

Лекція 12

Тема лекції: «Гексаподи (ентогнати та комах) в життєвих процесах та природних регулюючих механізмах»

План лекції

1. Загальна характеристика ентогнат (покритошелепні).
2. Загальна характеристика і класифікація комах.
3. Зовнішня та внутрішня будова комах.
4. Розмноження і розвиток комах.
5. Поширеність і місця проживання комах.

Література

1. Польський Б. М., Торяник В. М. *Основи біології: Різноманітність життя на доорганізмених рівнях. К.: Універсальна книга. 2023. 286 с.*
2. Вигера С. М., Ключевич М. М., Ковальчук Р. Л. Обґрунтування новітньої методології забезпечення здоров'я фітоценозів. *Moderní aspekty vědy: XLVII. Díl mezinárodní kolektivní monografie / Mezinárodní Ekonomický Institut s.r.o.. Česká republika: Mezinárodní Ekonomický Institut s.r.o., 2024. P. 166–175.*
3. Вигера С., Ключевич М. *Трофологія : посібник. /за редакцією С. Вигери. Київ : ЦП «Компринт», 2022. 186 с.*
4. *Біологія: навчальний посібник / Р.В. Шаламов, В.І. Підгірний, Ю.В. Дмитрієв, Д.В. Леонт'єв. К. Х.: Веста, 2012. 304 с.*
5. Дербеньова А. Г. *Загальна біологія: Навч. посібник / А. Г. Дербеньова, Р. В. Шаламов Х.: Світ дитинства, 1998. 264 с.*
6. Польський Б.Т. *Основи біології: Різноманітність життя на доорганізмених рівнях: навчальний посібник / Б.М. Польський, В.М. Торяник. Суми : Університетська книга, 2009. 288 с.*
7. *Біотехнологія рослин : [навчальний посібник] / Т.М.Сатарова, О.Є.Абраїмова, А.І.Вінніков, А.В.Черенков. Дніпропетровськ : Адверта, 2016. 136 с.*
8. Мотузний В.О. *Біологія : навч. посіб./ За ред. О.В. Костильова. 2-ге видання. К.: Світ успіху, 2013. 752 с.*
<https://www.microscopemaster.com/cell-biology.html>
<https://nautilus.com.ua/ebook/molekulyarna-biolohiya>
<http://biology.org.ua/index.php?subj=main&lang=ukr&chapter=lib>
<https://www.nature.com/scitable/topic/cell-biology-13906536/>

Зміст лекції

1. Загальна характеристика ентогнат (покритошелепні).

У *покритошелепних комах* грудний відділ слабо відокремлений від черевного. Ротовий апарат прихований в головній капсулі. У них бокові стінки ротової порожнини зрослися з нижньою губою, утворюючи глибоку порожнину, в якій знаходяться функціонуючі щелепи: мандибул і максилли. На голові більшості покритошелепних розташовані вусики, часто є прості очі.

На черевці нерідко розвинені рухові придатки. Дихання трахейне або тільки шкірне.

До них відносяться ряди:

Ряд Безвусикові, або Протури – Protura.

Ряд Ногохвістки, або Коллемболи – Podura.

Ряд Двохвістки – Diplura.

2. Загальна характеристика і класифікація комах.

Комахи (Insecta) — клас членистоногих тварин з підтипу трахейнодихаючих. Більшість видів комах — мешканці суходолу. Комахи освоїли всі типи наземних біоценозів, а також ґрунти. Чимало їх живе у прісних водоймах. Проте цілком водними тваринами, що дихають розчиненим у воді киснем, стали тільки личинки комах, дорослі крилаті особини яких здатні залишати воду. Комахи в основному вільноживучі тварини, але серед них чимало і паразитів. Кількість видів комах, що заселяють земну кулю, ще точно не встановлено: за різними підрахунками вже описано від одного до трьох мільйонів сучасних видів, і щорічно вчені відкривають кілька тисяч нових для науки видів. Видовий склад комах України вивчено ще недостатньо: вважають, що є не менше ніж 40 тис. видів. Розміри комах коливаються у широких межах — від 0,25 мм до 26 см.

