хамуліуси (гачечки, що з'єднують переднє та заднє крила) (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT).

Ряд Hymenoptera Перетинчастокрилі

- ***Підряд Symphyta Сидячочеревні***
  - *Надродина Tenthredinoidea*
    - Родина Tenthredinidae Пильщики
  - *Надродина Cephoidea*
    - Родина Cephidae Стеблові пильщики
  - *Надродина Siricoidea*
    - Родина Siricidae Рогохвости
  - *Надродина Orussoidea*
    - Родина Orussidae Орсиди
- ***Підряд Apocrita Стебельчасточеревні***
  - *Надродина Ichneumonoidea*
    - Родина Ichneumonidae Їздці-іхневмоніди
    - Родина Braconidae Браконіди
  - *Надродина Chrysidoidea*
    - Родина Chrysididae Золоті оси
    - Родина Bethylidae Бетиліди
  - *Надродина Vespoidea*
    - Родина Vespidae Справжні оси
    - Родина Pompilidae Дорожні оси
    - Родина Formicidae Мурашки
    - Родина Mutillidae Оси-німки
    - Родина Scoliidae Сколії
    - Родина Tiphiidae Тіфії
  - *Надродина Apoidea*
    - Родина Sphecidae Риючі оси
    - Родина Crabronidae Краброніди
    - Родина Andrenidae Андренові бджоли
    - Родина Halictidae Галикти
    - Родина Megachilidae Мегахіліди
    - Родина Apidae Бджолині
    - Родина Colletidae Коллетиди

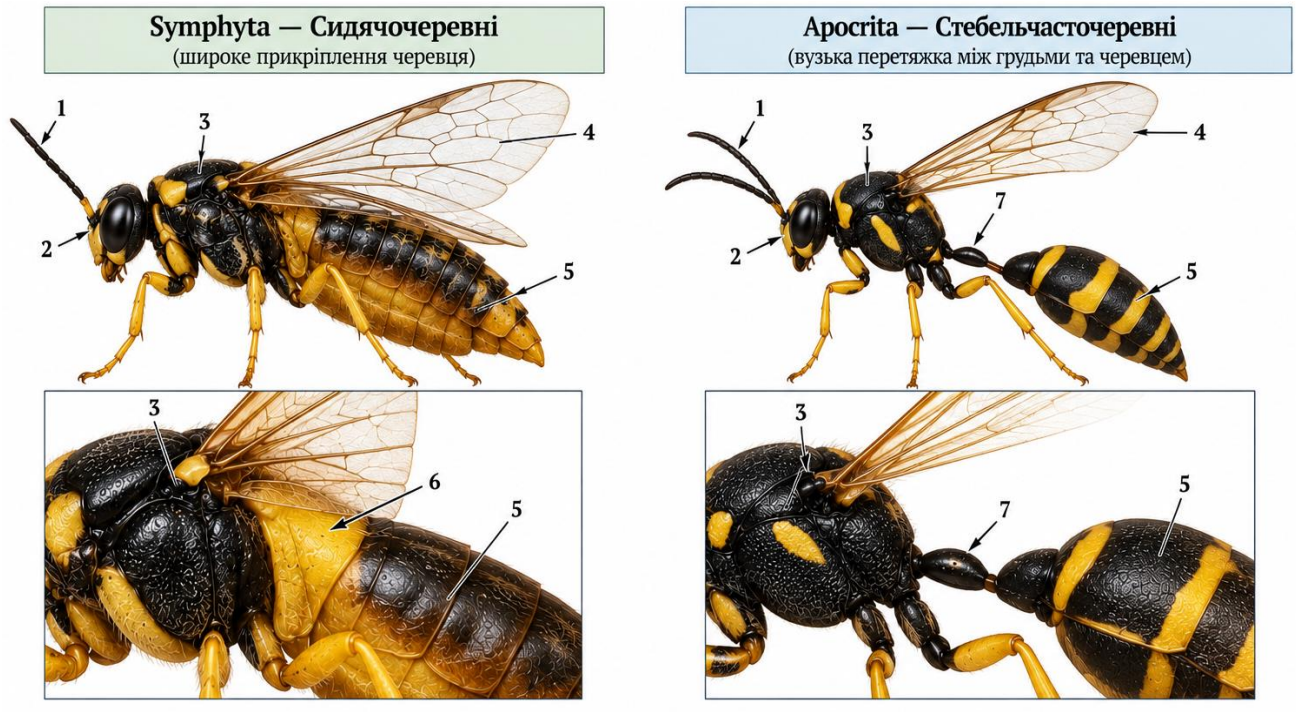


Рисунок 2.79. Типи прикріплення черевця у перетинчастокрилих: сидячочеревні (Symphyta) та стебельчасточеревні (Apocrita) (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT): 1 - вусики; 2 - складне око; 3 - груди; 4 - крила; 5 - черевце; 6 - широке прикріплення черевця до грудей у сидячочеревних (*Symphyta*); 7 - (петіоль)

Підряд Symphyta Сидячочеревні

Представники підряду Symphyta – переважно рослиноїдні перетинчастокрилі, поширені в різних наземних екосистемах України. Більшість видів пов'язана з трав'янистими рослинами, кущами або деревами. Серед них є види, личинки яких живляться листками, пагонами та іншими частинами рослин, а також види, що розвиваються всередині стебел і деревини.

Тіло сидячочеревних переважно невеликих або середніх розмірів, хоча окремі представники значно більші. *Голова* добре розвинена, рухомо з'єднана з грудьми. Очі складні, добре розвинені; є три прості вічка. Вусики різноманітної форми, найчастіше ниткоподібні або булавоподібні.

Ротовий апарат гризучого типу, добре пристосований до живлення твердою їжею. Верхні щелепи добре розвинені.

Груди складаються з трьох сегментів. Ноги ходильні, у деяких видів пристосовані до пересування по рослинах або ґрунту.

Крила перетинчасті, зазвичай дві пари.

Характерною ознакою підряду є широке з'єднання черевця з грудьми. На відміну від стебельчасточеревних (Apocrita), у сидячочеревних немає вираженої вузької перетяжки між грудьми та черевцем. Саме ця особливість відображена в назві групи.

Личинки більшості Symphyta – фітофаги, зовні часто нагадують гусениць метеликів. Тіло видовжене, м'яке, з добре розвиненою головою.

Мають три пари грудних ніг і, як правило, кілька пар черевних ніг. На відміну від гусениць Lepidoptera, черевні ноги личинок пильщиків не мають характерних гачечків – крюків.

У різних груп личинки можуть бути голими або вкритими волосками, щетинками чи іншими виростами. Забарвлення часто зелене, жовтувате, буре або строкате, що забезпечує маскування на кормовій рослині.

Спосіб життя та біологія

Більшість личинок живиться листками рослин, іноді пагонами, бруньками або іншими частинами рослин. Представники окремих родин розвиваються всередині стебел, пагонів чи деревини.

Імаго переважно ведуть вільний спосіб життя, часто відвідують квітки та живляться нектаром або пилком. Розвиток відбувається з повним перетворенням:

яйце → личинка → лялечка → імаго.

Самиця відкладає яйця за допомогою яйцеклада на поверхню або всередину тканин кормової рослини. Після завершення личинкового розвитку личинка залишає кормовий субстрат і переходить до заляльковування. У частини видів лялечка формується в ґрунті, рослинних рештках або безпосередньо в рослині.

Для підряду характерні три основні групи: пильщики, стеблові пильщики та рогохвости.

Родина Tenthredinidae Пильщики

Пильщики – одна з найбагатших родин сидячочеревних перетинчастокрилих. Імаго переважно дрібні або середніх розмірів, з м’яким або помірно склеротизованим тілом.

Голова добре розвинена. Очі складні великі, між ними розташовані три прості вічка. Вусики зазвичай ниткоподібні, складаються з багатьох члеників. Ротовий апарат гризучого типу, верхні щелепи добре розвинені (рис. 2.80).

Крила прозорі або злегка затемнені, з добре помітним жилкуванням. Передні крила більші за задні (рис. 2.80). Черевце широкою основою з’єднане з грудьми.

Назва «пильщики» пов’язана з будовою яйцеклада самиць: його зубчасті стулки нагадують пилку. За їх допомогою самиця робить надрізи в тканинах рослин і відкладає яйця.

Личинки пильщиків – *несправжні гусениці*, які зовні нагадують гусениць метеликів. Тіло циліндричне або дещо сплощене, голова добре розвинена.

Мають три пари грудних ніг і кілька пар черевних ніг. На черевних ногах відсутні характерні для гусениць лускокрилих крючечки.

Личинки можуть бути голими, вкритими волосками, щетинками або шипами. Забарвлення часто зелене чи жовте, іноді з темними плямами або смугами.

Більшість личинок живиться листками рослин. Вони можуть живитися відкрито на листковій поверхні або, рідше, розвиватися всередині рослинних тканин.

Личинки багатьох видів живуть групами. Після завершення розвитку вони залишають кормову рослину та переходять у ґрунт або рослинні рештки, де формують кокон і заляльковуються.

Представники: *Athalia rosae* (Linnaeus, 1758) - ріпаковий пильщик; *Caliroa cerasi* (Linnaeus, 1758) - вишневий слизистий пильщик.

Родина Cephidae Стеблові пильщики

Стеблові пильщики – невеликі або середніх розмірів перетинчастокрилі з видовженим, струнким тілом. Голова добре розвинена, очі великі, вусики ниткоподібні.

Груди та черевце з'єднані широко, як у інших сидячочеревних. Крила прозорі, з добре розвиненим жилкуванням.

Самиці мають добре розвинений яйцеклад, за допомогою якого відкладають яйця в стебла рослин.

Личинки білі або жовтуваті, м'які, без добре розвинених грудних і черевних ніг або з дуже слабко розвиненими ногами. Голова відносно невелика, ротовий апарат гризучого типу.

Характерною особливістю родини є розвиток личинок усередині стебел. Особливо часто вони пов'язані із злаками та іншими трав'янистими рослинами.

Самиця відкладає яйце всередину молодого стебла. Личинка живиться серцевиною та тканинами стебла, прокладаючи поздовжні ходи. Перед заляльковуванням вона зазвичай готує камеру в нижній частині стебла.

Зимівля найчастіше відбувається у стадії личинки всередині стебла або рослинних решток.

Представники: *Cephus pygmaeus* (Linnaeus, 1767) - пильщик злаковий; *Cephus cinctus* Norton, 1872 - стебловий пильщик.

Родина Siricidae Рогохвости

Рогохвости - переважно великі перетинчастокрилі з видовженим циліндричним тілом. Голова велика, очі добре розвинені, вусики ниткоподібні.

Крила прозорі або злегка затемнені, з добре розвиненим жилкуванням. Черевце довге, циліндричне. У самиць на кінці черевця розташований міцний яйцеклад, який використовується для проникнення крізь кору та деревину.

У самців на кінці черевця часто є характерний рогоподібний виріст, звідки походить українська назва «рогохвости» (рис. 2.80).

Личинки м'які, білуваті або кремові, циліндричні, з добре розвиненою головою. Ноги відсутні або дуже слабко розвинені.

Личинки розвиваються в деревині дерев і кущів. Самиця за допомогою яйцеклада пробиває кору та відкладає яйця в стовбур або гілки. Личинка прокладає ходи в деревині, поступово збільшуючись у розмірах. Розвиток може тривати кілька років. Перед заляльковуванням личинка формує камеру поблизу поверхні деревини, з якої після метаморфозу виходить доросла комаха. Для ряду видів характерний симбіоз із дереворуйнівними грибами: самиця під час відкладання яєць може заносити в деревину спори грибів, які сприяють подальшому розвитку личинок. Представники: *Urocerus gigas* (Linnaeus, 1758) - рогохвіст великий; *Sirex noctilio* Fabricius, 1793 - рогохвіст сосновий.

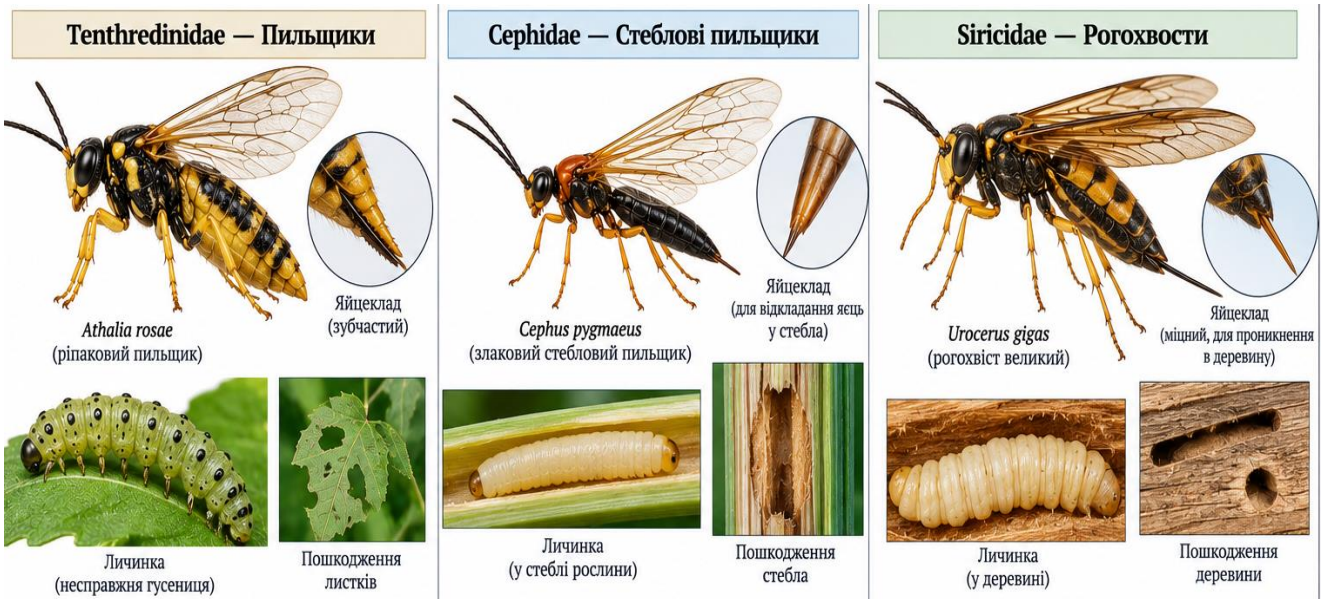


Рисунок 2.80. Представники основних родин підряду Symphyta (Сидячочеревні): Tenthredinidae - пильщики, Cephidae - стеблові пильщики, Siricidae - рогохвости (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT)

Підряд Apocrita Стебельчасточеревні

Стебельчасточеревні (Apocrita) – великий підряд перетинчастокрилих, представники якого широко поширені в Україні. До нього належать паразитоїдні перетинчастокрилі, хижі та рослиноїдні оси, суспільні оси, бджоли й мурашки. Група характеризується значним різноманіттям будови, способу життя та поведінки.

Тіло Apocrita складається з голови, грудей і черевця. Голова добре розвинена, рухомо з'єднана з грудьми. Очі складні, у більшості видів добре розвинені; на тім'ї розташовані три прості вічка. Вусики складаються з різної кількості члеників і можуть бути ниткоподібними, булавоподібними, колінчастими або іншої форми.

Ротовий апарат переважно гризучого або гризучо-лижучого типу. У хижих і паразитоїдних форм добре розвинені верхні щелепи, тоді як у бджіл ротовий апарат спеціалізований для збирання та споживання нектару й пилку.

Груди добре розвинені. Передньогруди, середньогруди та задньогруди несуть три пари ніг. У бджіл задні ноги можуть бути спеціалізовані для збирання пилку, у риючих ос – для копання ґрунту, а в інших груп вони пристосовані до ходіння, утримання здобичі або інших функцій.

У більшості представників є дві пари перетинчастих крил. Передні крила більші за задні. Під час польоту вони з'єднуються за допомогою хамулюсів – дрібних гачечків на передньому краї заднього крила, що забезпечують їх спільну роботу.

Найважливіша ознака Apocrita – вузьке з'єднання черевця з грудьми. Перший сегмент черевця тісно пов'язаний із задньогрудьми та утворює частину функціонального комплексу, тоді як між наступними сегментами формується характерна перетяжка – стебельце (*петіоль*).

Завдяки стебельцю черевце набуває значної рухливості. Це має особливе значення для паразитоїдних форм під час відкладання яєць, а також для хижих і жалких ос під час використання яйцеклада або жала.

У самиць багатьох представників *яйцеклад* добре розвинений. У жалких перетинчастокрилих він перетворений на *жало,* пов'язане з отруйними залозами.

Личинки Apocrita дуже різноманітні, але у більшості ос і бджіл вони *безногі*, червоподібні, м'які, з відносно слабко склеротизованим тілом.

Личинки паразитоїдних форм розвиваються всередині або на поверхні тіла господаря, живлячись його тканинами. Господарями можуть бути комахи та інші членистоногі.

У хижих і суспільних ос личинки розвиваються в гніздах або комірках і отримують корм, принесений дорослими особинами.

У бджіл личинки розвиваються в комірках гнізда та живляться запасами нектару й пилку або спеціальним кормом, який готують дорослі особини.

Спосіб життя та біологія

Спосіб життя стебельчасточеревних надзвичайно різноманітний. Серед них є паразитоїди, хижаки, фітофаги, сапрофаги та нектарофаги.

Особливого значення набули *паразитоїдні форми*. Самиця за допомогою яйцеклада знаходить господаря і відкладає в нього або на нього яйце. Личинка живиться за рахунок господаря й завершує розвиток, після чого заляльковується.

У жалких перетинчастокрилих поширене хижацтво. Доросла самиця може паралізувати здобич отрутою, перенести її до гнізда та використати як корм для личинки.

У багатьох ос, бджіл і мурашок сформувався *суспільний спосіб життя*. Для таких видів характерні спільне будівництво гнізда, турбота про потомство, розподіл функцій між особинами та, у найбільш високоорганізованих форм, наявність каст.

Надродина Ichneumonoidea Наїзники

Представники Ichneumonoidea – одна з найважливіших груп паразитоїдних перетинчастокрилих. До надродини належать дві великі родини: Ichneumonidae та Braconidae. Більшість видів є паразитоїдами комах, насамперед личинок і лялечок метеликів, жуків, двокрилих та інших перетинчастокрилих. Завдяки цьому наїзники відіграють важливу роль у природному регулюванні чисельності комах.

Родина Ichneumonidae Їздці-іхневмонідиа

Переважно середні та великі перетинчастокрилі, довжина тіла близько 10–40 мм, у дрібних видів може становити лише кілька міліметрів; у деяких великих представників довжина тіла значно більша. Тіло стркнке. Голова добре розвинена, з великими складними очима та трьома простими вічками. Вусики довгі, ниткоподібні, багаточленикові. Ротовий апарат гризучого типу. Крила перетинчасті, передні й задні з'єднуються за допомогою хамуліусів. Черевце зазвичай вузьке, з добре вираженим стебельцем. У самок добре розвинений яйцеклад, який у деяких видів дуже довгий і може перевищувати довжину тіла.

Личинки безногі, з м'яким тілом, без добре розвиненої голови та зовнішніх придатків, характерних для вільноживучих личинок. Розвиваються переважно всередині або на поверхні тіла хазяїна, живлячись його тканинами. Найчастіше паразитують на личинках і лялечках комах. У процесі розвитку личинка поступово споживає внутрішні тканини хазяїна, зазвичай залишаючи життєво важливі органи до завершальних етапів розвитку.

Переважна більшість іхневмонід – одиночні паразитоїди. Самиці знаходять відповідного хазяїна за запахом, візуальними сигналами або за ознаками його життєдіяльності. Яйця відкладають безпосередньо в тіло хазяїна або поблизу нього, залежно від біології виду. Для проникнення крізь рослинні тканини, деревину чи кокони деякі види використовують довгий яйцеклад.

Хазяями можуть бути представники різних рядів комах, але особливо велике значення мають Lepidoptera, Coleoptera, Diptera та Hymenoptera. Частина видів паразитує на інших паразитоїдах, тобто є гіперпаразитоїдами.