Тіло комах складається з трьох відділів (тагм) — голови, грудей і черевця, кожен з яких складається з сегментів (сегменти голови злиті) і вкритий хітинізованими покривами. На голові є пара членистих вусиків (антени), ротові придатки, органи зору. До грудей кріпляться 3 пари членистих ніг і 1—2 пари крил. На кінці черевця розташовані статеві і хвостові придатки (церки), іноді жало. Органи виділення — головним чином, мальпігієві судини. Кровоносна система незамкнена. Функцію серця виконує спинна судина, функцію крові — гемолімфа. Органи дихання — трахеї (у водних — зябро-трахеї), що відкриваються назовні дихальцями. Органи чуття дуже різноманітні, в основі будови багатьох з них лежать так звані сенсили, розкидані по різних частинах тіла поодинокі або зібрані у великі скупчення. Є органи зору — фасеткові очі та прості вічка, слуху — тимпанальний апарат, дотику — чуттєві волоски, нюху — ямки і волоски, рівноваги — хордотональний апарат та ін.

Майже всі комахи роздільностатеві. Розвиток відбувається з (перетворенням), яке буває повним (коли личинка різко відрізняється від дорослої особини (імаго) і перетворюється на лялечку, з якої виходить доросла комаха), або неповним (личинка, що вийшла з яйця, має вигляд, близький до імаго, стадії лялечки нема).

Відомо 1-3 млн видів, поширених від Антарктиди до 84° північної широти. Більшість комах — наземні тварини, багато видів живе в землі, деякі в прісних водах, окремі — в морях. Більшість видів комах — фітофаги, є всеїдні (таргани), хижаки (поїдають інших комах, моллюсків, червів тощо), копрофаги (гнойовики), кровосисні (комарі, воші, блохи).

Є багато видів, які мають позитивне чи негативне значення для людини. Деякі комахи приносять користь як запилювачі рослин; деякі виробляють

речовини, які використовують як харчові продукти та сировину для промисловості (мед, віск, шовк, природні фарби). Багато комах — шкідники сільського та лісового господарств, окремі — переносники паразитів та збудників хвороб людини, тварин або рослин, деякі самі є паразитами.

Класифікація комах.

За типом розвитку комах поділяють на дві групи: ряди з неповним перетворенням і ряди з повним перетворенням.

Комахи з неповним перетворенням – Hemimetabola

Комахи з неповним перетворенням мають тільки три фази розвитку - яйце, личинку і дорослу комаху (імаго); інколи зустрічається спрощене неповне перетворення (гіпоморфоз) або ускладнене (гіперморфоз). Личинки первинні, або імагоподібні. Відділ поділяється на 4 ряди:

Ряд прямокрилі - Orthoptera

Великі або середніх розмірів комахи з видовженим тілом, гризучими ротовими органами, з сильно розвиненою сідлоподібною передньоспиккою. Крила різні, сітчасті; передня пара ущільнена, шкіряста, вузька, перетворена в надкрила; задня — ніжніша, з великою кількістю поздовжніх і поперечних жилок.

Прямокрилі поділяються на два підряди - довговусі й коротковусі. До них належать родини: коники, цвіркуни, капустянки (вовчки), справжні саранові.

Ряд рівнокрилі - Homoptera

Це різні за формою й розміром комахи з колючо-сисними ротовими органами. Голова зі скошеним лобом і різною мірою розвиненими складними очима; інколи очі редуковані до трьох фасеткових горбків (деякі попелиці або відсутні (частіше кокцид). Крил дві пари, вони однорідні, перетинчасті, задня пара часто менша, ніж передня, інколи розвинена лише передня пара крил (самці кокцид) або крила цілком відсутні (попелиці, самиці кокцид).

Ряд напівтвердокрилі, або клопи, - Hemiptera

Комахи середнього розміру або великі зі сплющеним, рідше циліндричним тілом. Вусики ниткоподібні, 4 — 5-членикові, ротові органи колючо-сисні з 3 - 4-членистим хоботком на передній частині голови. Крила голі, різні, передня пара біля основи шкіряста або рогова, з перетинчастою вершиною (напівнадкрила), задня пара - перетинчаста.

Ряд торочкокрилі, або пухирчастонігі, або trunci, — Thysanoptera

Комахи за розміром дрібні 0,5 - 2 мм завдовжки з видовженим тілом. Вусики ниткоподібні, 6 - 9-членикові. Ротовий апарат колючо-сисний у вигляді конуса з трьома колючими щетинками. Крил - дві пари, вони вузькі, з 2 - 3-ма поздовжніми жилками і з торочкою з довгих тонких волосків.

Окрім того, до відділу комах з неповним перетворенням належать ряди: одноденки, бабки, тарганові, богомоліві, терміти, веснянки, палочники, шкірястокрилі або щипавки, сіноїди, пухоїди, воші та ін.

Комахи з повним перетворенням - Holometabola

Ряд твердокрилі, або жуки, - Coleoptera

Жуки за розмірами (від 0,3 до 180 мм), формою, забарвленням і способом життя. Ротові органи гризучі. Крил - дві пари, різні: перша рогова - надкрила, друга - перетинчаста, значно довша за надкрила і в стані спокою складається вздовж і впоперек. Інколи крила недорозвинені або відсутні.

Ряд лускокрилі, або метелики, - Lepidoptera

Комахи різноманітні за розмірами (від 3 до 230 мм у розмаху крил), від найдрібніших молей до найбільших павичеочок з двома парами однакових перетинчастих, вкритих лусками крил. Ротові органи сисного типу, звичайно з довгим, спірально вигнутим хоботком.

До ряду лускокрилих належать такі родини: тонкопряди, листовійки, горностаєві молі, вогнівки, білани, коконопряди, п'ядуни, хвилівки, совки, або нічниці, ведмедиці.

Ряд перетинчастокрилі - Hymenoptera

Ряд поділяють на два підряди - сидячочеревцеві, або безстебельчасті, й стебельчасті. До сидячочеревцевих відносяться родини: стеблові пильщики, справжні пильщики. До стебельчастих належать родини: іхнеумоніди, браконіди, афідіїди, трихограматиди, мурахи.

Ряд двокрилі, або мухи і комарі - Diptera

Комахи з однією парою перетинчастих крил, а інколи - безкрилі. Голова куляста або напівкуляста, дуже рухлива, з'єднана з грудьми тонкою стеблинкою. Ротові органи ріжучо-сисні, лижучі, добре пристосовані до живлення рідкою їжею. Личинки червоподібні, безногі, лише у нижчих форм зберегли головну капсулу. Лялечка вільна або покрита, в несправжньому коконі.

Ряд сітчастокрилі — Neuroptera

За розмірами різні комахи (розмах крил - від 6 до 75 мм) із великими сітчастими крилами й тонким тілом. Вусики довгі, щетинкоподібні, булавовидні, ниткоподібні або гребінчасті. Ноги бігальні, з 5-члениковими витягнутими вперед і серпоподібно вигнутими верхніми шелепами. Лялечки вільні.

3. Зовнішня та внутрішня будова комах.

Тіло комах розділене на три відділи: голову, груди та черевце.

Голова

Голова утворюється з шести сегментів, що повністю зливаються у дорослої комахи. Перший і третій сегменти не мають придатків, другий несе пару вусиків (антен); на четвертому, п'ятому та шостому сегментах розвиваються парні частини ротового апарату — верхні щелепи (мандибули), нижні щелепи (максилі) і нижня губа. Вусики за будовою і розміром дуже варіюють і є важливою систематичною ознакою. Вони можуть мати

ниткоподібну, пластинчасту, булавоподібну та інші форми. Розвиток і форма щелеп і нижньої губи залежать від характеру живлення. Виділяють такі основні типи ротового апарату:

- гризучий (таргани, жуки, мурахи, личинки метеликів);
- гризучо-лижучий (бджоли, джмелі);
- колючо-сисний — нижня губа утворює довгий хоботок, а щелепи перетворюються на колючі щетини (комарі, попелиці);
- сисний — хоботок розвивається з нижніх щелеп, а верхні повністю редукуються (метелики);
- лижучий — утворений нижньою губою (мухи).

У багатьох дорослих комах, які не живляться ротові органи взагалі не розвинені (одноденки).

Комахи здатні рухати головою. Рухи ці в більшості випадків обмежені однією площиною (вертикальною або горизонтальною), і лише богомолі можуть повертати голову в декількох площинах.

Груди

Груди складаються з трьох сегментів, які несуть три пари членистих кінцівок. Залежно від способу пересування кінцівки можуть бути різних типів.

У більшості комах до другого і третього сегментів грудей прикріплюються органи польоту — крила. Вони утворюються як вирости покривного епітелію і зміцнюються жилками. У примітивніших видів передні та задні крила однакові за будовою і функцією, яку вони виконують (бабки). У мух і комарів розвивається лише передня пара крил, у віялокрилих — задня. Нерідко передні крила виконують захисну функцію, перетворюючись на надкрила (напівтвердокрилі, жуки). Багато видів комах повторно втратили крила (блхи, воші), що пов'язано з особливостями їхньої життєдіяльності. Крила приводяться в рух літальними м'язами, що займають значний обсяг грудного відділу.