Представники: *Ichneumon sarcitorius* (Linnaeus, 1758) та *Pimpla turionellae* (Linnaeus, 1758).

Родина Braconidae Браконіди

Переважно дрібні та середніх розмірів їздці, довжина тіла близько 2–15 мм, більшість видів має довжину близько 5–10 мм; окремі представники можуть бути більшими. Тіло стрункe. Голова добре відокремлена від грудей, очі великі, вусики довгі, багаточленикові. Ротовий апарат гризучого типу. Крила перетинчасті; передні й задні крила під час польоту з'єднуються хамуліусами. Черевце часто коротше й компактніше, ніж у багатьох іхневмонід. У самиць розвинений яйцеклад, за допомогою якого яйця вводяться в тіло або поблизу хазяїна.

Личинки безногі, м'якотілі, розвиваються переважно як паразитоїди інших комах. Багато видів розвивається всередині личинок метеликів, жуків, двокрилих та інших комах. Після завершення розвитку личинка залишає тіло хазяїна і заляльковується зовні; в окремих групах лялечка формується всередині залишків тіла хазяїна або спеціального кокона.

Більшість браконід – паразитоїди, переважно личинкових стадій комах. Особливо характерним є паразитування на гусеницях метеликів. Самки знаходять хазяїна за хімічними та механічними сигналами і відкладають яйця за допомогою яйцеклада. Після завершення розвитку личинки часто виходять із тіла хазяїна та заляльковуються поруч із ним.

Серед браконід є види, які мають велике значення для регуляції чисельності фітофагів. Представники родів *Aphidius*, *Cotesia*, *Bracon* та інших паразитують на попелицях, гусеницях і личинках різних комах.

Характерними представниками є *Aphidius colemani* Viereck, 1912, паразитоїд попелиць, та *Cotesia glomerata* (Linnaeus, 1758), паразитоїд гусениць біланів.

Надродина Chrysidoidea Хризидоїдні оси

Хризидоїдні оси – переважно дрібні або середніх розмірів одиночні перетинчастокрилі. Для багатьох представників характерний паразитоїдний

спосіб життя. Личинки розвиваються за рахунок інших комах, причому хазяями можуть бути личинки ос, бджіл, метеликів, жуків та представники інших груп. До надродини належать, зокрема, Chrysididae, Bethylidae та Dryinidae.

Родина Chrysididae Золоті оси

Переважно дрібні або середніх розмірів перетинчастокрилі, довжина тіла близько 3–12 мм, рідше до 15 мм. Тіло часто має металевий зелений, синій, фіолетовий або золотистий блиск. Голова добре розвинена, очі великі, вусики ниткоподібні. Ротовий апарат гризучий. Черевце компактне, часто з характерною скульптурою покривів. У багатьох видів останні сегменти черевця утворюють загострену або зубчасту задню частину.

Личинки розвиваються переважно як паразитоїди або клептопаразити в гніздах інших перетинчастокрилих. Вони можуть живитися личинкою хазяїна або запасами їжі, заготовленими для нього.

Золоті оси здебільшого одиночні. Самиці проникають у гнізда інших ос і бджіл та відкладають яйце в комірку або поблизу личинки хазяїна. Завдяки міцному, сильно склеротизованому тілу багато видів здатні згортатися, захищаючи черевце від укусів господаря. Така поведінка особливо характерна для видів, які відкладають яйця в гнізда жалких перетинчастокрилих.

Типовим представником є *Chrysis ignita* Linnaeus, 1758.

Родина Bethylidae Бетиліди

Переважно дрібні перетинчастокрилі, довжина тіла близько 2–8 мм, рідше понад 10 мм, часто з темним забарвленням. Голова добре розвинена, очі відносно великі, вусики багаточленикові. Ротовий апарат гризучий. У багатьох видів крила добре розвинені, але трапляються й безкрилі або короткокрилі форми, особливо серед самок. Черевце стебельчасте.

Личинки безногі, розвиваються переважно як ектопаразитоїди личинок комах. Самиця знаходить личинку хазяїна, часто паралізує її жалом, після чого відкладає на неї яйце. Личинка бетиліда живиться зовні, поступово споживаючи тканини хазяїна.

Бетиліди переважно мешкають у ґрунті, під корою, у рослинних рештках та інших укриттях, де знаходять личинок комах. Багато видів паразитує на личинках жуків, особливо тих, що розвиваються в деревині або рослинних субстратах. Самиця може тривалий час утримувати паралізованого хазяїна та використовувати його як кормову базу для потомства.

Представниками родини є види родів *Bethylus* та *Goniozus*.

Родина Dryinidae Дріїніди

Дрібні перетинчастокрилі, зазвичай 0,9–5,0 мм, окремі види можуть досягати близько 13 мм. Самиці багатьох видів безкрилі або короткокрилі, тоді як самці зазвичай крилаті. У самиць передні ноги перетворені на спеціальні хапальні органи, за допомогою яких вони утримують хазяїна. Голова добре розвинена, вусики багаточленикові, ротовий апарат гризучий.

Личинки розвиваються переважно як ектопаразитоїди цикадових (Auchenorrhyncha). Яйце прикріплюється до тіла хазяїна, а личинка живиться

його гемолімфою та тканинами. У процесі розвитку паразитоїд поступово збільшується, залишаючись пов'язаним із тілом хазяїна.

Дріїніди пов'язані переважно з рослинами, оскільки їхні хазяї – цикади та інші рослиноїдні представники Auchenorrhyncha. Самиця за допомогою спеціалізованих передніх ніг захоплює хазяїна і паралізує його, після чого відкладає яйце. У деяких видів личинка формує навколо себе характерне утворення – гіпопійний мішок (тегументальну структуру), пов'язаний із тілом хазяїна.

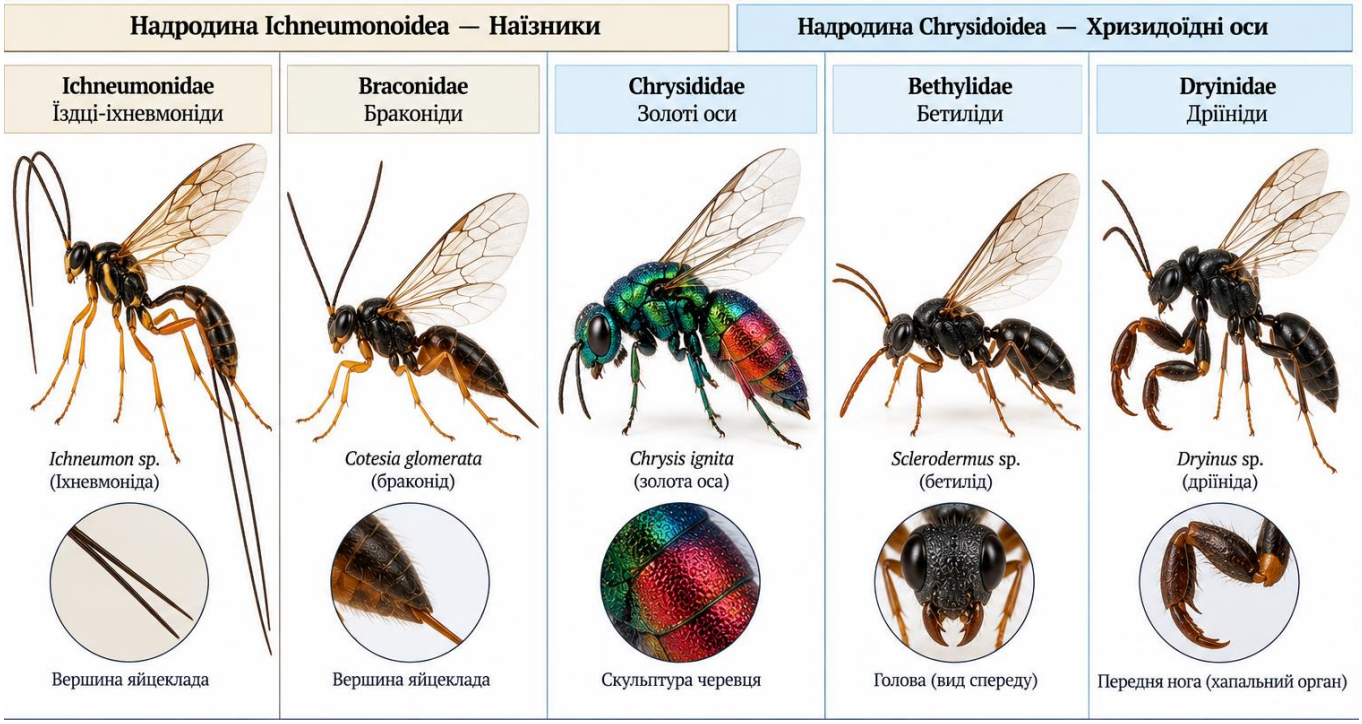


Рисунок 2.81. Представники основних родин надродин Ichneumonoidea та Chrysidoidea підряду Apocrita (Стебельчасточеревні): Ichneumonidae - їздці-іхневмоніди, Braconidae - браконіди, Chrysididae - золоті оси, Bethylidae - бетиліди, Dryinidae - дріїніди (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT)

Надродина Vespoidea Оси та мурашки

Представники надродини Vespoidea – переважно дрібні, середніх або великих розмірів перетинчастокрилі, довжина тіла приблизно від 3 до 50 мм залежно від родини та виду. Голова добре розвинена, очі великі, у частини представників ниркоподібні; наличник добре виражений, вусики прикріплюються над ним. Ротовий апарат гризучий, у ос і деяких інших груп може бути пристосований також до споживання рідкої їжі. У багатьох видів крила добре розвинені; у самиць окремих родин вони редуковані або відсутні. Черевце з'єднане з грудьми вузьким стебельцем. Для багатьох видів характерний добре розвинений яйцеклад, який у жалких форм перетворений на *жало*.

У посібнику розглядаються родини: Vespidae, Pompilidae, Formicidae, Mutillidae, Scoliidae та Tiphiidae.

Родина Vespidae Справжні оси

Справжні оси – переважно середніх розмірів перетинчастокрилі, довжина тіла близько 10–35 мм, у найбільших видів, зокрема шершнів, може досягати 40–45 мм. Тіло струнке або масивне, часто з характерним жовто-чорним або чорно-бурим рисунком. Голова добре розвинена, очі великі, вусики колінчасті. Ротовий апарат гризучий, у багатьох видів пристосований також до споживання нектару та інших рідких кормів. Передні крила в стані спокою складаються вздовж удвоє, що є характерною ознакою складчастокрилих ос.

Личинки безногі, м'якотілі, розвиваються в комірках гнізда. Самиці вигодовують їх тваринною їжею – переважно пережованими тілами або личинками комах. У деяких соціальних видів до раціону можуть входити солодкі виділення попелиць та інші вуглеводні корми.

Серед Vespidae є одиночні та суспільні види. Суспільні оси утворюють колонії, у яких є самиця-засновниця, робочі особини та статеві особини. Гнізда будують із пережованої деревини, змішаної зі слиною, унаслідок чого формується папероподібний матеріал. Їх розміщують у ґрунті, дуплах, підземних порожнинах, на гілках, будівлях тощо.

До представників родини належать *Vespula vulgaris* (Linnaeus, 1758), *Vespula germanica* (Fabricius, 1793), *Vespa crabro* Linnaeus, 1758 та *Polistes gallicus* (Linnaeus, 1767).

Родина Pompilidae Дорожні оси

Дорожні оси – переважно дрібні та середніх розмірів перетинчастокрилі, довжина тіла близько 5–30 мм, у деяких великих видів – до 40 мм. Тіло зазвичай струнке, часто чорне або темно забарвлене, нерідко з червоними чи жовтими ділянками на черевці. Ноги довгі, добре пристосовані до пересування по ґрунту. Крила добре розвинені. Самиці мають жало та яйцеклад.

Личинки безногі, розвиваються за рахунок **павуків**, яких самиця ловить і паралізує жалом. Зазвичай один павук використовується для живлення однієї личинки.

Дорожні оси переважно ведуть одиночний спосіб життя. Самиця активно шукає павуків, після виявлення атакує їх і паралізує уколом жала. Паралізованого павука транспортує до підготовленої комірки, де відкладає яйце. У частини видів гніздо споруджується в ґрунті, у порожнинах або під рослинними рештками.

Представники родів *Pompilus*, *Anoplius*, *Priocnemis* та інших пов'язані переважно з полюванням на павуків

Родина Formicidae Мурашки

Мурашки – переважно дрібні або середніх розмірів суспільні комахи, довжина тіла робочих особин зазвичай близько 1–15 мм, у великих видів може перевищувати 20 мм. Тіло чітко поділене на голову, груди та черевце, між грудьми й черевцем утворюється добре виражене стебельце з одним або двома вузлами. Вусики колінчасті. Ротовий апарат гризучий. Робочі особини, як правило, безкрилі; статеві особини мають дві пари крил, які в самиць після шлюбного польоту скидаються.

Личинки безногі, м'якотілі, часто світлі, із відносно слабко склеротизованою головою. Вони не здатні самостійно пересуватися та живляться кормом, який приносять або передають їм робочі особини. Личинки розвиваються в гнізді, після завершення розвитку заляльковуються.

Мурашки – високоорганізован і суспільні комахи, які живуть *колоніями*. У колонії можуть бути одна або кілька самиць-цариць, самці та численні безкрилі робочі особини. Гнізда будують у ґрунті, деревині, під камінням, у рослинних рештках, дуплах та інших укриттях.

Живляться дуже різноманітною їжею: дрібними безхребетними, трупами тварин, насінням, рослинними виділеннями та солодкими виділеннями попелиць. Багато видів активно захищає колонії попелиць і використовує їхні цукристі виділення.

Представниками родини є *Formica rufa* Linnaeus, 1761, *Lasius niger* (Linnaeus, 1758), *Myrmica rubra* (Linnaeus, 1758).

Родина Mutillidae Оси-німки

Оси-німки – переважно дрібні або середніх розмірів перетинчастокрилі, довжина тіла близько 3–25 мм. Для родини характерний різко виражений *статевий диморфізм*. Самиці безкрилі, з міцним, густо опушеним тілом; самці зазвичай крилаті та дещо стрункіші. Покриви часто мають чорне забарвлення з білими, сріблястими або червоними ділянками волосків. Самиці мають жало.

Личинки безногі, розвиваються як паразитоїди личинок і лялечок інших перетинчастокрилих, переважно ос та бджіл. Розвиток відбувається у гніздах хазяїв.

Самиці активно пересуваються по поверхні ґрунту, шукаючи гнізда інших перетинчастокрилих. Проникаючи в гніздо, вони відкладають яйця на личинок або лялечок хазяїна. Густе опушення та міцні покриви захищають їх від нападів господарів гнізда.

Представниками родини є види родів *Mutilla*, *Dasymutilla*, *Smicromyrme* та інших.

Родина Scoliidae Сколії

Сколії – середні та великі перетинчастокрилі, довжина тіла переважно 15–40 мм, у найбільших видів може досягати 50 мм. Тіло масивне, густо опушене, часто чорне з жовтими, білими або червонуватими плямами на черевці. Голова велика, вусики добре розвинені. Крила широкі, часто з темними або бурими ділянками. Самиці мають добре розвинене жало.

Личинки безногі, розвиваються як ектопаразитоїди личинок пластинчастовусих жуків, насамперед личинок хрущів. Самиця знаходить личинку жука в ґрунті, паралізує її жалом і відкладає на неї яйце. Личинка сколії живиться тілом хазяїна.

Дорослі сколії переважно відвідують квітки та живляться нектаром. Самиці шукають у ґрунті личинок жуків, орієнтуючись на їхнє місцезнаходження. Виявивши хазяїна, вони розкопують ґрунт, паралізують личинку та відкладають на неї яйце. Представниками родини є *Scolia hirta* Schrank, 1781 та *Megascolia maculata* (Drury, 1773)

Родина Tiphiidae Тіфії

Тіфії – переважно дрібні та середніх розмірів перетинчастокрилі, довжина тіла близько 5–25 мм. Тіло стрункe або помірно масивне, переважно чорне, іноді з червонуватими або жовтуватими ділянками. Голова добре розвинена, вусики багаточленикові, ротовий апарат гризучий. Крила у самців добре розвинені; у самиць деяких видів крила редуковані або відсутні.

Личинки безногі, розвиваються як *ектопаразитоїди* личинок жуків, переважно пластинчастовусих. Самиця знаходить личинку хазяїна в ґрунті, паралізує її та відкладає на неї яйце. Личинка тіфії живиться зовнішніми тканинами хазяїна.

Тіфії переважно пов'язані з ґрунтовими біотопами. Дорослі особини відвідують квітки та живляться нектаром. Самиці більшу частину часу проводять у пошуках личинок жуків у ґрунті. Після знаходження хазяїна вони паралізують його та відкладають яйце.

Представниками родини є *Tiphia femorata* Fabricius, 1775 та види родів *Tiphia* і *Paratiphia*.

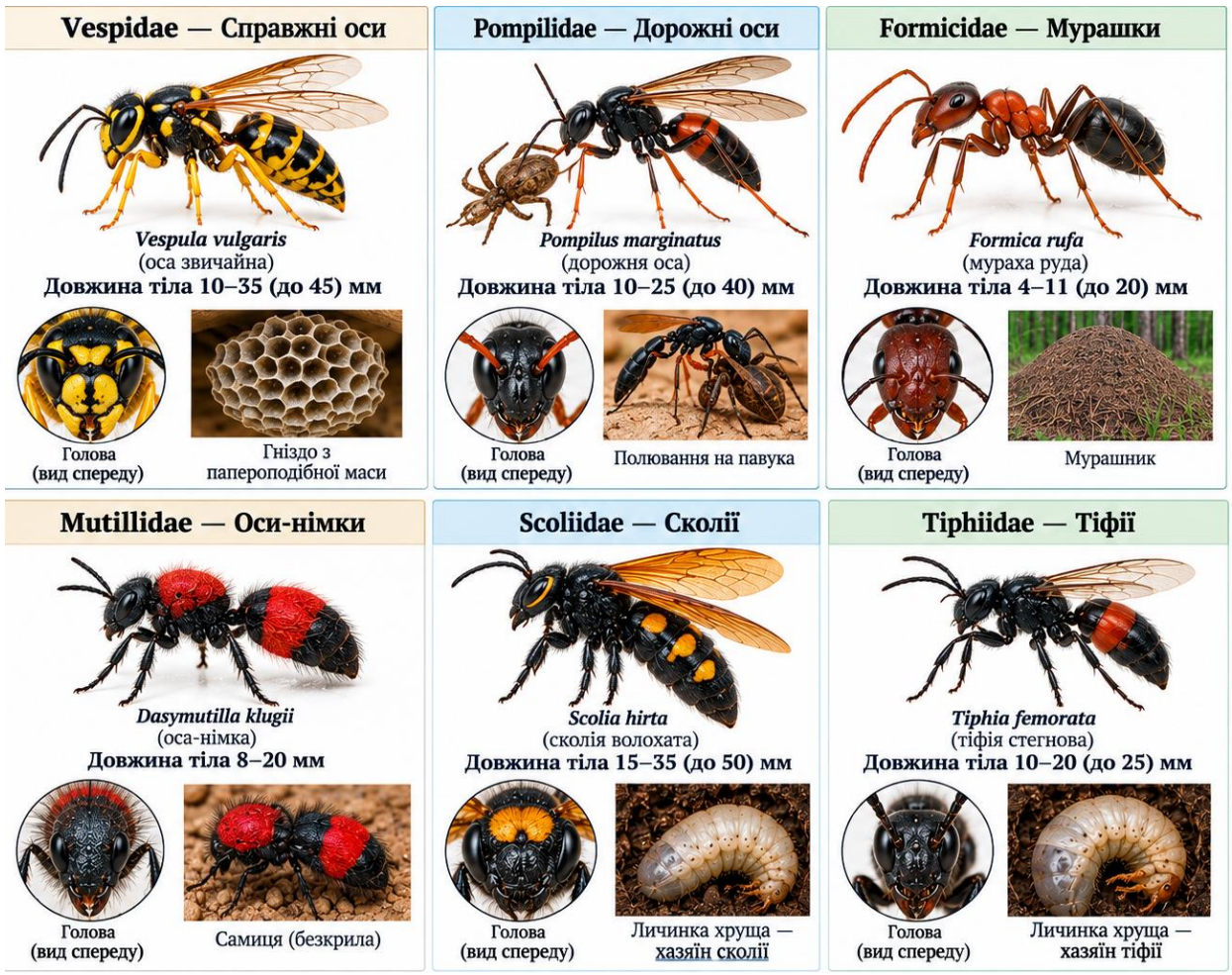


Рисунок 2.82. Представники основних родин надродини Vespoidea Оси та мурашки: Vespidae - справжні оси, Pompilidae - дорожні оси, Formicidae - мурашки, Mutillidae - оси-німки, Scoliidae - сколії, Tiphiidae - тіфії (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT)

Надродина Apoidea Бджолина група та риючі оси

Apoidea об'єднує різноманітних перетинчастокрилих, серед яких є риючі оси та бджоли. Представники мають добре розвинену голову, гризучий ротовий апарат, а в бджіл він часто додатково пристосований до збирання та споживання нектару. Вусики багаточленикові, крила перетинчасті, передні та задні з'єднані за допомогою хамуліусів. Черевце з'єднане з грудьми стебельцем.

За способом життя представники надродини дуже різноманітні: серед них є одиночні хижаки, паразитоїди, гніздові риючі оси та рослиноїдні в широкому розумінні бджоли, які живляться нектаром і пилком. Личинки більшості риючих ос отримують тваринну їжу, тоді як личинки бджіл вигодовуються пилком і нектаром або продуктами їх переробки.

До вибраної для підручника схеми належать Sphecidae, Crabronidae, Andrenidae, Colletidae, Halictidae, Megachilidae та Apidae.

Родина Sphecidae Риючі оси

Риючі оси – переважно середніх і великих розмірів перетинчастокрилі, довжина тіла близько 10–35 мм, у деяких представників – до 40 мм. Тіло струнке, часто майже голе або з незначним опушенням. Голова добре розвинена, очі великі, вусики багаточленикові. Ротовий апарат гризучий. Ноги добре розвинені, пристосовані до риття ґрунту. Крила прозорі або злегка забарвлені.

Личинки безногі, м'якотілі, розвиваються у спеціально підготовлених комірках. Самиця заздалегідь заготовляє для них корм – паралізованих комах або павуків. Личинка поступово споживає запасену здобич і після завершення розвитку заляльковується в гнізді.

Більшість Sphecidae веде одиночний спосіб життя. Самиці будують гнізда в ґрунті, піску, рослинних порожнинах або інших укриттях. Гніздо складається з ходів та комірок. Самиця полює на різних комах і павуків, паралізує їх жалом і переносить до комірки, де відкладає яйце.

Представниками родини є *Sphex flavipennis* Fabricius, 1793, *Ammophila sabulosa* (Linnaeus, 1758), *Psammophila hirsuta* (Scopoli, 1763).

Родина Crabronidae Краброніди

Краброніди – переважно дрібні та середніх розмірів оси, довжина тіла близько 3–20 мм, у великих представників – до 25–30 мм. Тіло може бути струнким або компактним, часто чорного, бурого, жовтого чи червонуватого забарвлення. Голова добре розвинена, очі великі, вусики багаточленикові. Ротовий апарат гризучий. Крила добре розвинені, ноги пристосовані до пересування по ґрунту та спорудження гнізд.

Личинки безногі, розвиваються в гніздових комірках і живляться паралізованими комахами або павуками, яких заготовляє самиця. У різних групах як корм використовуються мухи, попелиці, цикади, прямокрилі, жуки та інші дрібні членистоногі.

Більшість крабронідів – одиночні хижі оси. Самиці споруджують гнізда в ґрунті, деревині, стеблах рослин, порожнинах або використовують готові

укриття. Вони активно полюють на дрібних членистоногих, паралізують їх жалом і доставляють у гніздові комірки як корм для личинок.

Представниками родини є *Cerceris* spp., *Philanthus triangulum* (Fabricius, 1775), *Bembix rostrata* (Linnaeus, 1758) та *Sceliphron* spp.

Родина Andrenidae Андренові бджоли

Андренові бджоли – переважно дрібні або середніх розмірів бджоли, довжина тіла близько 5–15 мм, у деяких представників до 18 мм. Тіло зазвичай компактне, густо опушене. Голова добре розвинена, очі великі, вусики відносно довгі. Ротовий апарат гризучо-лижучий, пристосований до живлення нектаром і збирання пилку. На задніх ногах або інших частинах тіла розвинені структури для перенесення пилку.

Личинки безногі, розвиваються в окремих гніздових комірках. Самиця заповнює комірку запасом пилку та нектару, на якому розвивається личинка. Після завершення живлення личинка заляльковується.

Переважна більшість андренових бджіл – одиночні. Самиці будують гнізда переважно в ґрунті, часто на відкритих піщаних або добре прогрітих ділянках. Вони збирають пилок і нектар із квіток. Частина видів має вузьку кормову спеціалізацію та відвідує переважно певні роди або родини рослин.

Представниками родини є *Andrena flavipes* Panzer, 1799, *Andrena cineraria* (Linnaeus, 1758) та інші види роду *Andrena*.

Родина Colletidae Коллетиди

Коллетиди – переважно дрібні та середніх розмірів бджоли, довжина тіла близько 4–15 мм, у деяких представників до 18 мм. Тіло часто струнке або помірно компактне, з опушенням різної густоти. Голова добре розвинена, очі великі, вусики багаточленикові. Ротовий апарат пристосований до збирання та споживання нектару.

Личинки безногі, розвиваються в гніздових комірках. Самиця забезпечує кожну комірку кормом із пилку та нектару. Особливістю багатьох Colletidae є те, що самиці вистилають внутрішню поверхню гніздових комірок тонкою водонепроникною плівкою, яку утворюють за допомогою секрету спеціальних залоз.

Більшість коллетид веде одиночний спосіб життя. Гнізда споруджують переважно в ґрунті, але деякі види використовують порожнини рослин, деревину або інші природні укриття. Дорослі особини живляться нектаром, а самиці додатково збирають пилок для потомства.

Представниками родини є *Colletes daviesanus* Smith, 1846, *Colletes cunicularius* (Linnaeus, 1761) та види родів *Hylaeus* і *Colletes*.

Родина Halictidae Галикти

Галикти – переважно дрібні або середніх розмірів бджоли, довжина тіла близько 4–15 мм, окремі представники досягають 18 мм. Тіло може бути чорним, зеленуватим, синюватим або металево блискучим. Голова добре розвинена, очі

великі, вусики багаточленикові. Ротовий апарат гризучо-лижучий. Крила прозорі, ноги часто мають спеціалізовані структури для збирання пилку.

Личинки безногі, розвиваються у гніздових комірках. Самиця забезпечує їх запасом пилку та нектару. У процесі розвитку личинка споживає кормовий запас, після чого переходить до стадії лялечки.

Серед Halictidae є одиночні, комунальні та суспільні види. Більшість гніздиться в ґрунті, створюючи систему ходів і бічних комірок. Дорослі особини живляться нектаром, а самиці збирають пилок для личинок. Деякі види мають кілька поколінь протягом року.

Представниками родини є *Halictus rubicundus* (Christ, 1791), *Lasioglossum calceatum* (Scopoli, 1763) та інші види родів *Halictus* і *Lasioglossum*.

Родина Megachilidae Мегахіліди

Мегахіліди – переважно середніх розмірів бджоли, довжина тіла близько 5–18 мм, у великих представників – до 25 мм. Тіло зазвичай масивне, часто густо опушене на черевці. Голова велика, щелепи добре розвинені. Ротовий апарат гризучо-лижучий. Характерною ознакою самиць є черевна щіточка для перенесення пилку – *скопа,* розташована на нижньому боці черевця.

Личинки безногі, розвиваються в окремих комірках. Самиця заповнює комірку сумішшю пилку та нектару, після чого відкладає яйце. Личинка споживає запас корму протягом розвитку.

Мегахіліди переважно ведуть одиночний спосіб життя. Гнізда споруджують у ґрунті, порожнинах дерев, стеблах рослин, тріщинах, готових ходах інших комах. Деякі представники використовують шматочки листків або пелюсток для будівництва гніздових комірок. Інші використовують глину, смолу чи рослинні волокна.

Представниками родини є *Megachile rotundata* (Fabricius, 1787), *Osmia bicornis* (Linnaeus, 1758) та види родів *Megachile* і *Osmia*.

Родина Apidae Бджолині

Бджолині – переважно середніх розмірів бджоли, довжина тіла близько 7–25 мм, у великих представників – до 30–35 мм. Тіло може бути струнким або масивним, часто густо опушеним. Голова добре розвинена, очі великі, вусики багаточленикові. Ротовий апарат гризучо-лижучий, добре пристосований до живлення нектаром. У самиць розвинені спеціальні структури для збирання пилку; у медоносної бджоли пилок переноситься переважно на задніх ногах у кошичках – корбікулах.

Личинки безногі, м'якотілі, розвиваються в гніздових комірках. Живляться пилком, нектаром та продуктами їх переробки. У суспільних видів личинки отримують корм від робочих особин. Після завершення личинкового розвитку відбувається заляльковування.

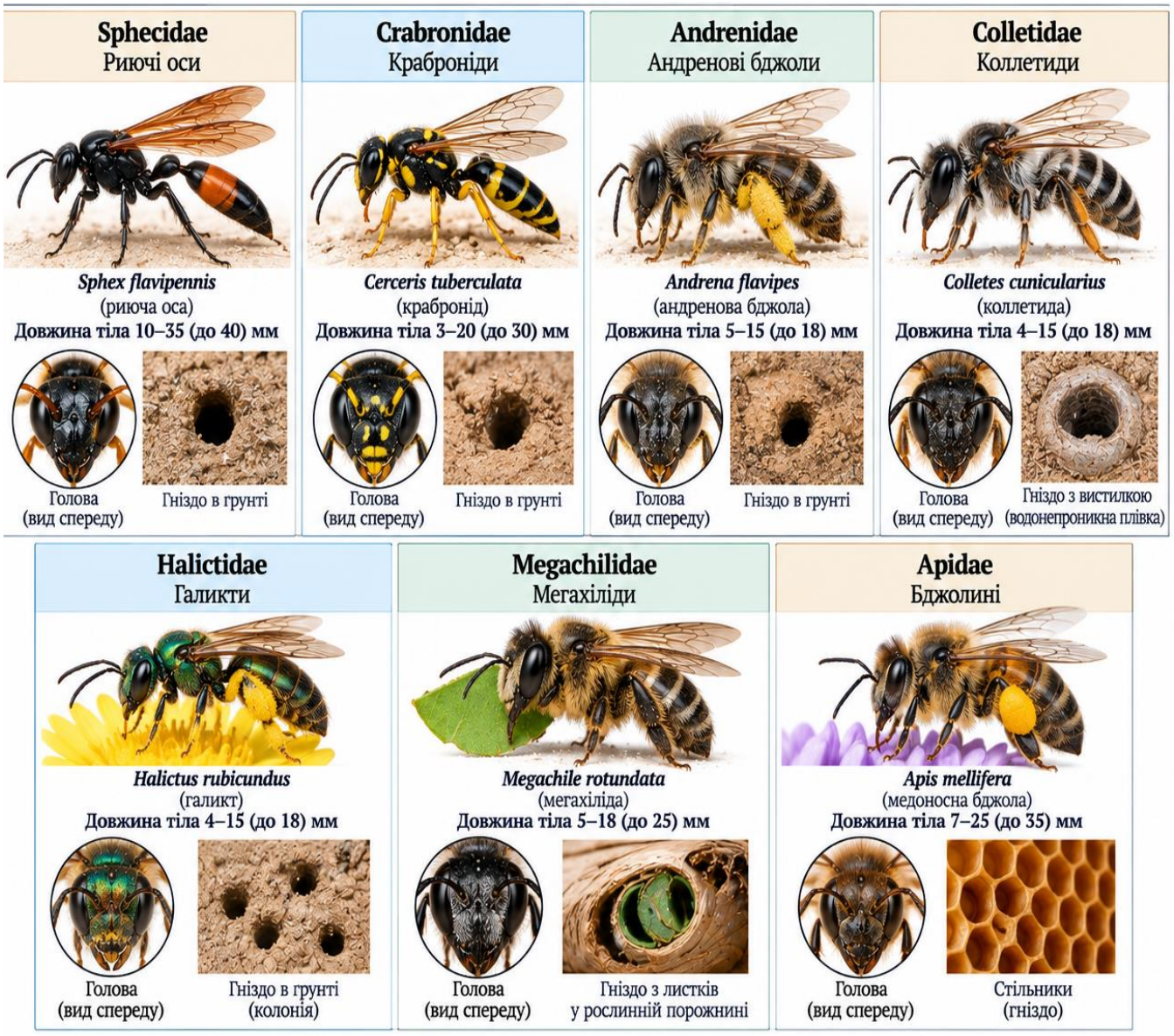


Рисунок 2.83. Представники основних родин надродини Apoidea бджолина група та риючі оси: Sphecidae - риючі оси, Crabronidae - краброніди, Andrenidae - андренові бджоли, Colletidae - коллетиди, Halictidae - галикти, Megachilidae - мегахіліди, Apidae - бджолині (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT).

До Apidae належать як одиночні, так і суспільні бджоли. Гнізда можуть споруджуватися в ґрунті, порожнинах рослин, деревині або інших укриттях. У суспільних видів формується складна організація колонії з розподілом функцій між особинами.

Багато видів відіграє важливу роль у запиленні рослин. Представниками родини є *Apis mellifera* Linnaeus, 1758, *Bombus terrestris* (Linnaeus, 1758), *Xylocopa valga* Gerstaecker, 1872.

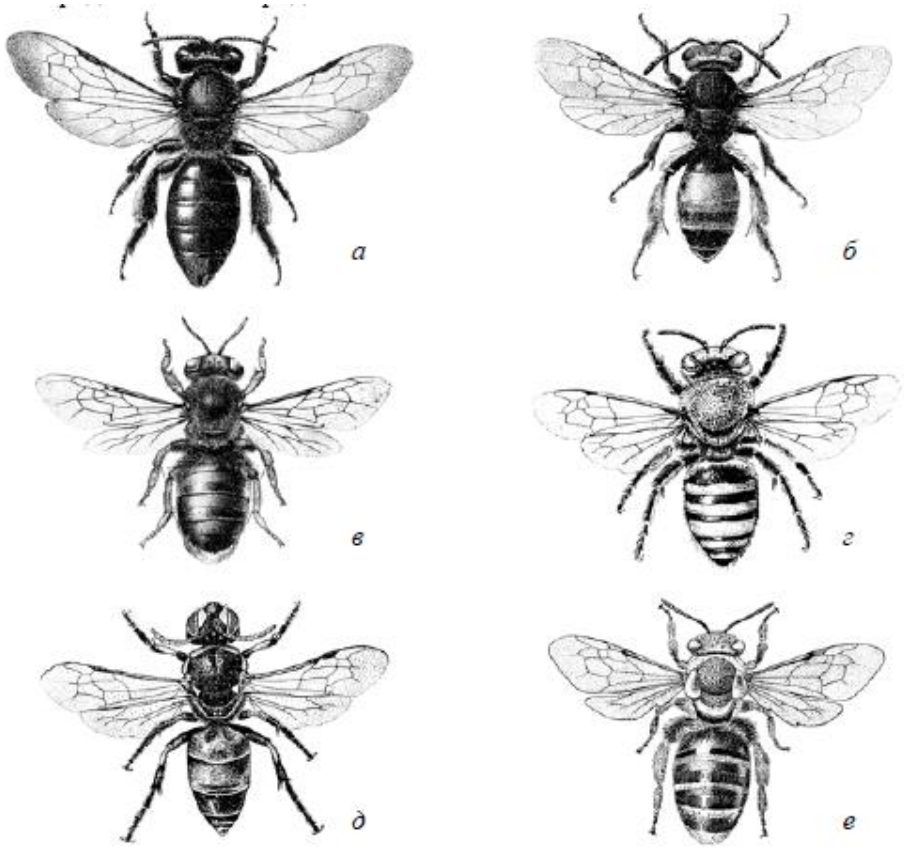


Рисунок 2.84. Apoidea:а - *Andrena pilipes* Fabricius, 1781 (Andrenidae);б - *Andrena rufizona* Imhoff, 1834 (Andrenidae);в - *Melitturga clavicornis* (Latreille, 1806) (Andrenidae); г - *Colletes hylaeiformi*s Eversmann, 1852 (Colletidae);д - *Hylaeus variegatus* (Fabricius, 1798) (Colletidae); е - *Halictus pollinosus* Sichel, 1860 (Halictidae) (за Песенко).

2.8.6. Ряд Diptera Двокрилі

Diptera – один із найбільш різноманітних і широко поширених рядів комах, представники якого трапляються практично в усіх наземних біотопах і багатьох прісноводних екосистемах. Розміри тіла дуже різноманітні – приблизно від 0,5–1 мм у найдрібніших видів до 50–60 мм і більше у найбільших представників.

Тіло двокрилих складається з голови, грудей і черевця. Голова рухомо з'єднана з грудьми. Очі зазвичай великі, складні, у багатьох видів займають значну частину поверхні голови. Крім складних очей, можуть бути три простих вічка (оцелі). Вусики мають різну будову і є важливою систематичною ознакою. У різних групах вони можуть бути ниткоподібними, щетинкоподібними, булавоподібними або мати характерну аристу.

Ротовий апарат двокрилих дуже різноманітний і спеціалізований. У багатьох представників він лижучий або лижучо-сисний, як у мух; у комарів, ґедзів та деяких інших груп - колючо-сисний; у хижих видів може бути пристосований до проколювання та висмоктування рідкої їжі. Частина дорослих двокрилих живиться нектаром, рослинними соками, виділеннями попелиць, органічними рідинами або здобиччю; у деяких видів імаго не живляться.

Найхарактернішою ознакою ряду є наявність лише *однієї* функціональної *пари крил* – передніх. Задня пара крил у процесі еволюції перетворилася на *дзижчальця* (halteres) – невеликі булавоподібні органи, які відіграють важливу роль у підтриманні рівноваги та стабілізації польоту.

Крила перетинчасті, зазвичай прозорі, з добре розвиненим жилкуванням. Будова жилок та їх розташування мають велике значення для визначення окремих груп двокрилих.

Груди складаються з трьох сегментів, але мезоторакс значно розвинений, оскільки саме до нього прикріплена функціональна пара крил. Ноги складаються з тазика, вертлуга, стегна, гомілки та лапки. У різних груп вони можуть бути пристосовані до ходіння, стрибання, плавання, риття, хапання здобичі або утримання на субстраті.

Черевце зазвичай складається з кількох сегментів, його форма значно варіює залежно від способу життя. У самиць будова кінцевих сегментів часто пов'язана з відкладанням яєць. У деяких груп формуються спеціалізовані яйцеклади.