Черевце

Черевце у різних груп комах складається з різної кількості сегментів (не більше дванадцяти). Воно майже завжди позбавлене кінцівок. На кінці черевця часто наявні придатки: церки, грифельки, яйцеклад (у самиць). Черевце комах позбавлене кінцівок або вони видозмінені на органи парування (у самців), яйцеклад (у самиць коників) чи жало (у ос і бджіл).

Внутрішня будова

Покриви

Хітинова кутикула в усіх наземних видів укрита тоненьким шаром воскоподібної речовини, яка перешкоджає випаровуванню води. На тілі комах є численні волоски, що виконують функцію органів дотику або слуху.

Нервова система

Нервова система побудована за типом нервового ланцюжка; центральна нервова система включає мозковий ганглії (головний мозок), підглотковий ганглії, сегментарні ганглії черевного ланцюжка. Головний мозок досягає великого розвитку, особливо у суспільних комах.

Органи чуття

Фасеткові очі комах розташовані на першому сегменті голови. Нерідко є ще декілька простих очок (наприклад у медоносної бджоли). Багато видів мають гарний зір. Так, бджоли можуть розрізняти форму предметів і деякі кольори (червоний, жовтий, зелений, синьо-фіолетовий, ультрафіолетовий). На відміну від людських, очі бджіл чутливі до поляризованого світла. Усі комахи здатні сприймати коливання температури. Терморекцептори локалізовані у них в особливих волосках на члениках ніг. У багатьох комах розвинені органи слуху, утворені волосками на ногах і черевці. Дуже добре розвинені органи хімічного чуття і нюху. Смакові рецептори містяться на ротових частинах і на лапках. Комахи чутливі до рівня вологості повітря та магнітних полів.

Травна система

У ротову порожнину впадають протоки слинних залоз. У личинок метеликів на нижній губі є шовковичні залози, секрет яких швидко застигає на повітрі і який вони використовують для плетіння коконів. Ротова порожнина веде до стравоходу й далі до шлунка. Залозисті клітини кишківника виробляють травні ферменти, склад яких визначається характером їжі комах. Травна система починається ротовою порожниною, в яку входять протоки слинних залоз. Травна частина складається з 3 відділів: передньої, середньої і задньої кишки; довжина і об'єм його залежать від роду їжі та її поживності.

Дихальна система

Докладніше: Трахеї

Дихальна система представлена добре розвинутою мережею повітронесних трубок — трахей. Вони відкриваються на поверхню тіла невеличкими отворами — дихальцями. Вентиляція трахей у багатьох видів здійснюється рухом черевця. Деякі комахи (жуки водолюби, клоп гладун) що живуть під водою, періодично піднімаються на поверхню і запасують повітря під надкрилами, де воно утримується волосками з незмочуваною поверхнею.

Кровоносна система

Кровоносна система незамкнена. Безбарвна гемолімфа, яка циркулює в порожнині тіла комах, слугує для транспортування поживних речовин, продуктів обміну, гормонів. Рух гемолімфи забезпечується скороченнями спинної судини — серця.

Видільна система

Видільна система утворена мальпігієвими судинами — тонкими трубкоподібними виростами кишківника. Їхні вільні кінці лежать у порожнині тіла. Розчинні продукти обміну поглинаються клітинами стінок мальпігієвих судин і просвітами проходять у кишку. Пристосуванням для акумуляції води у комах є жирове тіло. Внаслідок окиснення жирової тканини виділяється велика кількість води.

4. Розмноження і розвиток комах (INSECTA)

Комахи розмножуються лише статевим шляхом. Вони є роздільностатеві й часто мають чіткий статевий диморфізм, який виявляється в розмірах тіла, забарвленні, розмірах вусиків тощо.

Упродовж свого індивідуального розвитку, або онтогенезу, комахи проходять два періоди – розвиток всередині яйця (або ембріональний) і розвиток після виходу з яйця (або постембріональний). У комах з яйця виходить молода тварина або личинка з повним числом сегментів. Виключенням з правил є примітивні прихованощелепні протури (безсяжкові Protura), у яких молодь відрізняється від імаго відсутністю трьох задніх сегментів черевця (вони формуються з зони росту після перших линянь). Тобто для комах є характерним розвиток без анаморфозу (у протур залишковий ароморфоз).

Вцілому розвиток у комах супроводжується проходженням трьох-чотирьох фаз: фази яйця, личинки, лялечки (не у всіх) і дорослої фази імаго. Тобто, після виходу з яйця, в постембріональному періоді, розвиток комах протікає з перетворенням одних фаз в інші, а не є постим ростом і збільшенням розмірів тіла. Такий тип онтогенезу отримав назву метаморфозу, або розвитку з перетворенням.