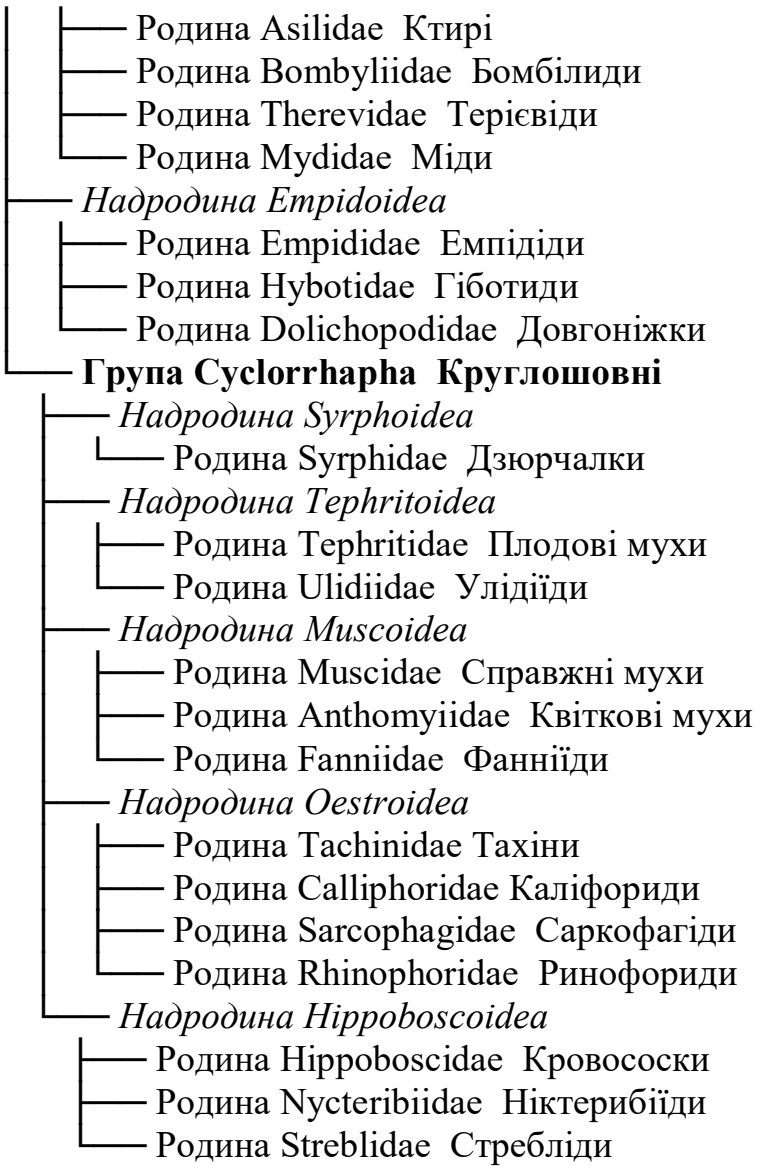
Личинки дуже різноманітні за будовою. У багатьох мух вони безногі, червоподібні, з редукованою головною капсулою. У комарів личинки мають добре розвинену голову, грудний відділ і черевце, а також спеціалізовані органи для життя у воді. Личинки можуть жити у ґрунті, воді, рослинних тканинах, гниючій органічній речовині, трупах тварин, грибах або бути паразитоїдами інших організмів.

Лялечка у різних груп також має різну будову. У Cyclorrhapha характерною є пупаріальна лялечка, яка формується всередині затверділої оболонки останньої личинкової шкурки.

За способом життя двокрилі надзвичайно різноманітні. Серед них є фітофаги, хижаки, сапрофаги, некрофаги, копрофаги, паразити та паразитоїди.

Ряд Diptera Двокрилі

- **Підряд Nematocera Довговусі**
- ***Інфраряд Tipulomorpha***
  - Родина Tipulidae Комарі-довгоніжки
  - Родина Limoniidae Лімоніїди
  - Родина Pediciidae Педиціїди
  - Родина Cylindrotomidae Циліндротоміди
  - Родина Trichoceridae Зимові комарі
- ***Інфраряд Ptychopteromorpha***
  - Родина Ptychopteridae Птіхоптериди
- ***Інфраряд Psychodomorpha***
  - Родина Psychodidae Метеликові комарики
  - Родина Tanyderidae Танідериди
- ***Інфраряд Culicomorpha***
  - Родина Culicidae Комарі
  - Родина Simuliidae Мошки
  - Родина Ceratopogonidae Мокреці
  - Родина Chironomidae Хірономіди
  - Родина Chaoboridae Хаоборіди
  - Родина Dixidae Діксиди
  - Родина Corethrellidae Коретреліди
  - Родина Thaumaleidae Таумаєїди
- ***Інфраряд Bibionomorpha***
  - Родина Bibionidae Бібіоніди
  - Родина Pachyneuridae Пахінеуриди
  - Родина Scatopsidae Скатопсиди
  - Родина Sciaridae Сціаріди
  - Родина Mycetophilidae Грибні комарики
  - Родина Cecidomyiidae Галиці
- **Підряд Brachycera Коротковусі**
  - ***Інфраряд Xylophagomorpha***
    - Родина Xylophagidae Ксилофагіди
    - Родина Xylomyidae Ксиломіїди
  - ***Інфраряд Tabanomorpha***
    - Родина Rhagionidae Рагіоніди
    - Родина Athericidae Атерициди
    - Родина Pelecorhynchidae Пелекоринхіди
    - Родина Tabanidae Ґедзі
  - ***Інфраряд Stratiomyomorpha***
    - Родина Xylomyidae Ксиломіїди
    - Родина Stratiomyidae Стратіоміїди
  - ***Інфраряд Muscomorpha***
    - *Надродина Asiloidea*



Значна кількість видів пов'язана з водними або вологими середовищами на личинковій стадії.

Двокрилі відіграють важливу роль у функціонуванні екосистем. Вони беруть участь у запиленні рослин, розкладанні органічних решток, регуляції чисельності інших безхребетних і кругообігу речовин. Водночас серед них є численні шкідники сільськогосподарських культур, а також види, які мають медичне та ветеринарне значення як переносники збудників захворювань або кровосисні комахи.

До ряду належать такі добре відомі групи, як комарі, мошки, мокреці, ґедзі, мухи, журчалки, тахіни та багато інших.

Ряд Diptera традиційно поділяють на два підряди:

- Nematocera — Довговусі, у яких вусики довгі, багаточленикові,
- Brachycera — Коротковусі, у яких вусики коротші, складаються з меншої кількості члеників і часто мають спеціалізовану кінцеву частину – *аристу* (рис. 2.85).
-

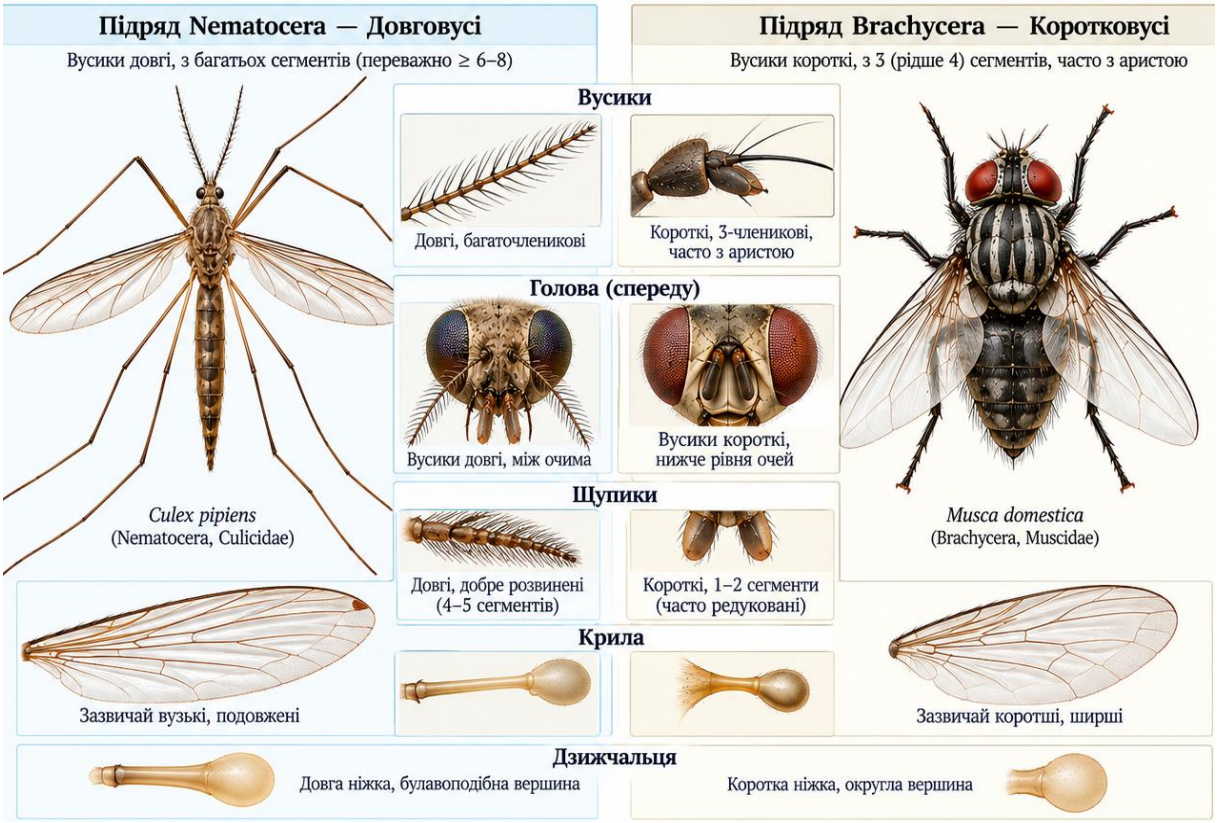


Рисунок 2.85. Основні діагностичні відмінності між підрядами Nematocera - Довговусі та Brachycera - Коротковусі ряду Diptera Двокрилі (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT).

Підряд Nematocera Довговусі

До цієї групи належать двокрилі з відносно довгими, багаточлениковими вусиками. Представники дуже різноманітні за розмірами, будовою та способом життя. Особливо характерні довгоніжки, комарі, мошки, грибні комарики та галиці.

Родина Tipulidae Комарі-довгоніжки

Комарі-довгоніжки - переважно середні та великі двокрилі, довжина тіла близько 10–40 мм, у деяких представників може досягати 50 мм. Тіло стрункe, ноги дуже довгі й тонкі, часто довші за тіло. Голова невелика, з великими складними очима; прості вічка відсутні. Вусики зазвичай ниткоподібні, багаточленикові. Ротовий апарат лижучий або слабко розвинений. Крила довгі, прозорі або з плямистим рисунком; жилкування є важливою систематичною ознакою. Для родини характерні добре розвинений *рострум* та довгі щупики.

Личинки червоподібні, видовжені, зазвичай без ніг, із добре помітною головною капсулою. Розвиваються переважно у ґрунті, вологому рослинному

субстраті, серед відмерлих решток або у прісній воді. Живляться відмерлими рослинними тканинами, коренями, органічними рештками; серед окремих груп трапляються хижі личинки.

Дорослі комарі-довгоніжки переважно малорухливі та живляться нектаром, рослинними соками або практично не живляться. Личинки мають значно більшу екологічну роль. Більшість видів пов'язана з вологими ґрунтами, луками, болотами, лісовою підстилкою та прісними водоймами. Деякі види можуть пошкоджувати корені культурних рослин.

Представниками родини є *Tipula paludosa* Meigen, 1830, *Tipula oleracea* Linnaeus, 1758 та інші види родів *Tipula* і *Nephrotoma*.

Родина Culicidae Комарі

Комарі – переважно дрібні двокрилі, довжина тіла близько 3–15 мм. Тіло стрункe, ноги довгі, тонкі. Голова округла, з великими складними очима. Вусики довгі, багаточленикові; у самців вони зазвичай густо опушені. Ротовий апарат колючо-сисний, утворює довгий хоботок. Крила вузькі, прозорі, з характерним жилкуванням і лускатим покривом.

Личинки розвиваються у воді. Вони мають добре розвинену голову, грудний відділ і сегментоване черевце. Живляться переважно дрібними організмами та органічними частинками, фільтруючи їх із води. Личинки багатьох видів періодично піднімаються до поверхні для дихання атмосферним повітрям.

Лялечки також водні, рухливі, характерної комоподібної форми.

Дорослі комарі живляться переважно нектаром та іншими рослинними рідинами. У багатьох видів самиці потребують крові хребетних для дозрівання яєць. Після кровосмоктання вони відкладають яйця у воду або біля водойм. Розвиток пов'язаний із різноманітними водоймами – від тимчасових калюж і дупел дерев до боліт, ставків та інших стоячих вод.

Представниками родини є *Culex pipiens* Linnaeus, 1758, *Aedes albopictus* (Skuse, 1894), *Anopheles maculipennis* Meigen, 1818.

Родина Simuliidae Мошки

Мошки дуже дрібні двокрилі, довжина тіла переважно 1,5–6 мм. Тіло компактне, горбкувате, з відносно короткими ногами. Голова невелика, очі великі; у самців вони часто займають значну частину голови. Вусики коротші, ніж у багатьох інших Nematocera. Ротовий апарат самиць колючо-сисний, у кровосисних видів пристосований до проколювання шкіри. Крила широкі, прозорі, без лусочок.

Личинки водні, прикріплюються до каміння, водних рослин та інших субстратів у проточній воді. Тіло личинки має характерні задні прикріплювальні структури та пару вентральних «віял», за допомогою яких вона утримується на субстраті й фільтрує з води дрібні органічні частинки та мікроорганізми.

Дорослі мошки зустрічаються поблизу річок, струмків та інших проточних водойм, де розвиваються личинки. Самці переважно живляться нектаром, тоді як самиці багатьох видів споживають кров хребетних. Укуси мошок можуть бути болючими, а деякі види мають медичне та ветеринарне значення.

Представниками родини є види родів *Simulium*, *Prosimulium* та *Cnephia*.

Родина Mycetophilidae Грибні комарики

Грибні комарики – переважно дрібні двокрилі, довжина тіла близько 2–8 мм, хоча розміри залежать від виду. Тіло стрункe, ноги довгі, вусики ниткоподібні. Груди часто мають характерно опуклу, «горбкувату» форму. Крила прозорі, у багатьох видів із добре помітним жилкуванням; деякі представники мають плямистий рисунок.

Личинки переважно червоподібні, безногі, з добре розвиненою головною капсулою. Основна частина видів пов'язана з грибами: личинки живляться міцелієм, спорами або плодовими тілами грибів. Деякі види можуть бути частково хижими та живитися іншими дрібними безхребетними.

Дорослі грибні комарики переважно мешкають у вологих лісових біотопах, де є достатня кількість грибів та органічних решток. Личинки розвиваються в грибах, лісовій підстилці, гнилій деревині та інших вологих органічних субстратах. Деякі види мають тісний зв'язок із певними групами грибів.

Представниками родини є види родів *Mycetophila*, *Exechia*, *Boletina* та інших.

Родина Cecidomyiidae Галиці

Галиці переважно дуже дрібні двокрилі, довжина тіла близько 1–6 мм. Тіло тендітне, ноги відносно довгі, крила прозорі, часто з небагатьма жилками. Вусики довгі, багаточленикові, часто з характерними кільцями волосків. Голова невелика, очі добре розвинені. Ротовий апарат у дорослих часто редукований або пристосований до споживання рідкої їжі.

Личинки дрібні, безногі, часто білого, жовтуватого або червонуватого кольору. Для багатьох представників характерна наявність на грудях грудної лопатки (sternal spatula). Личинки живуть у рослинних тканинах, ґрунті, грибах або органічних рештках.

Багато видів є фітофагами та галотворцями: їх живлення стимулює утворення характерних патологічних розростань – галів на листках, пагонах, бруньках, квітках або коренях. Інші види живуть у ґрунті, грибах або є хижаками.

Галиці надзвичайно різноманітні за способом життя. Значна частина видів спеціалізована на певних рослинах-господарях. Самиці відкладають яйця на рослини або в їхні тканини, після чого личинки розвиваються всередині тканин і спричинюють утворення галів.

Серед Cecidomyiidae є також хижаки, зокрема представники підродини Cecidomyiinae, личинки яких живляться попелицями, кокцидами та іншими дрібними членистоногими.

Представниками родини є *Contarinia medicaginis* Kieffer, 1895, *Mayetiola destructor* (Say, 1817) та *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani, 1847).

Родина Sciaridae Сціаріди

Дрібні комарики, переважно 1,5–6 мм завдовжки. Тіло стрункe, темне, чорне або сіре. Голова невелика, очі великі, часто утворюють характерну очну дугу; вусики довгі, багаточленикові. Ротовий апарат лижучого або редукованого типу. Крила прозорі, відносно широкі, з характерним жилкуванням; задня пара перетворена на дзижчальця.

Личинки видовжені, безногі, білуваті або напівпрозорі, з добре помітною чорною головною капсулою. Живуть у ґрунті, рослинних рештках, грибному субстраті та вологій органічній речовині. Частина видів пошкоджує корені та підземні частини рослин.

Сціаріди особливо численні у вологих ґрунтах, теплицях, парниках, розсадниках і субстратах із високим умістом органічної речовини. Самиці відкладають яйця у вологий субстрат, де розвиваються личинки. Вони можуть пошкоджувати кореневу систему сіянців та молодих рослин, а також сприяти проникненню мікроорганізмів у пошкоджені тканини.

Представниками родини є *Bradysia difformis* Frey, 1948, *Bradysia impatiens* (Johannsen, 1912).

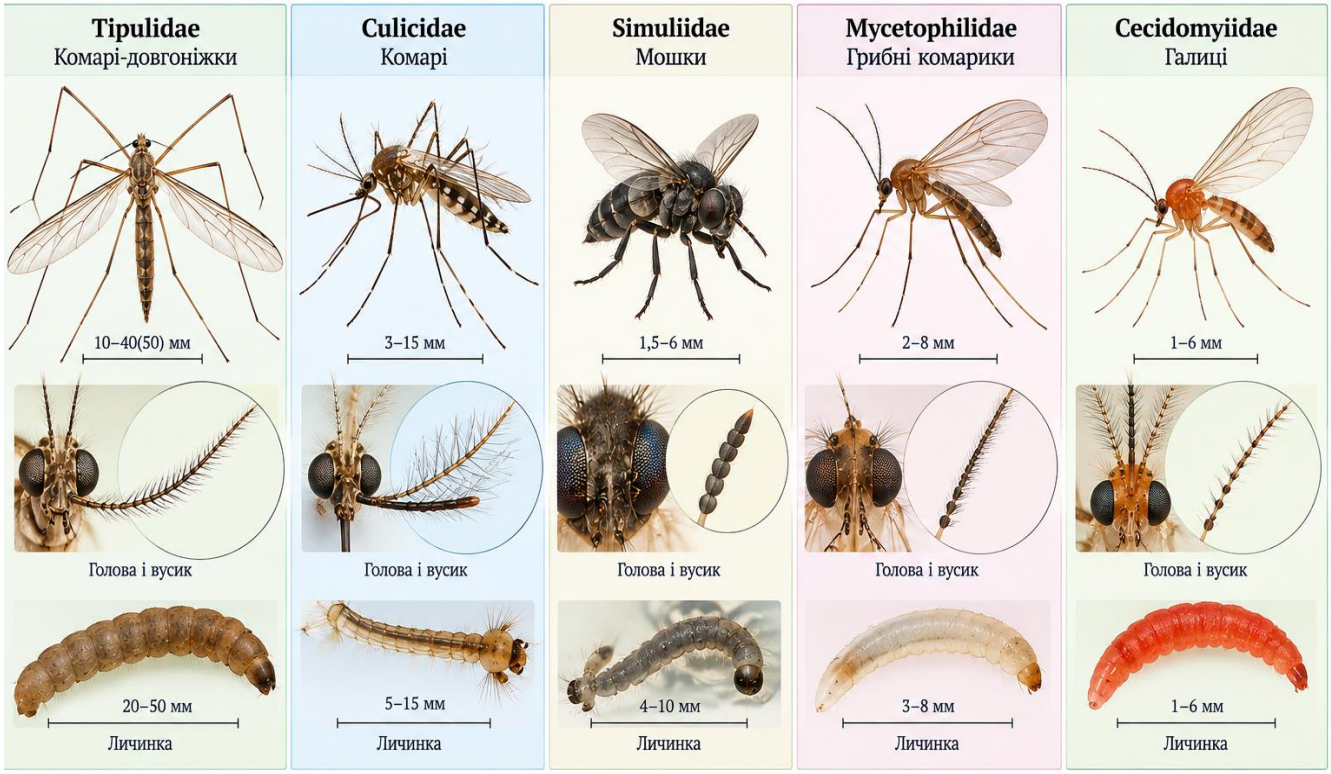


Рисунок 2.86. Представники основних родин підряду Nematocera Довговусі: Tipulidae - комарі-довгоніжки, Culicidae - комарі, Simuliidae - мошки, Mycetophilidae - грибні комарики, Cecidomyiidae - галиці. (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT).

Підряд Brachycera Коротковусі

Представники підряду Brachycera – переважно коротковусі двокрилі, у яких вусики складаються з невеликої кількості члеників, а їх кінцева частина часто має вигляд арісти або стилю. Розміри тіла дуже різноманітні – від кількох міліметрів до кількох сантиметрів. Серед коротковусих є хижаки, фітофаги, сапрофаги, паразитоїди, кровосисні та квіткові форми.

Родина Tabanidae Ґедзі

Ґедзі - переважно середні та великі двокрилі, довжина тіла близько 8–30 мм, у найбільших представників – до 35 мм. Тіло масивне, голова широка, очі дуже

великі; у самців вони часто зближені або стикаються на тімені, у самиць між ними залишається чітка відстань. Вусики короткі, складаються з небагатьох члеників, третій членик часто має кільцеподібні підрозділи. Ротовий апарат у самиць колюче-ріжучо-сисний, у самців – лижучий. Крила широкі, прозорі або з рисунком; дзижчальця добре розвинені.

Личинки видовжені, червоподібні, безногі, з добре розвиненою головною капсулою. Розвиваються переважно у вологому ґрунті, мулі, на заболочених ділянках та біля водойм. Багато личинок – хижаки, живляться дрібними безхребетними, зокрема личинками інших комах.

Дорослі ґедзі активно літають у теплу сонячну погоду. Самці живляться переважно нектаром та іншими рослинними рідинами. Самиці багатьох видів кровосисні й нападають на великих ссавців, а також людину. Кров необхідна їм для дозрівання яєць. Яйця відкладають на рослини, над поверхнею води або у вологих місцях.

Представниками родини є *Tabanus bovinus* Linnaeus, 1758, *Chrysops relictus* Meigen, 1820, *Haematopota pluvialis* (Linnaeus, 1758).

Родина Asilidae Ктирі

Загальна характеристика

Ктирі – переважно середні та великі двокрилі, довжина тіла близько 10–30 мм, у деяких представників – до 40 мм. Тіло струнке або масивне, часто густо опушене. Голова широка, очі великі, вусики короткі. Ротовий апарат колюче-сисний, утворює міцний хоботок, яким хижі імаго проколюють покриви здобичі. Ноги довгі, сильні, з шипами; вони пристосовані для захоплення та утримання комах. Крила добре розвинені.

Личинки видовжені, переважно безногі або з дуже слабко розвиненими кінцівками, розвиваються у ґрунті, рослинних рештках, гнилій деревині та інших органічних субстратах. Вони хижі та живляться личинками інших комах і дрібними безхребетними.

Спосіб життя та біологія

Ктирі – активні хижаки. Дорослі особини часто сидять на відкритих місцях – рослинах, парканах, пнях, ґрунті – звідки здійснюють стрімкі кидки за здобиччю. Ловлять різноманітних комах, зокрема жуків, перетинчастокрилих, прямокрилих та інших двокрилих. Захоплену здобич проколюють хоботком і висмоктують її вміст.

Представниками родини є *Asilus crabroniformis* (Linnaeus, 1758), *Machimus atricapillus* (Fallén, 1814), *Laphria flava* (Linnaeus, 1764).

Родина Dolichopodidae Довгоніжки

Довгоніжки – переважно дрібні двокрилі, довжина тіла близько 1,5–10 мм. Тіло струнке, ноги довгі, у багатьох видів із металевим зеленим, синім або бронзовим блиском. Голова невелика, очі великі, вусики короткі, часто з арістою. Ротовий апарат лижучо-сисний або пристосований до споживання рідкої їжі. Крила відносно вузькі, прозорі, іноді з плямами.

Личинки видовжені, червоподібні, безногі. Розвиваються у ґрунті, вологій підстилці, під корою, у гнилій деревині, на берегах водойм та в інших вологих субстратах. Багато личинок є хижаками.

Дорослі довгоніжки переважно є хижаками дрібних членистоногих. Вони мешкають на рослинах, ґрунті, біля водойм та у вологих місцях. Важливу роль у живленні відіграють дрібні двокрилі, колемболи, попелиці та інші дрібні безхребетні.

Представниками родини є види родів *Dolichopus*, *Poecilobothrus*, *Medetera* та інших.

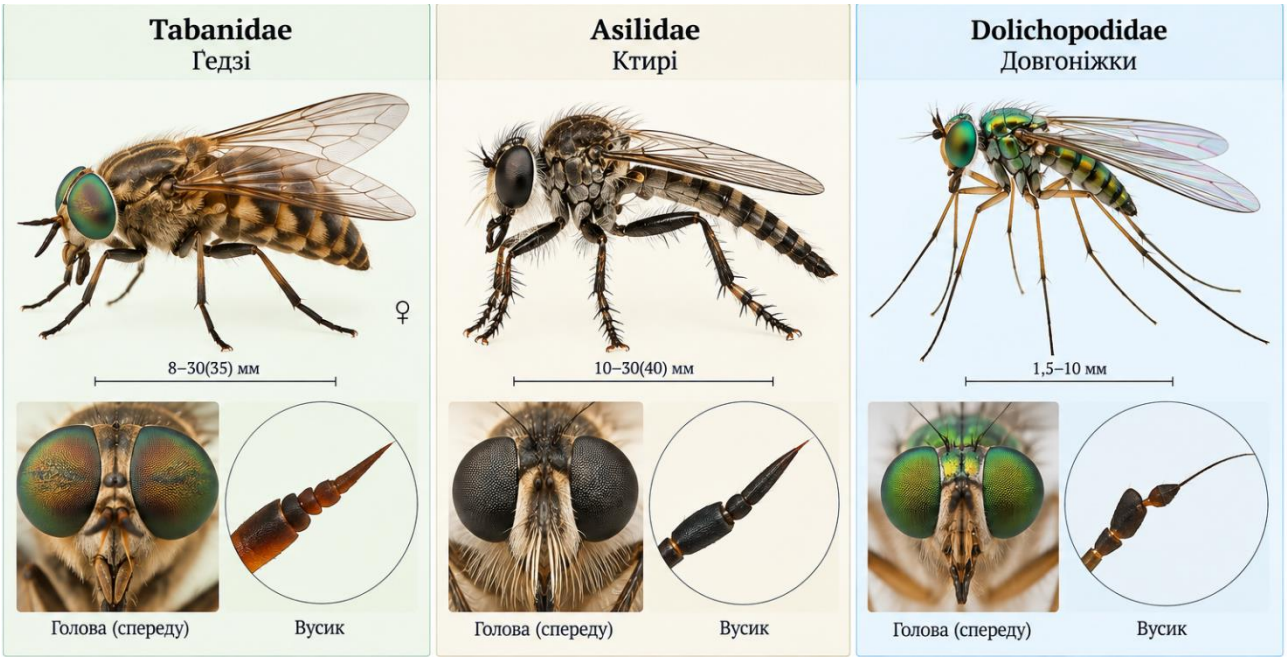


Рисунок 2.87. Представники родин Tabanidae - ґедзі, Asilidae - ктирі та Dolichopodidae – довгоніжки (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT).

<u>Група Cyclorrhapha Круглошовні</u>

Круглошовні охоплюють значну частину найбільш спеціалізованих коротковусих двокрилих. Для багатьох представників характерна пупаріальна лялечка, яка формується всередині затверділої оболонки останньої личинкової шкурки. Серед них є фітофаги, сапрофаги, хижаки, паразитоїди, кровосисні та запилювачі.

Родина Syrphidae Дзюрчалки

Дзюрчалки – переважно дрібні та середніх розмірів двокрилі, довжина тіла близько 5–20 мм, у великих представників – до 25 мм. Багато видів мають яскраве жовто-чорне забарвлення, що нагадує ос, бджіл або джмелів. Голова велика, очі добре розвинені, вусики короткі, часто з арістою. Ротовий апарат лижучо-сисний. Крила добре розвинені; у польоті дзюрчалки здатні зависати на одному місці.

Личинки дуже різноманітні за формою та способом життя. У багатьох видів вони безногі, з м'яким тілом. Частина личинок – хижаки, особливо ті, що

живляться попелицями та іншими дрібними комахами. Інші розвиваються в рослинних тканинах, гниючій органіці, деревині або забрудненій воді.

Дорослі дзюрчалки переважно відвідують квітки та живляться нектаром і пилком, тому мають важливе значення як запилювачі. Самиці багатьох видів відкладають яйця поблизу колоній попелиць, а личинки активно знищують їх. Деякі види пов'язані з гниючою органічною речовиною або водними середовищами.

Представниками родини є *Episyrphus balteatus* (De Geer, 1776), *Syrphus ribesii* (Linnaeus, 1758), *Eristalis tenax* (Linnaeus, 1758).

Родина Tephritidae Плодові мухи

Плодові мухи – переважно дрібні та середніх розмірів двокрилі, довжина тіла близько 3–10 мм. Тіло часто компактне, голова велика, очі добре розвинені. Вусики короткі, з арістою. Крила зазвичай мають характерний плямистий або смугастий рисунок, який є важливою ознакою багатьох видів. Ротовий апарат лижучо-сисний.

Личинки безногі, червоподібні, з редукованою головною капсулою. Багато видів розвивається в плодах, насінні, квітках, стеблах або інших частинах рослин. Частина видів спричинює утворення галів.

Більшість плодових мух пов'язана з рослинами. Самиці відкладають яйця в рослинні тканини, після чого личинки живляться ними. Окремі види є серйозними шкідниками плодових і овочевих культур.

Представниками родини є *Rhagoletis cerasi* (Linnaeus, 1758), *Ceratitis capitata* (Wiedemann, 1824), *Euleia heraclei* (Linnaeus, 1758).

Родина Muscidae Справжні мухи

Справжні мухи – переважно дрібні та середніх розмірів двокрилі, довжина тіла близько 3–12 мм, окремі представники досягають 15 мм. Тіло зазвичай сіре, чорне або буре, часто з характерними смугами на грудях. Голова велика, очі добре розвинені. Вусики короткі, з арістою. Ротовий апарат переважно лижучо-сисний, у кровосисних видів – колючо-сисний. Крила прозорі, добре розвинені.

Личинки безногі, червоподібні, з редукованою головною капсулою. Розвиваються у надзвичайно різноманітних субстратах: гної, рослинних рештках, ґрунті, гниючій органіці, трупах тварин, грибах. Серед личинок є хижаки та фітофаги.

Мусциди мають дуже різноманітний спосіб життя. Частина видів живиться органічними рештками, інші – рослинною їжею або дрібними безхребетними. Серед родини є кровосисні види, зокрема *Stomoxys calcitrans*, які нападають на ссавців. Деякі види мають санітарне та ветеринарне значення.

Представниками родини є *Musca domestica* Linnaeus, 1758, *Stomoxys calcitrans* (Linnaeus, 1758), *Muscina stabulans* (Fallén, 1817).

Родина Anthomyiidae Квіткові мухи

Квіткові мухи - переважно дрібні та середніх розмірів двокрилі, довжина тіла близько 3–10 мм. Зовні багато представників нагадують Muscidae. Тіло зазвичай сіре або чорне, іноді з жовтуватими ділянками. Голова добре розвинена, вусики короткі, з арістою. Ротовий апарат лижучо-сисний. Крила прозорі.

Личинки безногі, червоподібні. Їх спосіб життя дуже різноманітний. Значна частина видів розвивається у рослинних тканинах, зокрема в коренях, стеблах, листках, насінні та квітках. Інші живуть у ґрунті, гниючій органіці або грибах.

Серед Anthomyiidae є численні фітофаги, личинки яких пошкоджують сільськогосподарські культури. Самиці відкладають яйця на рослини або в ґрунт поблизу рослин-господарів. Деякі види розвиваються в органічних рештках.

Представниками родини є *Delia radicum* (Linnaeus, 1758), *Delia platura* (Meigen, 1826), *Anthomyia procellaris* (Linnaeus, 1758).

Родина Tachinidae Тахіни

Загальна характеристика

Тахіни – переважно середніх розмірів двокрилі, довжина тіла близько 5–20 мм, у деяких представників – до 25 мм. Тіло часто масивне, густо вкрите щетинками та волосками. Голова добре розвинена, вусики короткі, з арістою. Ротовий апарат лижучо-сисний. Крила добре розвинені. Для багатьох видів характерні численні міцні щетинки на черевці та грудях.

Личинки переважно паразитоїди інших комах, насамперед гусениць метеликів, личинок і дорослих жуків, клопів та інших комах. Вони розвиваються всередині або на поверхні тіла хазяїна, поступово використовуючи його тканини.

Спосіб життя та біологія

Дорослі тахіни переважно живляться нектаром та іншими рослинними рідинами. Самиці відкладають яйця безпосередньо на хазяїна, поблизу нього або на рослини, які споживає хазяїн. Личинка після проникнення в організм хазяїна розвивається за рахунок його тканин і зрештою спричинює його загибель.

Завдяки паразитуванню на численних фітофагових комах тахіни мають важливе значення як природні регулятори чисельності шкідників.

Представниками родини є *Tachina grossa* (Linnaeus, 1758), *Exorista larvarum* (Linnaeus, 1758), *Compsilura concinnata* (Meigen, 1824).

Родина Sarcophagidae Саркофагіди

Загальна характеристика

Саркофагіди – переважно середніх розмірів двокрилі, довжина тіла близько 5–20 мм, окремі види досягають 25 мм. Тіло зазвичай сіре, з характерним шаховим або смугастим рисунком на черевці; груди часто мають три темні поздовжні смуги. Голова велика, очі добре розвинені, вусики короткі, з арістою. Ротовий апарат лижучо-сисний.

Личинки безногі, червоподібні. Багато видів розвивається у трупах тварин, органічних рештках та екскрементах. Для частини саркофагідів характерне живородіння або яйцеживородіння: самиці відкладають не яйця, а живих личинок або яйця, з яких вони швидко виходять.

Дорослі особини живляться різними органічними речовинами, соками, нектаром та іншими рідкими кормами. Личинки багатьох видів є сапрофагами й беруть участь у розкладанні органічних решток. Водночас серед родини є паразитоїдні види, личинки яких розвиваються в інших безхребетних.

Представниками родини є *Sarcophaga carnaria* (Linnaeus, 1758), *Sarcophila latifrons* (Fallén, 1816) та інші види родів *Sarcophaga* і *Wohlfahrtia*.

Родина Hippoboscidae Кровососки

Кровососки – переважно середніх розмірів двокрилі, довжина тіла близько 3–12 мм, у деяких представників – до 15 мм. Тіло сплощене, міцне, часто вкрите щетинками. Голова невелика, вусики короткі, очі відносно великі. Ротовий апарат колючо-сисний, пристосований до живлення кров'ю. Ноги сильні, з кігтиками, за допомогою яких комахи утримуються на тілі хазяїна. У частини видів крила добре розвинені, у частини – редуковані або відсутні.

Родина Agromyzidae Мінуючі мухи

Невеликі мухи, переважно 1,5–5 мм завдовжки. Тіло відносно струнке, забарвлення часто чорне, сіре або жовтувате. Голова рухома, очі добре розвинені, вусики короткі, тричленикові, з арістою. Ротовий апарат лижучого типу. Крила прозорі, з характерним для двокрилих жилкуванням; задня пара перетворена на дзижчальця. Ноги добре розвинені, придатні для пересування по листках і стеблах. Личинки безногі, білуваті або жовтуваті, з редукованою головною капсулою. Розвиваються переважно всередині рослинних тканин, утворюючи міни в листках, черешках, стеблах або пагонах. Форма й характер міни є важливими ознаками для визначення видів.

Самиці відкладають яйця в тканини рослин, після чого личинки живляться їх внутрішніми тканинами. Залежно від виду розвивається одне або кілька поколінь на рік. Личинки багатьох видів мінують листки, інші пошкоджують черешки та стебла. Лялечка формується всередині рослинних тканин або в ґрунті. Представниками родини є *Liriomyza trifolii* (Burgess, 1880), *Phytomyza horticola* Goureau, 1851, *Agromyza nana* Meigen, 1830.

Родина Chloropidae Злакові мухи

Дрібні мухи, переважно 2–5 мм завдовжки. Тіло компактне, часто жовте, зеленувате або чорне, нерідко з блискучим забарвленням. Голова широка, очі великі; вусики короткі, тричленикові, з арістою. Ротовий апарат лижучого типу. Крила прозорі, задня пара перетворена на дзижчальця. Ноги відносно короткі, добре пристосовані до пересування по рослинах.

Личинки безногі, білуваті, з редукованою головною капсулою. У багатьох видів розвиваються в тканинах злаків, пошкоджуючи молоді пагони, стебла або генеративні органи. Частина видів живиться рослинними тканинами, інші є сапрофагами або хижаками.

Злакові мухи тісно пов'язані з трав'янистою рослинністю, особливо злаками. Самиці відкладають яйця на рослини, а личинки проникають усередину стебел або інших органів. Пошкодження молодих рослин може спричиняти відмирання центрального листка, ослаблення пагонів і зниження продуктивності посівів. Представниками родини є *Oscinella frit* (Linnaeus, 1758), *Chlorops pumilionis* (Bjerkander, 1778), *Meromyza saltatrix* (Linnaeus, 1761).

Родина Drosophilidae Дрозофіліди

Дрібні мухи, переважно 2–5 мм завдовжки. Тіло компактне, жовтувате, буре або темне; у багатьох видів черевце має поперечні темні смуги. Голова округла, очі великі, вусики короткі, з арістою. Ротовий апарат лижучого типу. Крила прозорі, задня пара перетворена на дзижчальця.

Личинки безногі, білуваті, червоподібні. У більшості видів живляться дріжджами та мікроорганізмами, що розвиваються на плодах і рослинних рештках. Частина видів пов'язана безпосередньо з пошкодженими або стиглими плодами.

Дрозофіліди заселяють сади, виноградники, ягідники, склади та місця накопичення рослинних решток. Самиці відкладають яйця на стиглі, перезрілі або пошкоджені плоди. Личинки розвиваються в плодах, прискорюючи їх руйнування. Розвиток за сприятливих умов відбувається швидко, тому протягом року може формуватися кілька поколінь. Представником родини є *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830.

Родина Psilidae Псиліди

Малі або середні мухи, переважно 4–8 мм завдовжки. Тіло струнке, часто блискуче, жовтувате, буре або чорне. Голова добре розвинена, очі великі, вусики короткі, з арістою. Ротовий апарат лижучого типу. Крила прозорі, задня пара перетворена на дзижчальця.

Личинки безногі, білуваті або жовтуваті, з редукованою головною капсулою. Розвиваються переважно в коренях, коренеплодах або інших підземних частинах рослин. У місцях живлення утворюються ходи та порожнини, які сприяють загниванню пошкоджених тканин.

Багато видів пов'язані з рослинами родини Apiaceae та іншими культурними рослинами. Самиці відкладають яйця біля основи рослин або в ґрунт, а личинки проникають у корені та коренеплоди. Лялечка формується в ґрунті. Представником родини є *Psila rosae* (Fabricius, 1794), личинки якої пошкоджують корені та коренеплоди моркви й інших рослин.

Родина Lonchaeidae Лонхеїди

Невеликі мухи, переважно 3–6 мм завдовжки. Тіло здебільшого темне, часто блискуче, з компактною будовою. Голова широка, очі добре розвинені, вусики короткі, з арістою. Ротовий апарат лижучого типу. Крила прозорі, задня пара перетворена на дзижчальця.

Личинки безногі, білуваті, червоподібні. Розвиваються в плодах, квітках, пагонах і пошкоджених рослинних тканинах. Часто заселяють органи, вже пошкоджені іншими комахами або механічно травмовані.

Самиці відкладають яйця на поверхню або в пошкоджені тканини рослин. Личинки живляться рослинними тканинами, після чого залишають кормовий субстрат і заляльковуються переважно в ґрунті. Окремі види можуть пошкоджувати плодові та овочеві культури. Представниками родини є *Lonchaea chorea* (Fabricius, 1787), *Dasiops latifrons* (Meigen, 1826).