У найбільш примітивних форм (підклас Entognata) ріст і розвиток молодого організму не супроводжується суттєвими змінами будови. Молодь в усіх головних рисах схожа на материнський організм, тобто личинкова фаза та метаморфоз відсутні. По сутності, в цьому випадку, можна говорити про прямий розвиток. Крилатим комахам, що стоять вище в еволюційному відношенні, усім властивий метаморфоз. За характером метаморфозу вони поділяються на геміметаболічні (неповне перетворення) та голометаболічні (повне перетворення). Перші – менш організовані, другі – стоять на вищій еволюційній сходинці.

Фаза яйця. Яйця у комах крупні та містять багато жовтку, тому дроблення неповне і поверхневе. Яйце вкрито хоріоном – оболонкою, що виникла за рахунок виділень фолікулярного епітелію. Хоріон має ясно виражену мікро скульптуру, яка часто може служити надійною ознакою для поділу на роди та види комах за фазою яйця. Під хоріоном лежить справжня, або жовткова, оболонка яйця, а біля неї й інші утворення, що оточують яйце. На поверхні хоріону лежить мікропіле – отвір, що служить для проходження сперматозоїдів. Розміри і зовнішній вигляд яйця дуже різноманітні. Відкладаються яйця також різноманітно – по одному, групами, відкрито або занурено в субстрат, захищені різноманітними способами.

Ембріональний розвиток. Відбувається численний каріокінез і утворені ядра мігрують до периферії яйця, де формують бластомери. Після появи щільного шару бластодерми, вона диференціюється на зародкову і позазародкову зони; клітини останньої не беруть участі в утворенні зародку, тоді як клітини зародкової зони починають ділитися інтенсивніше і утворюють з черевного боку яйця зародкову смужку. У подальшому зародкова смужка вп'ячується в серединній частині й змикається над місцем вп'ячування зовнішнього шару. Так виникає диференціація цієї смуги на зародкові шари –

ектодерму та мезодерму. Що стосується внутрішнього шару – ентодерми, то у крилатих комах він утворюється за рахунок ядер дробіння, що залишилися в яйці невикористаними.

Розвиток зародку супроводжується також бластокінезом, утворенням зародкових оболонок і сегментацією. Бластокінез являє собою пересування зародку до нових, ще не засвоєних ділянок жовтку в яйці. Протікає він практично одночасно з утворенням зародкових оболонок. Над зародком формуються дві зародкових оболонки: зовнішня – серозна і внутрішня – амніон. Приблизно одночасно з розростанням зародку і утворенням його оболонок починається його сегментація. Спочатку на головному відділі з'являються зачатки очей у вигляді пари виступів. В області майбутніх передньогрудей виникає центр сегментації; від нього уперед відчленяються головні сегменти, а назад – сегменти голови і черевця. З черевного боку цих сегментів потім з'являються вирости – зачатки парних кінцівок: на голові – антенули, як придатки акрону і ротові частини, на грудях і, трохи пізніше, на черевці – зачатки кінцівок.

Основи внутрішньої будови починають закладатися з утворенням мезодерми і виникненням зародкових шарів. З ектодерми походять усі зовнішні покриви тіла, потім шляхом вп'ячування утворюються ротовий і анальний отвори з зачатками передньої та задньої кишки, зачатки майбутніх трахей, кінцеві частини статевої системи та повздожній тяж клітин – зачаток нервової системи. Ентодерма має напочатку вигляд вузького тяжа, що займає серединне положення, але поступово на його передньому та задньому кінці з'являються спрямовані одне до одного виступи, що потім розростаються, зливаються разом і утворюють замкнену трубку, що злилася з зачатками передньої та задньої кишки і містить захоплений при розростанні жовток. Так утворюється середня кишка, а точніше її епітелій. Ембріональний жовток, що в ній міститься, йде на побудову органів зародку, але не завжди повністю витрачається, і його залишки можуть зберігатися в кишечнику личинки, що вилупилась. Мезодерма розростається в просторі між ектодермою та ентодермою та дає початок м'язовій системі, та включає м'язовий шар кишечнику, жирове тіло, спинну судину, оболонку статевих органів.

Що стосується розвитку власне статевих залоз, тобто яєчників та сем'ників, то спочатку з'являються клітини статевого зачатку, які обособлюються ще на ранніх стадіях розвитку яйця – іноді до диференціювання на зародкові шари. В наступному ці зачатки статевих клітин мігрують в відповідні частини тіла зародку, покриваються клітинами мезодерми і перетворюються на статеві залози. Таке ренне обособлення статевого зачатку свідчить про особливі властивості статевих клітин як носіїв спадковості.

Майже сформований зародок заповнює все яйце, часто характеризується затемненням очей, а також, іноді, й кінців ротових частин, і є готовим до вилуплювання – це, по суті, вже личинка. Вона починає здійснювати інтенсивні рухи, набирає в трахеї повітря, заковтує амніотичну рідину і тим самим збільшує об'єм свого тіла. Нарешті личинка виходить з яйця назовні – відбувається вилуплювання. При цьому личинка вона прогризає оболонку

яйця – хоріон, або розрізає чи пробуравлює його спеціальним органом – пиловидним утворенням на голові, шипом, яйцевим зубом тощо.

У більшості випадків розвиток комах в фазі яйця продовжується недовго – від декількох днів (у багатьох двокрилих) до двох-трьох тижнів. Але часто тривалість фази яйця може бути більш значною, сягаючи 6-9 місяців; це відбувається в тих випадках, коли яйця відкладаються восени й відходять на зимовку (непарний шовкопряд, деякі совки тощо); або при виникненні ембріональної діпаузи – тимчасової зупинки розвитку зародка - фаза яйця може затягтися на роки (деякі куліциди).

Метаморфоз. Як ми вже знаємо, постембріональний розвиток у комах супроводжується перетворенням, або метаморфозом. Сутність метаморфозу полягає в тому, що особина, яка розвивається переживає упродовж життя суттєву перебудову своєї морфоанатомічної організації та особливостей біології. У зв'язку з цим виникає диференціація постембріонального розвитку по меншій мірі на дві фази – личинкову та дорослу, інакше її називають імагінальною. В фазі личинки відбувається рост і розвиток особини, в фазі імаго – розмноження і розселення. В інших випадках між цими двома фазами виникає проміжна лялечка.

При геміметаболії спостерігається три фази: яйце, личинка, імаго. В данному випадку личинки схожі на імаго: мають складні очі, подібні ротові органи, а старші – мають добре виражені зачатки крил. У багатьох личинки ведуть і подібний спосіб життя та часто зустрічаються разом із імаго. Личинки – імагоподібні.

При голометаболії весь цикл розвитку пов'язаний з супроводженням чотирьох фаз: яйце, личинка, лялечка та імаго. Личинки не схожі на імаго й мають неімагоподібний тип (іноді їх називають вторинними). Личинки завжди позбавлені фасеткових очей, видимих зачатків крил і часто мають інший тип ротових органів ніж імаго. Ці личинки живуть в інших умовах ніж дорослі особини. Більшість органів личинок цього типу має тимчасовий, провізорний характер. Від цих органів у імаго звичайно не залишається й сліду. Як приклад провізорних органів можна навести: черевні ніжки, інший тип ротового апарату, шовковідділювач або павутинні залози тощо. Кількість линянь у личинок є різним: від 3 (двокрили), або 4-5 (більшість прямокрилих, напівтвердокрилих, лускокрилих тощо), до 25 (у поденок). Після кожного линяння личинка вступає в наступну стадію, або вік, з цього виходить: линяння поділяє між собою вік личинок.

Суттєвим є питання про встановлення віку личинки; без точного визначення віку неможливо успішно організувати боротьбу зі шкідниками, передбачити терміни їх розвитку або вивчати біологію комах. Встановлення віку за розмірами тіла ненадійне, оскільки в залежності від стану личинки її сегменти можуть бути розтягнуті одне від одного або наближені; тому розміри личинок кожного віку можуть перекриватися. Для визначення віку личинки розроблені критерії, що є характерними для певного виду.

Неповне та повне перетворення є двома основними типами метаморфозу комах, але не вичерпують усього його різноманіття. По-перше, ці два типи

можуть дати початок новим видозмінам, по-друге, існують і інші, первинні, типи перетворення.

Видозміною неповного перетворення треба вважати гіпоморфоз, гіперморфоз, видозміною повного перетворення – гіперметаморфоз.

Гіпоморфоз представляє собою спрощення неповного перетворення і є характерним для тих крилатих комах з неповним перетворенням, які в процесі еволюції втратили крила і є вторинно безкрилими. Це воші, пухойди, безкрилі представники сарани, коників, цвіркунів, тарганів, палочників, сіноїдів, клопів тощо. Внаслідок відсутності крил імаго і личинки дуже схожі й іноді їх дуже важко відрізнити. Відмінності лише зводяться до менших розмірів личинок та мало помітним деталям їх морфології: менша кількість члеників в вусиках, забарвлення тіла, будова й сегментація статевих придатків – церків тощо. Екологія імаго й личинок схожі, тому існувала думка, що ці комахи розвиваються без перетворення.