Родина Chamaemyiidae Хамеїмііди

Дрібні мухи, переважно 2–5 мм завдовжки. Тіло компактне, часто сіре, жовтувате або чорнувате. Голова широка, очі добре розвинені, вусики короткі, з арістою. Ротовий апарат лижучого типу. Крила прозорі, задня пара перетворена на дзижчальця.

Личинки безногі, видовжені, часто білуваті або жовтуваті. Більшість відомих видів є хижаками попелиць, кокцид та інших дрібних комах. Личинки

живляться безпосередньо здобиччю, проколюючи її покриви та висмоктуючи вміст тіла.

Розвиваються на трав'янистих рослинах, кущах і деревах, де знаходяться колонії попелиць та інших фітофагів. Самиці відкладають яйця поблизу колоній здобичі. Личинки після завершення розвитку залишають рослину і заляльковуються. Представниками родини є *Leucopis annulipes* Zetterstedt, 1848, *Leucopis glyphinaria* Tanasijtshuk, 1961.

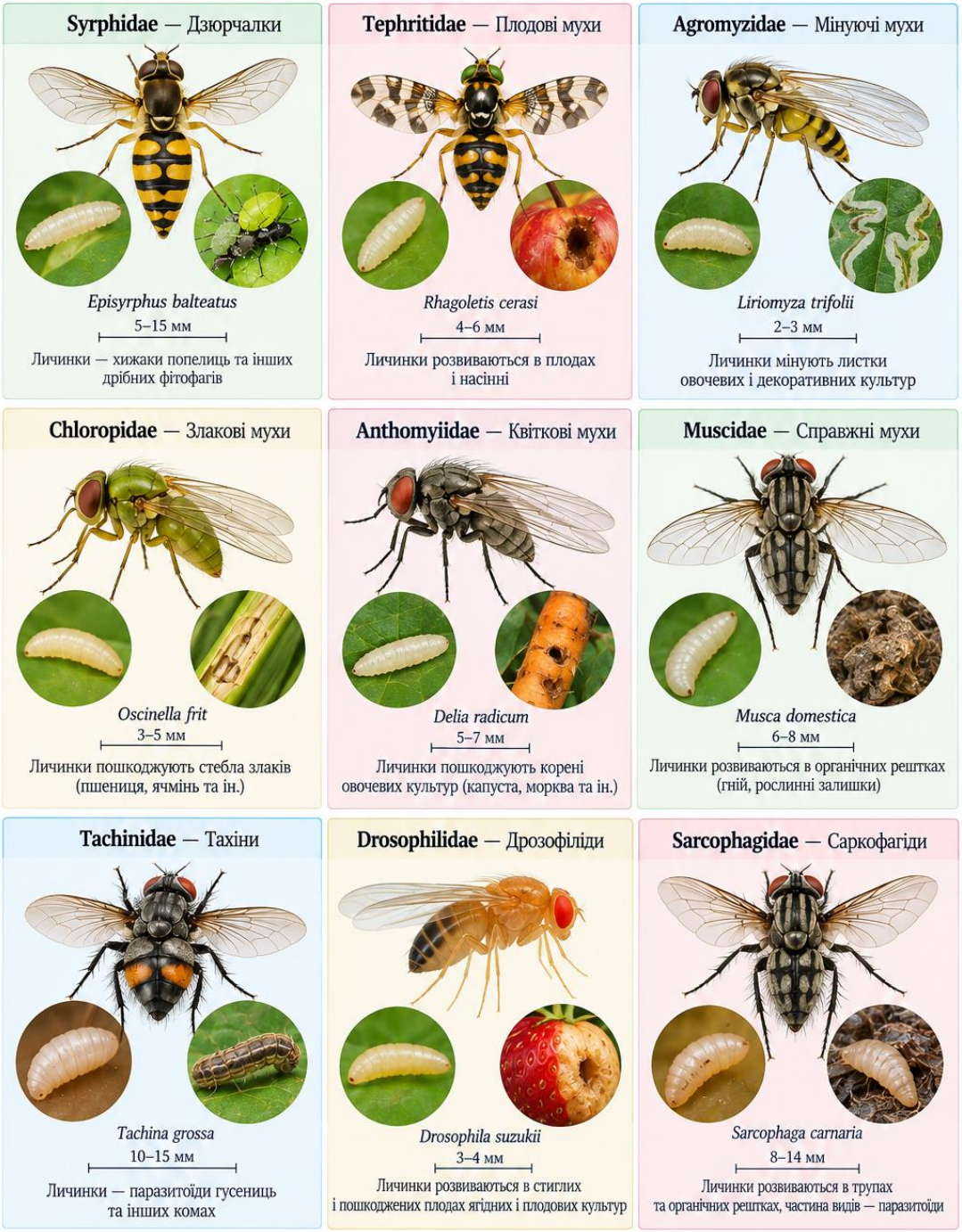


Рисунок 2.88. Представники основних родин групи Cyclorrhapha - Круглошовні (підряд Brachycera - Коротковусі, ряд Diptera - Двокрилі), що мають найбільше значення у захисті рослин (рисунок автора, створений із використанням інструментів штучного інтелекту (ChatGPT).

Питання для обговорення та самоперевірки

1. *Що таке Holometabola і які основні ознаки характеризують цю групу комах?*
2. *Які стадії розвитку проходять комахи з повним перетворенням?*
3. *Чим повне перетворення відрізняється від неповного?*
4. *Яке біологічне значення стадії лялечки у Holometabola?*
5. *Які основні ряди комах традиційно відносять до Holometabola?*
6. *Які морфологічні та біологічні особливості личинок Holometabola?*
7. *Які переваги повного перетворення сприяли еволюційному успіху Holometabola?*
8. *Яке місце Holometabola займає у системі класу Insecta?*
9. *Які сучасні молекулярно-філогенетичні дані використовують для встановлення спорідненості рядів Holometabola?*
10. *Яке значення Holometabola у природних екосистемах та діяльності людини?*

11. *Що таке Mecopteroidea і які ряди комах традиційно включають до цього надряду?*
12. *Які морфологічні ознаки є характерними для Mecopteroidea?*
13. *Які особливості будови крил характерні для представників Mecopteroidea?*
14. *Які типи ротового апарату зустрічаються у мекоптероїдних комах?*
15. *Які особливості розвитку та метаморфозу характерні для Mecopteroidea?*
16. *Яке місце займає ряд Mecoptera у системі Mecopteroidea?*
17. *Які основні родини входять до складу ряду Mecoptera?*
18. *Які характерні ознаки мають представники родини Panorpidae?*
19. *Чим характеризуються представники родини Bittacidae і який спосіб життя вони ведуть?*
20. *Які особливості будови та біології мають представники Mecoptera?*
21. *Яке значення мають скорпіонові мухи (Panorpa) в екосистемах?*
22. *Які особливості живлення личинок і дорослих особин Mecoptera?*
23. *Яке значення має статевий диморфізм у представників Mecoptera?*
24. *Які особливості шлюбної поведінки характерні для скорпіонових мух?*
25. *Які викопні форми Mecoptera мають значення для вивчення еволюції Holometabola?*

26. *Які ряди комах вважають найближчими родичами Mecoptera?*
27. *Які аргументи використовують для встановлення спорідненості Mecoptera, Siphonaptera та Diptera?*
28. *Яке місце займають Siphonaptera (блохи) у системі Mecopteroidea?*
29. *Які еволюційні зміни призвели до високої спеціалізації бліх до паразитичного способу життя?*
30. *Яке значення вивчення Mecopteroidea для розуміння еволюції та різноманіття Holometabola?*

Тема 2.9. Сучасні цифрові платформи та мобільні застосунки для ентомологічних досліджень.

Цифровізація ентомологічних досліджень істотно розширила можливості польового збору, визначення та опрацювання інформації про комах. Сучасний смартфон поєднує функції фотокамери, GPS-навігатора, засобу запису польових спостережень і доступу до спеціалізованих баз даних. Завдяки цьому результати спостережень можна фіксувати безпосередньо в місці виявлення комахи, доповнюючи їх фотографіями, датою, координатами, описом біотопу та іншими відомостями.

Однією з найвідоміших міжнародних платформ для таких досліджень є iNaturalist. Вона дає змогу створювати цифрові записи спостережень живих організмів із фотографіями, датою та місцем знаходження. Для визначення організмів використовуються алгоритми комп'ютерного розпізнавання зображень, після чого запропоноване визначення може бути уточнене або підтверджене іншими користувачами. Таким чином, iNaturalist поєднує автоматизоване визначення з експертною оцінкою та громадянською наукою. Платформа також дає можливість здійснювати пошук спостережень за таксономічною групою, територією, датою та іншими параметрами й експортувати результати для подальшого аналізу.

Для швидкого польового визначення організмів використовується мобільний застосунок Seek by iNaturalist. Він застосовує технологію розпізнавання зображень і під час наведення камери на організм пропонує його можливе визначення. Застосунок може бути корисним студентам і дослідникам під час попереднього визначення комах у польових умовах. Водночас результат автоматичного розпізнавання не слід розглядати як остаточне таксономічне визначення: особливо складним є визначення близьких видів, для розмежування яких необхідні діагностичні морфологічні ознаки, мікроскопічне дослідження або консультація фахівця. Сам iNaturalist рекомендує не покладатися виключно на результати штучного інтелекту під час визначення організмів.

Важливим міжнародним ресурсом для роботи з даними про біорізноманіття є GBIF (Global Biodiversity Information Facility). На відміну від застосунків, орієнтованих насамперед на безпосередню реєстрацію спостережень, GBIF є глобальною інфраструктурою доступу до біорізноманіття. Вона об'єднує дані з музейних колекцій, наукових досліджень, біологічних баз даних і сучасних цифрових спостережень. Для ентомологів особливо важливими є записи про місце та дату реєстрації видів, які можна використовувати для аналізу ареалів, просторового поширення, динаміки фауни, виявлення інвазійних видів та оцінювання змін біорізноманіття.

GBIF дає можливість не лише переглядати окремі записи, але й здійснювати вибірки великих масивів даних за таксономічними, географічними та часовими параметрами. Дані можуть завантажуватися для подальшого статистичного аналізу, картографування та моделювання. Для автоматизованого опрацювання великих масивів інформації передбачений програмний API, який може

використовуватися, зокрема, у середовищах R та Python. Це особливо важливо для сучасної екологічної та ентомологічної науки, де аналіз розподілу видів часто здійснюється на основі тисяч або мільйонів записів.

Для ентомологічних досліджень, пов'язаних із захистом рослин, важливе значення має EPPO Global Database – база даних Європейської та Середземноморської організації із захисту рослин (EPPO). Вона містить інформацію про рослини та шкідливі організми, зокрема комах-фітофагів, їхні наукові та загальновживані назви, таксономічне положення, географічне поширення, рослини-живителі, фотографії, EPPO-коди та нормативну інформацію. База особливо корисна для перевірки назв шкідників, їхніх господарів і поширення, а також під час роботи з карантинними та інвазійними видами.

Окрему групу становлять мобільні застосунки для автоматичного визначення комах за фотографією. Наприклад, застосунок Picture Insect використовує технології штучного інтелекту для розпізнавання комах за зображенням і надає інформацію про визначені організми. Подібні програми можуть бути корисними як допоміжний інструмент під час попередньої ідентифікації матеріалу, навчання студентів або швидкого орієнтування в польових умовах.

Однак застосування таких програм потребує критичного ставлення до отриманих результатів. Алгоритм розпізнавання визначає найбільш подібний об'єкт на основі наявних у його базі зображень, тому помилки можливі при фотографуванні комах під незвичним кутом, за недостатнього освітлення, при пошкодженні окремих частин тіла або за наявності морфологічно близьких видів. Особливо обмеженим є автоматичне визначення видів, діагностичні ознаки яких пов'язані з будовою геніталій, жилкуванням крил, мікроскопічними структурами, хетотаксією або іншими ознаками, які неможливо надійно оцінити за звичайною фотографією. Тому результати роботи штучного інтелекту доцільно розглядати як попереднє визначення, яке потребує перевірки за визначниками, науковими публікаціями або експертом.

Важливим напрямом цифрової ентомології є стандартизація польового спостереження. Під час фотографування комахи бажано отримувати декілька зображень: вигляд зверху, збоку та, за можливості, спереду або знизу. Для дрібних комах доцільно додавати масштабну лінійку. Одночасно необхідно фіксувати дату, координати, тип біотопу, рослину-живителя, чисельність або кількість виявлених особин та спосіб відлову. Такі відомості значно підвищують наукову цінність цифрового запису.

Особливо перспективним є поєднання GPS, цифрової фотографії та геоінформаційних систем (ГІС). Координати окремих знахідок можна наносити на карти та використовувати для побудови карт поширення видів. Повторне проведення обліків у тих самих точках дає змогу оцінювати зміни чисельності та просторової структури популяцій. У сільськогосподарській ентомології такі технології можуть застосовуватися для картування осередків шкідників,

визначення зон їх поширення та аналізу зв'язку чисельності комах із культурою, фазою її розвитку, погодними умовами та агротехнічними заходами.

Цифрові платформи також створюють нові можливості для громадянської науки (citizen science). Велика кількість аматорських спостережень, якщо вони правильно оформлені та проходять процедуру перевірки, може доповнювати дані професійних досліджень. Такі записи особливо цінні для виявлення рідкісних, інвазійних або таких, що розширюють свій ареал, видів. Водночас під час наукового використання необхідно враховувати нерівномірність спостережень: більшість користувачів здійснює їх поблизу населених пунктів, у доступних місцях і в періоди найбільшої активності комах. Тому відсутність цифрових записів у певній місцевості не обов'язково свідчить про відсутність виду.

Таким чином, сучасні цифрові платформи та мобільні застосунки стають важливим доповненням до традиційних методів ентомологічних досліджень. iNaturalist і Seek доцільно використовувати насамперед для фотографування, первинного визначення та накопичення спостережень; GBIF – для пошуку й аналізу глобальних даних про поширення видів; EPPO Global Database – для перевірки інформації про шкідників, рослини-живителі та їх поширення; мобільні AI-застосунки – як допоміжний засіб попередньої ідентифікації. Найбільш надійний підхід передбачає поєднання цифрових технологій із традиційним морфологічним визначенням, музейними колекціями, спеціалізованими визначниками та експертною перевіркою.

Практичне правило для ентомолога: цифровий застосунок може суттєво прискорити пошук відповіді, але не замінює таксономічного визначення. Для наукової роботи кінцеве визначення виду повинно ґрунтуватися на діагностичних ознаках і бути підтвердженим надійними джерелами.

Таблиця 2.2. Основні цифрові ресурси

Платформа/ застосунок	Основне призначення в ентомології
iNaturalist	Фіксація спостережень, фото, координат і дат; попереднє визначення; експертна перевірка
Seek by iNaturalist	Швидке польове визначення організмів за допомогою камери
GBIF	Пошук, завантаження та аналіз глобальних даних про поширення видів
EPPO Global Database	Інформація про шкідників, рослини-живителі, поширення та карантинний статус
Picture Insect та подібні AI-застосунки	Попереднє визначення комах за фотографією
ГІС-платформи	Картування знахідок, аналіз ареалів і просторової структури популяцій

Список використаних джерел

1. Donoughe S. *Insect egg morphology: evolution, development, and ecology* // Current Opinion in Insect Science. 2022. Vol. 50. Article 100868. DOI: 10.1016/j.cois.2021.12.008.

2. Bellés X. *Insect Metamorphosis: From Natural History to Regulation of Development and Evolution*. London: Academic Press, 2020. 286 p.

3. Fan X.-B., Pang R., Li W.-X. et al. *An Overview of Embryogenesis: External Morphology and Transcriptome Profiling in the Hemipteran Insect Nilaparvata lugens* // Frontiers in Physiology. 2020. Vol. 11. Article 106.

4. Wu Z., Yang L., He Q., Zhou S. *Regulatory Mechanisms of Vitellogenesis in Insects* // Frontiers in Cell and Developmental Biology. 2020. Vol. 8. Article 593613.

5. Nation J. L. *Insect Physiology and Biochemistry*. 4th ed. Boca Raton: CRC Press, 2022. 644 p.

6. Nation J. L. *Insect Physiology and Biochemistry*. 4th ed. Boca Raton : CRC Press, 2022. 644 p.

7. Donoughe S. Insect egg morphology: evolution, development, and ecology. *Current Opinion in Insect Science*. 2022. Vol. 50. Article 100868. DOI: 10.1016/j.cois.2021.12.008.

8. Dyby, S. (2008). Embryogenesis. In: Capinera, J.L. (eds) Encyclopedia of Entomology. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6359-6_3541

9. Zhurov, V, Terzin, T. and Grbić, M. 2004. Early blastomere determines embryo proliferation and caste fate in a polyembryonic wasp. *Nature* 43: 764–769.

10. Leptin M. Gastrulation in *Drosophila*: the logic and the cellular mechanisms. *The EMBO Journal*. 1999. Vol. 18, No. 12. P. 3187–3192. DOI: 10.1093/emboj/18.12.3187.

11. Donoughe S. Insect egg morphology: evolution, development, and ecology. *Current Opinion in Insect Science*. 2022. Vol. 50. Article 100868. DOI: 10.1016/j.cois.2021.12.008.

12. Staller M. V., Clark I. B. N., Peel A. D. Comparing gastrulation in flies: Links between cell biology and the evolution of embryonic morphogenesis. *Mechanisms of Development*. 2020. Vol. 164. Article 103648. DOI: 10.1016/j.mod.2020.103648.

13. Clark E., Desponds J., et al. Recent approaches lead to a deeper understanding of diverse segmentation mechanisms in insects, with a focus on the pair-rule genes. *Current Opinion in Insect Science*. 2025. Vol. 68. Article 101317. DOI: 10.1016/j.cois.2024.101317.

14. Negre B., et al. Evolution of the insect Hox gene cluster: Comparative analysis across 243 species. *Seminars in Cell & Developmental Biology*. 2024. Vol. 152–153. P. 4–15. DOI: 10.1016/j.semcdb.2022.11.010.

15. Bellés X. How stage identity is established in insects: the role of the Metamorphic Gene Network. *Current Opinion in Insect Science*. 2021. Vol. 43. P. 29–38. DOI: 10.1016/j.cois.2020.10.002.

16. Jacobs C. G. C., Spaink H. P., van der Zee M. The extraembryonic serosa protects the insect egg against desiccation. *Proceedings of the Royal Society B:*

Biological Sciences. 2013. Vol. 280(1764). Article 20131082. DOI: 10.1098/rspb.2013.1082.

17. Horn T., Panfilio K. A. Novel functions of extraembryonic epithelia in insect embryogenesis. *Current Opinion in Insect Science*. 2016. Vol. 13. P. 11–18. DOI: 10.1016/j.cois.2015.10.005.

18. Panfilio K. A. Extraembryonic development in insects and the acrobatics of blastokinesis. Developmental Biology. 2008. Vol. 313(2). P. 471–491. DOI: 10.1016/j.ydbio.2007.11.004.

19. Clark E., Desponds J., Koniszewski N. D. B., Extavour C. G. Recent approaches lead to a deeper understanding of diverse segmentation mechanisms in insects, with a focus on the pair-rule genes. *Current Opinion in Insect Science*. 2025. Vol. 68. Article 101317. DOI: 10.1016/j.cois.2024.101317.

20. Staller M. V., Clark I. B. N., Peel A. D. Comparing gastrulation in flies: links between cell biology and the evolution of embryonic morphogenesis. *Mechanisms of Development*. 2020. Vol. 164. Article 103648. DOI: 10.1016/j.mod.2020.103648.

21. Hayes P., Solon J. Drosophila dorsal closure: an orchestra of forces to zip shut the embryo. *Mechanisms of Development*. 2017. Vol. 144. P. 2–10. DOI: 10.1016/j.mod.2016.11.005.

22. Heming B. S. *Insect Development and Evolution*. Ithaca : Cornell University Press, 2018.

23. Kiehart D. P., Crawford J. M., Aristotelous A., Venakides S., Edwards G. S. Cell Sheet Morphogenesis: Dorsal Closure in *Drosophila melanogaster* as a Model System. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*. 2017. Vol. 33. P. 169–202. DOI: 10.1146/annurev-cellbio-111315-125357.