Гіперморфоз є ускладненням неповного перетворення і є характерним для алейродид, трипсів і самців кокцид. Його особливість складається в появі в кінці фази личинки, що покоїться, яка іноді називається псевдолялечкою або навіть лялечкою. Проте ця стадія спокою є по своїй суті стадією личинки, що покоїться, з зачатками крил; таких личинок дуже часто називають німфами. Імовірно, гіперморфоз можна розглядати як перехід до голометаболії.

Гіперметаморфоз також являє собою ускладнення, але вже при повному перетворенні (надмірне повне перетворення). Його характерна особливість – наявність декількох форм личинок, а іноді і лялечок. Так, наприклад, личинки, що вилупилися з яйця, першого віку рухливі, а в наступних стадіях стають мало рухливими, черв'якоподібними. Це зумовлено різними умовами життя. Молода личинка активно рухається – шукає здобич, розшукавши її линяє, та перетворюється на паразитичну личинку.

Більш повне перетворення характерне для жуків з родини наривників, або майкових, а також спостерігається у паразитичних мух – жужжал і в деяких інших випадках. Зовсім інший зміст мають дві первинні форми матаморфозу – анаморфоз та протометаболія. Анаморфоз є характерним для протур, або безсяжкових. Їх личинки зовні дуже схожі з імаго, але мають меншу кількість сегментів черевця; з розвитком личинки відбувається наростання додаткових сегментів на верхівці черевця, але повна їх кількість досягається лише в дорослій фазі. Цей тип перетворення, широко представлений у нижчих членистоногих, зберігся серед комах тільки у безсяжкових і є одним із показників їх примітивності.

Протометаболія, або первинне перетворення характеризується линянням у дорослому віці, деякою подібністю личинки й імаго, але відсутністю поділу личинкового тіла на груди і черевце. Такий розвиток є характерним для щетинкохвісток, протур та двохвісток. Іноді ембріональний розвиток цих комах називають епіморфозом. У первинному стані протометаболія збереглася і у самих нижчих з крилатих комах – поденок.

Багато в чому протометаболія дуже схожа з гіпоморфозом; проте останній є спрощеним неповним перетворенням, тоді як протометаболія повинна вважатися первинним, тобто вихідним типом перетворення.

Фаза лялечки. Ця фаза властива тільки геміметаболическим формам. Зікінчивши свій рости, личинка останнього віку припиняє живлення, стає нерухомою, линяє в останній раз і перетворюється на лялечку. Іноді передлялечковий стан спокою проходить як особлива стадія – передлялечка.

Характерна особливість лялечки складається в тому, що вона живе за рахунок запасів накопичених личинкою, і часто роздивляється як фаза спокою. Але це тільки зовнішнє враження: у фазі лялечки відбуваються інтенсивні внутрішні процеси перебудови личинкової організації на імагінальну. Зовні лялечка, хоча і несхожа на імаго, але вже має ряд ознак дорослої форми – зовнішні зачатки крил, ноги, вусики, фасеткові очі тощо.

Часто личинка перед лялькуванням оточує себе коконом. В інших випадках (як, наприклад, личинки жуків, метеликів) виготовляють собі земляні ячейки, або коліски. Іноді місцем лялькування можуть служити стебла рослин, згорнуте листя. Але частіше спостерігається відкрите лялькування (денні метелики). Частіше лялечки нерухомі, але є й рухомі форми.

Розвиток лялечки у різних комах має різну тривалість і може складати в одних випадках 6-10 діб (ряд двокрилих), а в інших випадках вимірюється багатьма місяцями. До закінчення свого розвитку лялечка звичайно помітно темнішає і стає готова до линяння у дорослу фазу. Тіло і ноги лялечки починають здійснювати конвульсивні рухи, завдяки чому її шкірка проривається на спинному боці тіла й в області кінцівок, а комаха виходить назовні.

Фаза імаго. В дорослій фазі комаха не здійснює линянь і не росте. Виключенням є поденки, а також нижчі комахи – щетинкохвістки, протури, двохвістки і, можливо, безсяжкові. У поденок існує дві дорослі форми – субімаго та імаго.

Спроможність до линяння у фазі імаго є показником примітивного стану, оскільки спостерігається і у ряда багатоніжок.