24. Heming B. S. *Insect Development and Evolution*. Ithaca : Cornell University Press, 2018. 464 p. DOI: 10.7591/9781501720758.

25. Capinera J. L. (ed.). *Encyclopedia of Insects*. 2nd ed. Amsterdam : Elsevier, 2009. Розд. 113: Growth, Individual. P. 431–434. DOI: 10.1016/B978-0-12-374144-8.00122-3.

26. Gilbert L. I. *Insect Hormones*. Princeton : Princeton University Press, 2021.

27. Nation J. L. *Insect Physiology and Biochemistry*. 4th ed. Boca Raton : CRC Press, 2022. 586 p.

28. Truman J. W. The evolution of insect metamorphosis // *Current Biology*. 2019. Vol. 29, No. 23. P. R1252–R1268.

29. Dong L., Yang X., Jin X., Liu X., Gao M., Fang J. Life history traits and developmental duration of the Yellow Coster *Telchinia issoria* Hübner, 1819 (Lepidoptera: Nymphalidae) under laboratory conditions. Insects. 2026. Vol. 17, No. 2. Art. 216. DOI: 10.3390/insects17020216.

30. Nijhout H. F., Callier V. Developmental mechanisms of body size and wing-body scaling in insects. Annual Review of Entomology. 2015. Vol. 60. P. 141–156. DOI: 10.1146/annurev-ento-010814-020841.

31. Okamoto N., Yamanaka N. Body size regulation by maturation steroid hormones: a Drosophila perspective. Development, Growth & Differentiation. 2018.

32. Nässel D. R., Vanden Broeck J. Roles of the insulin signaling pathway in insect development and organ growth. Peptides. 2016. Vol. 82. P. 66–75. —

33. Truman J. W., Riddiford L. M. Hormonal regulation of insect metamorphosis with special reference to juvenile hormone biosynthesis. Current Topics in Developmental Biology. 2013. Vol. 103. P. 73–100.

34. Truman J. W., Riddiford L. M. Endocrine Insights into the Evolution of Metamorphosis in Insects // Annual Review of Entomology. 2002. Vol. 47. P. 467–500. DOI: 10.1146/annurev.ento.47.091201.145230

35. Chapman R. F., Simpson S. J., Douglas A. E. The Insects: Structure and Function. 5th ed. Cambridge : Cambridge University Press, 2013. 929 p.

36. Pascini T. V., Martins G. F. The insect spermatheca: an overview. Zoology. 2017. Vol. 121. P. 56–63. DOI: 10.1016/j.zool.2016.12.001.

37. Normark B. B. The evolution of alternative genetic systems in insects. *Annual Review of Entomology*. 2003. Vol. 48. P. 397–423. DOI: 10.1146/annurev.ento.48.091801.112656.

38. Craig L., L. W. Polyembryony in insects. *Annual Review of Entomology*. 2015. Vol. 60. P. 245–261.

39. Gullan P. J., Cranston P. S. The Insects: An Outline of Entomology. 5th ed. Chichester : Wiley Blackwell, 2014. 624 p.

40. Begon M., Townsend C. R., Harper J. L. Ecology: From Individuals to Ecosystems. 4th ed. Oxford : Blackwell Publishing, 2006. 738 p.

41.Chapman R. F., Simpson S. J., Douglas A. E. The Insects: Structure and Function. 6th ed. Cambridge : Cambridge University Press, 2025. 954 p.

42. Numata H., Shintani Y. Diapause in univoltine and semivoltine life cycles. Annual Review of Entomology. 2023. Vol. 68. P. 257–276. DOI: 10.1146/annurev-ento-120220-101047.

43. Virant-Doberlet M., Stritih-Peljhan N., Žunič-Kosi A., Polajnar J. Functional diversity of vibrational signaling systems in insects. Annual Review of Entomology. 2023. Vol. 68. P. 191–210. DOI: 10.1146/annurev-ento-120220-095459.

44. Chapman R. F., Simpson S. J., Douglas A. E. The Insects: Structure and Function. 6th ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2025. 954 p.

45. Pichon N., Roques A., Jactel H. et al. InsectGUILD: feeding guilds of lepidopteran and hymenopteran larvae consuming Northern Hemisphere woody plants. Scientific Data. 2025. Vol. 12. Article 947.

46. Chapman R. F., Simpson S. J., Douglas A. E. The Insects: Structure and Function. 6th ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2025. 954 p.

47. Douglas A. E. The Microbial Dimension in Insect Nutritional Ecology. Functional Ecology. 2024. Vol. 38, No. 3. P. 517–529.

48. Matthews R. W., Matthews J. R. Insect Behavior. 2nd ed. Dordrecht: Springer, 2010. 517 p.

49. Córdoba-Aguilar A., González-Tokman D., González-Santoyo I. (Eds.). Insect Behavior: From Mechanisms to Ecological and Evolutionary Consequences. Oxford: Oxford University Press, 2018. 536 p.

50. Leonhardt S. D., Menzel F., Nehring V., Schmitt T. Ecology and evolution of communication in social insects. Cell. 2016. Vol. 164, № 6. P. 1277–1287.

51. McKinney R. M., McDonald A. J. The neural basis for insect pheromonal communication. Current Opinion in Insect Science. 2015. Vol. 12. P. 86–92.

52. Padimi V., Rajashekar K., Kumar N. Communication in insects: A review. Journal of Entomological and Zoological Studies. 2023. Vol. 26, № 2. P. 1317–1326.

53. Kocher, S. D., & Kingwell, C. J. (2024). *The Molecular Substrates of Insect Eusociality*. Annual Review of Genetics, 58, 273–295. DOI 10.1146/annurev-genet-111523-102510

54. Gordon, D. M. (2024). *Regulation of division of labor in insects: a colony-level perspective*. Current Opinion in Insect Science, 61, 101155. DOI 10.1016/j.cois.2023.101155

55. Schowalter, T. D. *Insect Ecology: An Ecosystem Approach*. 5th ed. London : Academic Press, 2022. 912 p. DOI: 10.1016/C2020-0-02113-4.

56. Haavik, L. J., Stephen, F. M. Insect Ecology. In: *Forest Entomology and Pathology*. Cham : Springer, 2023. P. 91–113. DOI: 10.1007/978-3-031-11553-0_4.

57. Zhang Y., Zhang S., Xu L. The pivotal roles of gut microbiota in insect plant interactions for sustainable pest management. *npj Biofilms and Microbiomes*. 2023. Vol. 9. Art. 66. DOI: 10.1038/s41522-023-00435-y.

58. Kaltenpoth M., Flórez L. V., Vigneron A. [et al.] Origin and function of beneficial bacterial symbioses in insects. *Nature Reviews Microbiology*. 2025. Vol. 23. P. 551–567

59. IPBES. The assessment report on pollinators, pollination and food production : summary for policymakers. Bonn : Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, 2016. 36 p.

60. PERRIN, A. et al. Worldwide impacts of landscape anthropization on mosquito abundance and diversity: a meta-analysis. Global Change Biology. 2022. Vol. 28, no. 23. P. 6857–6871. DOI: 10.1111/gcb.16406.

61. Tougeron K. Diapause research in insects: historical review and recent work perspectives. Entomologia Experimentalis et Applicata. 2019. Vol. 167, № 1. P. 27–36.

62. Teder T., et al. What can plasticity contribute to insect responses to climate change? Annual Review of Entomology. 2016. Vol. 61. P. 433–451.

63. Gotthard K., Berger D., Rohner P. Life-history evolution of insects in response to climate variation: seasonal timing versus thermal physiology. Annual Review of Entomology. 2026. Vol. 71. P. 129–148.

64.Numata H., Shintani Y. Diapause in univoltine and semivoltine life cycles. Annual Review of Entomology. 2023. Vol. 68. P. 257–276.

65. Denlinger D. L. Regulation of diapause. Annual Review of Entomology. 2002. Vol. 47. P. 93–122.

66. Guo X., Kang L. Phenotypic plasticity in locusts: trade-off between migration and reproduction. Annual Review of Entomology. 2025. Vol. 70. P. 23–44.

67. Schowalter T. D. Insect Ecology: An Ecosystem Approach. 4th ed. London: Academic Press, 2022. 900 p.

68. BEWICK, S. et al. Current and future challenges of predictive insect population modelling. *Functional Ecology*. 2016. Vol. 30. P. 219–231. DOI: 10.1111/1365-2435.12678.

69. GARNAS, J. R., AYRES, M. P., LOMBARDERO, M. J. Forest Insect Population Dynamics. In: Forest Entomology and Pathology. Cham: Springer, 2023. P. 115–140. DOI: 10.1007/978-3-031-11553-0_5.

70. Haavik L. J., Stephen F. M. Insect ecology. Forest Entomology and Pathology. Cham: Springer Nature, 2023. P. 91–113.

71. Sánchez-Bayo F., Wyckhuys K. A. G. Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. Biological Conservation. 2019. Vol. 232. P. 8–27.

72. Collins, C. T., Audusseau, H., Hassall, C., Keyghobadi, N., Sinu, P. A., Saunders, M. E. Insect ecology and conservation in urban areas: an overview of knowledge and needs. *Insect Conservation and Diversity*. 2024. Vol. 17, no. 2. P. 169–181. DOI: 10.1111/icad.12733

73. Skinner, G. L. V., Cooke, R., Roy, H. E. et al. Meta-analysis reveals negative but highly variable impacts of invasive alien species across terrestrial insect orders. *Nature Communications*. 2026. Vol. 17. Article 296. DOI: 10.1038/s41467-025-67925-9.

74. Brunet, J., Fragoso, F. P. What are the main reasons for the worldwide decline in pollinator populations? *CABI Reviews*. 2024. Vol. 19. Article 0016. DOI: 10.1079/cabireviews.2024.0016

75. Вагалюк Л. В., Рибалко М. О. Біорізноманіття комах-дендробіонтів полезахисних лісових смуг Північного Лісостепу України // *Біоресурси і природокористування*. 2023. Т. 14, № 3–4. С. 99–106. DOI: 10.31548/biologiya14(3-4).2023.009.

76. Бригадиренко В. В. Основи систематики комах. Дніпропетровськ : РВВ ДНУ, 2013. 204 с.

77. Сільськогосподарська ентомологія / за ред. Б. М. Литвинова, М. Д. Євтушенка. Київ : Вища освіта, 2005. 220 с.

78. Согур Л. М. Зоологія : курс лекцій. Київ : Фітосоціоцентр, 2004. 308 с.

79. Трускавецька І. Я. Основи зоології : навч. посіб. Переяслав-Хмельницький : Вид-во Переяслав-Хмельницький ДПУ ім. Григорія Сковороди, 2015. 186 с.

80. Федоренко В. П., Покозій Й. Т., Круть М. В. Ентомологія : підручник. Київ : Фенікс ; Колобіг, 2013. 344 с.

81. Delimiting Species-Prospects and Challenges for DNA Barcoding [Електронний ресурс]. 2025. DOI/бібліографічні дані можна оформити після уточнення авторів та журналу.

82. DNA barcoding of insects from India: Current status and future perspectives // Molecular Biology Reports. 2022. DOI: 10.1007/s11033-022-07628-2.

83. Catalogue of Life 2025. Catalogue of Life Checklist [Електронний ресурс]. 2025. DOI: 10.48580/dgr6n.

84. Kotpal R. L. Invertebrates: Modern Textbook of Zoology. Rastogi Publications, 2019. 235 p.

85. Misof B. et al. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution // Science. 2014. Vol. 346, No. 6210. P. 763–767.

86. Говорун О. В., Фірман Л. О. Загальна зоологія. Безхребетні тварини : курс лекцій. Суми : Вид-во СДПУ ім. А. С. Макаренка, 2016. 146 с.

87. Ємець О. М., Деменко В. М. Агрозоологія : навч. посіб. Суми : Видавничий дім «Ельдорадо», 2018. 272 с.

88. Кваша В. І., Пилявський Б. Р., Подобівський С. С. Зоологія безхребетних : лаб. практикум. Тернопіль : Богдан, 2001. 144 с.

89. Куйбіда В. В. Практикум з зоології : навч.-метод. посіб. Переяслав-Хмельницький, 1993. 153 с.

90. Марченко А. Б. Ентомологія : метод. вказівки. Біла Церква, 2021. 117 с.

91. Матушкіна Н. О. Ентомологія : курс лекцій. Київ, 2020. 111 с.

92. Шапран Ю. П. Зоологія безхребетних : навч.-метод. посіб. Ч. 1–2. Переяслав-Хмельницький : Вид-во «КСВ», 2013. 156 с.

93. Яковлєв Р. В. Агрозоологія : навч. посіб. Київ : Компрінт, 2020. 420 с.

94. Casas J., Simpson S. J. Advances in Insect Physiology: Insect Integument and Colour. London : Academic Press, an imprint of Elsevier, 2010. 364 p.

95. Gorb S. N. Attachment Devices of Insect Cuticle. Dordrecht ; Boston ; London : Kluwer Academic Publishers, 2001. 305 p.

96. Grimaldi D., Engel M. S. Evolution of the Insects. Cambridge : Cambridge University Press, 2005. 755 p.

97. Friedrich F. et al. Insect morphology in the age of phylogenomics // Entomological Science. 2014. Vol. 17, No. 1. P. 1–24.

98. Kjer K. M. et al. Progress, pitfalls and parallel universes: a history of insect phylogenetics // Journal of the Royal Society Interface. 2016. Vol. 13. P. 20160363.

99. Miller S. A., Harley J. P. Zoology. McGraw-Hill Science, 2019. 576 p.

100. Sverdrup-Thygeson A. Terra Insecta. 2021. 225 p.

101. Lefroy H. M. Manual of Entomology: With Special Reference to Economic Entomology. London : Longmans, Green and Co. ; Edward Arnold & Co., 1923. 541 p.

102. Galli L., Shrubovych J., Bu Y., Zinni M. Genera of the Protura of the World: diagnosis, distribution, and key // *ZooKeys.* 2018. Vol. 772. P. 1–45. DOI: 10.3897/zookeys.772.24410.

103. Silvestri F. Descrizione di un nuovo genere di insetti // Bollettino del Laboratorio di Zoologia generale e agraria della R. Scuola superiore d'agricoltura in Portici. 1913. Vol. 7. P. 193–209.

104. Tipping C. Proturans *Protura spp.* (Entognatha: Protura). University of Florida, IFAS Extension, EENY043/IN200, 2023.

105. Shrubovych J., Galli L., Bu Y., Yin W. Going Deeper into High and Low Phylogenetic Relationships of Protura // *Genes*. 2019. Vol. 10, No. 4. Article 292. DOI: 10.3390/genes10040292.

106. Szeptycki A. The taxonomy of Protura: present status and future problems // *Pedobiologia.* 2002. Vol. 46, No. 3–4. P. 209–214. DOI: 10.1078/0031-4056-00127.

107. Tuxen S. L. Protura (Insecta). Fauna of New Zealand. 1985. Vol. 9. DOI: 10.7931/J2/FNZ.9.

108. Шрубович Ю. Ю. Таксономічне багатство та хорологічна структура фауни Protura України // *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*. 2010. Вип. 29. С. 75–81.

109. Sendra A., Jiménez-Valverde A., Selfa J., Reboleira A. S. P. S. Diversity, ecology, distribution and biogeography of Diplura // *Insect Conservation and Diversity.* 2021. Vol. 14, No. 4. P. 415–425. DOI: 10.1111/icad.12480.

110. Sendra A., Reboleira A. S. P. S. Euro-Mediterranean fauna of Campodeinae (Campodeidae, Diplura) // *European Journal of Taxonomy.* 2020. No. 728. P. 1–XX. DOI: 10.5852/ejt.2020.728.1181. Sendra A., Jiménez-Valverde A., Selfa J., Reboleira A. S. P. S. Diversity, ecology, distribution and biogeography of Diplura // *Insect Conservation and Diversity*. 2021. Vol. 14, No. 4. P. 415–425. DOI: 10.1111/icad.12480.

111. Sendra A., Reboleira A. S. P. S. Euro-Mediterranean fauna of Campodeinae (Campodeidae, Diplura) // *European Journal of Taxonomy*. 2020. Vol. 728, No. 1. P. 1–130. DOI: 10.5852/ejt.2020.728.1181.

112. Sendra A., Komerički A., Lips J., Luan Y., Selfa J., Jiménez-Valverde A. Asian cave-adapted diplurans, with the description of two new genera and four new species (Arthropoda, Hexapoda, Entognatha) // *European Journal of Taxonomy*. 2021. Vol. 731, No. 1. P. 1–46. DOI: 10.5852/ejt.2021.731.1199.

113. Sendra A., Palero F., Jiménez-Valverde A., Reboleira A. S. P. S. Diplura in caves: diversity, ecology, evolution and biogeography // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2020. Vol. 192, No. 3. P. 675–689. DOI: 10.1093/zoolinnean/zlaa116.

114. Du Preez G., Millar I., Sendra A., Sánchez-García A., Ferreira R. L. Life in darkness: an overview of cave-adapted japygids (Hexapoda, Diplura) // *European Journal of Taxonomy*. 2023. No. 894. DOI: 10.5852/ejt.2023.894.2287.

115. Allen R. T. A synopsis of the Diplura of North America: keys to higher taxa, systematics, distributions and descriptions of new taxa (Arthropoda: Insecta) // *Transactions of the American Entomological Society*. 2002. Vol. 128, No. 4. P. 403–466.

116. Sikes D. S., Allen R. T. First Alaskan records and a significant northern range extension for two species of Diplura (Diplura, Campodeidae) // *ZooKeys*. 2016. Vol. 563. P. 147–157. DOI: 10.3897/zookeys.563.6404.

117. Sendra A., Teruel S., Satar A., Tusun S., Özbay C. New species, new records, and distribution of Campodeidae (Diplura) in Anatolia // *Zootaxa*. 2010. Vol. 2639, No. 1. P. 1–27. DOI: 10.11646/zootaxa.2639.1.4.

118. Sendra A., Antić D., Barranco P. et al. Flourishing in subterranean ecosystems: Euro-Mediterranean Plusiocampinae and tachycampoids (Diplura, Campodeidae) // *European Journal of Taxonomy*. 2020. No. 591. P. 1–138. DOI: 10.5852/ejt.2020.591.

119. Sendra A., Nicolosi G., Amore E. Subterranean Campodeidae fauna from Sicily Island (Diplura); its biogeographical interest with the description of a new species of *Plusiocampa* // *Zootaxa*. 2019. Vol. 4679. P. 297–317.

120. Rusek, J. Taxonomy of Collembola at the beginning of the new millennium. *Pedobiologia, 46*(3–4), 2002. 215–224. https://doi.org/10.1078/0031-4056-00128

121. Potapov A. M. et al. Systematics, ecology and taxonomy of Collembola: Introduction to the special issue. *Diversity*. 2023. Vol. 15, No. 2. Art. 221. DOI: https://doi.org/10.3390/d15020221.

122. Sturm H. Archaeognatha. In: Foottit R. G., Adler P. H. (eds.). *Insect Biodiversity: Science and Society*. 2nd ed. Oxford : Wiley-Blackwell, 2009.

123. Ma Y., He K., Yu P., Yu D., Cheng X., Zhang J. The complete mitochondrial genomes of three bristletails (Insecta: Archaeognatha): The paraphyly of Machilidae and insights into archaeognathan phylogeny. *PLoS ONE*. 2015. Vol. 10, No. 1. Art. e0117669. DOI: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117669.

124. Godeiro, N. N., et al. Phylogenomics and systematics of Entomobryoidea (Collembola): marker design, phylogeny and classification. Cladistics. 2023https://doi.org/10.1111/cla.12521

125. Cicconardi, F., Fanciulli, P. P., & Emerson, B. C. Collembola, the biological species concept and the underestimation of global species richness. *Molecular Ecology*, 201322(21), 5382–5396. https://doi.org/10.1111/mec.12472

126. Joimel, S., Schwartz, C., Bonfanti, J., Hedde, M., Krogh, P. H., Pérès, G., Pernin, C., Rakoto, Salmon, S., Santorufo, L., & Cortet, J. Functional and taxonomic diversity of Collembola as complementary tools to assess land use effects on soils biodiversity. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 20219, 630919. https://doi.org/10.3389/fevo.2021.630919

127. Mammola, S., et al. (. A review of the effects of chemicals on soil fauna communities, with particular attention to Collembola. *Ecography*. 2019 https://doi.org/10.1111/ecog.05627

128. Fountain, M. T., & Hopkin, S. P.. Folsomia candida (Collembola): A "standard" soil arthropod. *Annual Review of Entomology*, 2005, 50, 201–222. https://doi.org/10.1146/annurev.ento.50.071803.130331

129. Potapov, A. M., et al. (2023). Systematics, ecology and taxonomy of Collembola: Introduction to the special issue. Diversity, 15(2), 221. https://doi.org/10.3390/d15020221

130. Cen W., Yang T., Li J.-W., Yu D.-N., Storey K. B., Zhang J.-Y. Comparative mitogenomics of *Pedetontus* and *Pedetontinus* (Insecta: Archaeognatha) unveils phylogeny, divergence history, and adaptive evolution. *Insects*. 2025. Vol. 16, No. 12. Art. 1194. DOI: https://doi.org/10.3390/insects16121194

131. Cen W., Li J.-W., He J.-T., Chen X.-Y., Li L.-Y., Storey K. B., Yu D.-N., Zhang J.-Y. Morpho-molecular discordance and cryptic diversity in jumping bristletails: a mitogenomic analysis of *Pedetontus silvestrii* (Insecta: Archaeognatha: Machilidae). *Insects*. 2025. Vol. 16, No. 5. Art. 452. DOI: https://doi.org/10.3390/insects16050452

132. Sturm H. Archaeognatha. In: Foottit R. G., Adler P. H. (eds.). Insect Biodiversity: Science and Society. 2nd ed. Chichester : Wiley-Blackwell, 2009.

133. Gaju-Ricart M., Bach de Roca C., Molero-Baltanás R. Revision of the genus Machilis Latreille, 1832 (Microcoryphia: Machilidae) in the Iberian Peninsula. Zootaxa. 2015. Vol. 3937, No. 1. P. 1–69.

134. Zhang W., Li H., Shih C., Zhang A., Ren D. Phylogenetic analyses with four new Cretaceous bristletails reveal inter-relationships of Archaeognatha and Gondwana origin of Meinertellidae. Cladistics. 2018. Vol. 34. P. 384–406. DOI: https://doi.org/10.1111/cla.12212

135. Smith G. B. An annotated catalogue of the Order Zygentoma. *Zootaxa*. 2026. Vol. 5816, No. 1. P. 1–251. DOI: https://doi.org/10.11646/zootaxa.5816.1.1.

136. Molero-Baltanás R., Gaju-Ricart M., Smith G. B. New insights in the taxonomy of Lepismatidae (Insecta, Zygentoma) with an updated key to genera and future challenges. *European Journal of Taxonomy*. 2024. No. 943. P. 1–47. DOI: https://doi.org/10.5852/ejt.2024.943.2587.

137. Cucini C., Carapelli A., Brunetti C., Molero-Baltanás R., Gaju-Ricart M., Nardi F. Characterization of the complete mitochondrial genome of *Neoasterolepisma foreli* (Insecta: Zygentoma: Lepismatidae) and the phylogeny of basal Ectognatha. *Mitochondrial DNA Part B*. 2021. Vol. 6, No. 1. P. 119–121. DOI: https://doi.org/10.1080/23802359.2020.1848480.

138. Molero-Baltanás R., Gaju-Ricart M., Bach de Roca C., Mendes L. F. Assessing the diversity of ant-associated silverfish (Insecta: Zygentoma) in Mediterranean countries: The most important hotspot for Lepismatidae in Western Palaearctic. *Diversity*. 2023. Vol. 15, No. 5. Art. 635. DOI: https://doi.org/10.3390/d15050635.

139. Mendes L. F. Taxonomy of Zygentoma and Microcoryphia: historical overview, present status and goals for the new millennium. *Pedobiologia*. 2002. Vol. 46, Nos. 3–4. P. 225–233. DOI: https://doi.org/10.1078/0031-4056-00129.

140. Kluge N. J. *The Phylogenetic System of Ephemeroptera*. Dordrecht : Springer, 2004. 442 p. DOI: https://doi.org/10.1007/978-94-007-0872-3.

141. Jacobus L. M., Salles F. F., Price B., Pereira-da-Conceicao L., Dominguez E., Suter P. J., Molineri C., Tiunova T. M., Sartori M. Mayfly taxonomy (Arthropoda: Hexapoda: Ephemeroptera) during the first two decades of the twenty-first century and the concentration of taxonomic publishing. *Zootaxa*. 2021. Vol. 4979, No. 1. P. 25–30. DOI: https://doi.org/10.11646/zootaxa.4979.1.6.

142. Ogden T. H., Breinholt J. W., Bybee S. M., Miller D. B., Sartori M., Shiozawa D., Whiting M. F. Mayfly phylogenomics: Initial evaluation of anchored hybrid enrichment data for the order Ephemeroptera. *Zoosymposia*. 2019. Vol. 16, No. 1. P. 93–107. DOI: https://doi.org/10.11646/zoosymposia.16.1.14.

143. Ogden T. H., Gojobori T., Ishiwata K., Whiting M. F. Phylogeny of Ephemeroptera (mayflies) based on molecular evidence. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2009. Vol. 53, No. 3. P. 874–881.

144. Bauernfeind E., Soldán T. *The Mayflies of Europe (Ephemeroptera)*. Oedipus ; Apollo Books, 2012. 781 p.

145. Godunko R. J., Kłonowska-Olejnik M. A checklist of the Ukrainian mayflies (Ephemeroptera). *Polish Journal of Entomology*. 2003. Vol. 72. P. 203–210.

146. Martynov A. V. *Eurylophella karelica* Tiensuu, 1935 (Insecta: Ephemeroptera: Ephemerellidae) – an additional species to the mayfly fauna of Ukraine and notes on distribution of the family in the country. *Journal of Threatened Taxa*. 2020. Vol. 12, No. 5. P. 15651–15654. DOI: https://doi.org/10.11609/jott.5692.12.5.15651-15654.

147. Dijkstra K.-D. B., Bechly G., Bybee S. M., Dow R. A., Dumont H. J., Fleck G., Garrison R. W., Hämaläinen M., Kalkman V. J., Karube H., May M. L., Orr A. G., Paulson D. R., Rehn A. C., Theischinger G., Trueman J. W. H., van Tol J., von Ellenrieder N., Ware J. The classification and diversity of dragonflies and damselflies (Odonata). *Zootaxa*. 2013. Vol. 3703, No. 1. P. 36–45. DOI: https://doi.org/10.11646/zootaxa.3703.1.9.

148. Dijkstra K.-D. B., Kalkman V. J., Dow R. A., Stokvis F. R., van Tol J. Redefining the damselfly families: a comprehensive molecular phylogeny of Zygoptera (Odonata). *Systematic Entomology*. 2014. Vol. 39, No. 1. P. 68–96. DOI: https://doi.org/10.1111/syen.12034.

149. Boudot J.-P., Kalkman V. J. (eds.). *Atlas of the European Dragonflies and Damselflies*. Zeist : KNNV Publishing, 2015. 381 p.

150. Bybee S. M., Córdoba-Aguilar A., Duryea M. C., Futahashi R., Hansson B., Lorenzo-Carballa M. O., Schilder R. et al. Odonata (dragonflies and damselflies) as a bridge between ecology and evolutionary genomics. *Frontiers in Zoology*. 2016. Vol. 13. Art. 46. DOI: https://doi.org/10.1186/s12983-016-0176-7.

151. Kalkman V. J., Boudot J.-P., Bernard R., De Knijf G., Suhling F., Termaat T. Diversity and conservation of European dragonflies and damselflies (Odonata). *Hydrobiologia*. 2018. Vol. 811. P. 269–282. DOI: https://doi.org/10.1007/s10750-017-3495-6.

152. Dijkstra K.-D. B., Schröter A., Lewington R. *Field Guide to the Dragonflies of Britain and Europe: Including Western Turkey and North-western Africa*. 2nd ed. London : Bloomsbury Wildlife Guides, 2020. 336 p.

153. Córdoba-Aguilar A., Beatty C. D., Bried J. T. (eds.). *Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research*. 2nd ed. Oxford : Oxford University Press, 2022. DOI: https://doi.org/10.1093/oso/9780192898623.001.0001.

154. Ware J. L., May M. L. Odonata systematics: past, present, and future: a review of the phylogenetic works in Anisoptera (dragonflies). *Insect Systematics and Diversity*. 2025. Vol. 9, No. 4. Art. 9.

155. Sandall E. L., Jetz W. et al. Country-level checklists and occurrences for the world's Odonata (dragonflies and damselflies). *Journal of Biogeography*. 2022. Vol. 49, No. 8. P. 1586–1598. DOI: https://doi.org/10.1111/jbi.14457.

156. Paulson D., Schorr M., Deliry C. World Odonata List. University of Puget Sound, 2025. Revision: 5 April 2025. URL: https://www.pugetsound.edu/puget-sound-museum-natural-history/biodiversity-resources/insects/dragonflies/world-odonata-list (дата звернення: 06.09.2026).

157. Cigliano M. M., Braun H., Eades D. C., Otte D. Orthoptera Species File. Version 5.0/5.0. URL: http://orthoptera.speciesfile.org/ (дата звернення: 06.09.2026).

158. Song H., Amédégnato C., Cigliano M. M., Desutter-Grandcolas L., Heads S. W., Huang Y., Otte D., Whiting M. F. 300 million years of diversification: elucidating the patterns of orthopteran evolution based on comprehensive taxon and gene sampling. *Cladistics*. 2015. Vol. 31, No. 6. P. 621–651. DOI: https://doi.org/10.1111/cla.12116.

159. Song H. et al. Phylogenomic analysis sheds light on the evolutionary pathways towards acoustic communication in Orthoptera. *Nature Communications*. 2020. Vol. 11.

160. Jost M. C., Shaw K. L. Phylogeny of Ensifera (Hexapoda: Orthoptera) using three ribosomal loci, with implications for the evolution of acoustic communication. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2006. Vol. 38, No. 2. P. 510–530.

161. Barnard P. C. Order Orthoptera: The grasshoppers, crickets and bush-crickets. In: Barnard P. C. (ed.). *The Royal Entomological Society Book of British Insects*. Chichester : Wiley, 2011. DOI: https://doi.org/10.1002/9781444344981.ch11.

162. Gu J.-J., Shih C., Ren D. Orthoptera – Grasshoppers and katydids. In: *Rhythms of Insect Evolution*. Chichester : Wiley, 2019. DOI: https://doi.org/10.1002/9781119427957.ch9.

163. Husemann M., Hawlitschek O. *Grasshoppers, Locusts, and Crickets of the World*. Princeton : Princeton University Press, 2026. 320 p. DOI: https://doi.org/10.1515/9780691281063.

164. Sardet E., Roesti C., Braud Y. *Grasshoppers of Britain and Western Europe: A Photographic Guide*. London : Bloomsbury Wildlife, 2021.

165. Prum R. O., Cole J. A., Torres R. H. Blue integumentary structural colours in dragonflies (Odonata) are not produced by incoherent Tyndall scattering // *Journal of Experimental Biology*. 2004. Vol. 207. P. 3999–4009

166. Casas J., Simpson S. J. Advances in Insect Physiology: Insect Integument and Colour. London : Academic Press, an imprint of Elsevier, 2010. 364 p.

167. Gorb S. N. Attachment Devices of Insect Cuticle. Dordrecht ; Boston ; London : Kluwer Academic Publishers, 2001. 305 p.

168. Grimaldi D., Engel M. S. Evolution of the Insects. Cambridge : Cambridge University Press, 2005. 755 p.

169. Friedrich F. et al. Insect morphology in the age of phylogenomics // Entomological Science. 2014. Vol. 17, No. 1. P. 1–24.

170. Misof B. et al. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution // Science. 2014. Vol. 346, No. 6210. P. 763–767.

171. Kjer K. M. et al. Progress, pitfalls and parallel universes: a history of insect phylogenetics // Journal of the Royal Society Interface. 2016. Vol. 13. P. 20160363.

172. .Miller K. B., Hayashi C., Whiting M. F., Svenson G. J., Edgerly J. S. The phylogeny and classification of Embioptera (Insecta) // Systematic Entomology. 2012. Vol. 37, No. 3. P. 550–570. DOI: 10.1111/j.1365-3113.2012.00628.x.

173. Blattodea Species File [Електронний ресурс] / Blattodea Working Group. 2026. Режим доступу: https://cockroach.speciesfile.org/?TaxonName=Blattodea (дата звернення: 30.08.2026).

174. Howard L. O., Marlatt C. L. The Principal Household Insects of the United States // Bulletin of the United States Department of Agriculture, Division of Entomology. New Series. Washington, D.C. : U.S. Government Printing Office, 1896. No. 4. 130 p.

175. Zompro O., Adis J., Weitschat W. A review of the order Mantophasmatodea (Insecta) // Zoologischer Anzeiger. 2002. Vol. 241, No. 3. P. 269–279. DOI: 10.1078/0044-5231-00080.

176. Zompro O., Adis J., Bragg P. E., Naskrecki P., Meakin K., Wittneben M., Saxe V. A new genus and species of Mantophasmatidae (Insecta: Mantophasmatodea) from the Brandberg Massif, Namibia, with notes on behaviour // Cimbebasia. 2003. Vol. 19. P. 13–24.

177. Klass K.-D., Zompro O., Kristensen N. P., Adis J. Mantophasmatodea: a new insect order with extant members in the Afrotropics // Science. 2002. Vol. 296, No. 5572. P. 1456–1459. DOI: 10.1126/science.1069397.

178. Kim D.-Y., Kim S., Song H., Shin S. Phylogeny and biogeography of the wingless orthopteran family Rhaphidophoridae // Communications Biology. 2024. Vol. 7. Article 401. DOI: 10.1038/s42003-024-06068-x.

179. Shah B., Duan Y., Naveed H., Zhang Y. Study on the Diagnostic Features of Green Leafhopper Cicadella viridis (L.) (Hemiptera: Cicadellidae: Cicadellinae) from China. 2019.

180. Grimaldi D., Engel M. S. Evolution of the Insects. Cambridge : Cambridge University Press, 2005. 755 p.

181. Friedrich F. et al. Insect morphology in the age of phylogenomics // Entomological Science. 2014. Vol. 17, No. 1. P. 1–24.

182. Misof B. et al. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution // Science. 2014. Vol. 346, No. 6210. P. 763–767.

183. Kjer K. M. et al. Progress, pitfalls and parallel universes: a history of insect phylogenetics // Journal of the Royal Society Interface. 2016. Vol. 13. P. 20160363.

184. Miller S. A., Harley J. P. Zoology. McGraw-Hill Science, 2019. 576 p.

185. Бартенев А. Ф., Грамма В. Н. Огляд родин жуків (Coleoptera) України. Ч. 1: Myxophaga, Adephaga, Polyphaga (Staphylinoidea) // Известия Харьковского энтомологического общества. 1995. Т. 3, № 1–2. С. 20–51.

186. Bouchard P., Bousquet Y., Davies A. E., Cai C. On the nomenclatural status of type genera in Coleoptera (Insecta) // ZooKeys. 2024. Vol. 1194. P. 1–981.

187. Lawrence J. F., Newton A. F. Jr. Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family-group names) // Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson / eds. J. Pakaluk, S. A. Ślipiński. Warszawa : Muzeum i Instytut Zoologii PAN, 1995. P. 779–1006.

188. Catalogue of Palaearctic Coleoptera / eds. I. Löbl, A. Smetana. Stenstrup : Apollo Books, 2003–2013. Vol. 1–8

189. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 6/1: Chrysomeloidea I (Vesperidae, Disteniidae, Cerambycidae) / ed. M. L. Danilevsky. 2nd ed. Leiden : Brill, 2020.

190. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 5: Tenebrionoidea / eds. D. Iwan, I. Löbl. 2nd ed. Leiden : Brill, 2020.

Список джерел ілюстрацій

1. Schulz, K. (2014). Rock Bristletail (Machiloides banksi) [Photograph]. Wikimedia Commons. CC BY 2.0.

2. Khymyn.O. (2020). Collembola. Springtails [Photograph]. Wikimedia Commons. CC BY 4.0.

3. Murray, A. (2013). *Campodeidae sp*. [Photograph]. Wikimedia Commons. CC BY-SA 2.0.

4. Schoenitz, M. (2022). *Lepisma saccharina* [Photograph]. Wikimedia Commons. CC0 1.0.

5. Joutel, L. H. (1900), y: Needham, J. G., & Betten, C. (1901). Aquatic insects in the Adirondacks. New York State Museum Bulletin, 47.

6. Bonadio, D. T. (2018). Adult stonefly (Plecoptera) [Scientific illustration]. Wikimedia Commons. CC BY-SA 4.0.

7. Brunner von Wattenwyl, K. (1907). Die Insektenfamilie der Phasmiden [Scientific illustration]. Wikimedia Commons. Public domain.

8. Lefroy H. M. Manual of entomology: with special reference to economic entomology. London : Longmans, Green and Co.; Edward Arnold & Co., 1923. 541 p.

9. Zompro O., Adis J., Weitschat W. A review of the order Mantophasmatodea (Insecta). Zoologischer Anzeiger. 2002. Vol. 241, No. 3. P. 269–279. DOI: 10.1078/0044-5231-00080.

10. Serville, J. G. A. (1838 [1839]). Histoire naturelle des insectes. Orthoptères. Paris: Librairie Encyclopédique de Roret. 776 p., pl. 1–14.

11. Curtis, J. (1840). British entomology; being illustrations and descriptions of the genera of insects found in Great Britain and Ireland. Vol. 3, Plate 456. London.

12. Kim D.-Y., Kim S., Song H., Shin S. Phylogeny and biogeography of the wingless orthopteran family Rhaphidophoridae. Communications Biology. 2024. Vol. 7. Article 401. DOI: 10.1038/s42003-024-06068-x.

13. Helmore D. W. *Haplothrips niger* (Osborn, 1883) [Scientific illustration]. Manaaki Whenua – Landcare Research. Wikimedia Commons. URL: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:THYS_Phlaeothripidae_Haplothrips_niger_f.png (дата звернення: 03.09.2026).

14. Thorpe S. E. *Trogium pulsatorium* [Photograph]. Wikimedia Commons, 2011. URL: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Trogium_pulsatorium.jpg (дата звернення: 03.09.2026).

15. Holdman, Q. (n.d.). *Pseudococcus calceolariae* [Photograph]. U.S. Department of Agriculture, Agricultural Research Service. PICRYL

16. Newton, W. D. (2014). *Pulvinaria vitis* (female) [Photograph]. BugGuide.net.

17. Helmore, D. W. (1975–2000). *Lepidosaphes ulmi* [Scientific illustration]. Manaaki Whenua – Landcare Research, New Zealand Arthropod Collection.

18. Hertwig, R. (1909). *A Manual of Zoology*. New York: Henry Holt and Company, p. 490. Ілюстрація *Cicada orni* (за Schmarda).

19. Helmore, D. W. *Philaenus spumarius*. Scientific illustration, 1975–2000. Manaaki Whenua – Landcare Research, New Zealand Arthropod Collection.

20. Buckton, G. B. (1903). *A Monograph of the Membracidae*. London: Lovell Reeve & Co. Plate XVII.

21. Wilson, M. R., Claridge, M. F. *Handbook for the Identification of Leafhoppers and Planthoppers of Rice*. Wallingford, UK: CAB International, 1991. 142 p. ISBN 0-85198-692-7.

22. Smith, J. B. (1896). *Economic entomology for the farmer and fruit-grower, and for use as a text-book in agricultural schools and colleges*. Philadelphia: J. B. Lippincott Company.

23. Westwood J. O. An introduction to the modern classification of insects; founded on the natural habits and corresponding organisation of the different families. London : Longman, Orme, Brown, Green, and Longmans, 1839–1840.