Біологічна функція імаго полягає в розселенні та розмноженні. Ця функція спрямована на підтримку існування виду. Завдяки крилам властивість дорослих комах до розселення сильно виростає, а розмноження дозволяє залишати нащадків на новому місці.

Розселення імаго здійснюється як шляхом активного, так і пасивного перельоту. Активні перельоти властиві звичайно крупним комахам і спостерігаються у ряда видів бабок, саранових, метеликів, жуків тощо; ці перельоти часто мають масовий характер. Пасивні перельоти характерні для дрібних комах – повітряний дрейф в напрямку руху повітря, використовуючи вітрильність крил, дальність таких дрейфів може бути дуже великою.

Фізіологія метаморфозу. Окрім зовнішніх змін при метаморфозі відбуваються і внутрішні зміни. Важлива роль при цьому належить гормонам.

При геміметаболії внутрішні зміни протікають поступово і при переході в імагінальну фазу не супроводжуються корінною перебудовою усєї личинкової організації. Багато які органи личинок без суттєвих змін зберігаються у імаго. Навіть зачатки яєчників виявляються вже у личинок І стадії розвитку, розвиваються більш або менш поступово і при переході у дорослу фазу у одних видів (усі поденки) перетворюються на достатньо зрілі статеві залози, у інших дорозвиваються у дорослому стані.

Зовсім інший характер внутрішніх змін мають голометаболічні комахи. Як вже відомо, їхні личинки різко відрізняються від імаго як за морфологічними, так і біологічними показниками. Тому, в даному випадку, перехід у стан імаго обов'язково вимагає корінної перебудови усєї морфофізіологічної та біологічної організації комахи. Ця перебудова відбувається головним чином у фазі лялечки і складається з двох процесів: гістолізу та гістогенезу.

При гістолізі відбувається знищення личинкових органів. Розпад органів супроводжується проникненням у них тілець гемолімфи – гемоцитів. Гемоцити в цей період виконують три функції: ендокринну, гістологічну та трофічну. Ендокринна функція заключається в тому, що амебоподібні гемоцити активують проторакальні (передньогрудні) залози, які виділяють основний гормон линяння – екдизон. Механізм цієї активізації поки що не встановлений. Гістологічна функція гемоцитів проявляється в тому, що вони приймають участь у розчиненні провізорних органів. Тут вони поведуться як фагоцити, тобто пожирають клітини тканин, і окрім цього, ферменти, які вони виділяють, активують хімічні зміни в тканинах. Фагоцитоз продовжується упродовж перших днів лялечкового розвитку, а потім клітини гемолімфи переключаються на виконання трофічної функції. Приймаючи участь у гістолізі личинкових органів, клітини гемолімфи збагачуються поживними речовинами. Глікоген, мукополісахариди, фосфоліпіди, аскорбінова кислота, білки, багато ферментів та цілий ряд інших сполучень виявляються гістохімічними методами у гемоцитах лялечок. Окрім цього, гемоцити накопичують запасні поживні речовини і під час активного живлення личинок. Всі ці речовини використовуються при рості та дифереціації імагінальних дисків.

Передача поживних речовин від гемоцитів іншим клітинам здійснюється різними способами. Наприклад, у лялечок круглошовних двокрилих (*Cyclorhapha*, *Diptera*) гемоцити утворюють цитоплазматичні відростки, які вступають у зв'язок з епідермальними клітинами, трахеальним епітелієм або м'язовими волокнами. Тобто передача поживних матеріалів від гемоцитів іншим клітинам здійснюється в даному випадку безпосередньо по цитоплазматичним відросткам. В основному гістоліз протікає у фазі лялечки, але починається у кінці життя личинки останньої стадії. Така личинка припиняє живлення і рух, часто скорочується в розмірах і по суті є особливою стадією, яку часто називають передлялечкою.

Гістоліз торкається м'язової системи, від чого передлялечка стає нерухомою. Також він здійснює сильний вплив на травну систему, але не

впливає на нервову та статеву системи, а також спинну судину; їх розвиток і диференціація здійснюється безперервно, без руйнування, що безперечно пов'язано з їх важливими функціями в індивідуальній і видовому житті комах. Гістоліз змінюється гістогенезом. Джерелом для утворення нових тканин і органів є продукти гістолізу, тобто не диференційований вихідний матеріал. З іншого боку, дуже важливу роль при гістогенезі грають імагінальні зачатки – групи гіподермальних клітин, з яких утворюються ті або інші тканини та органи. Ці зачатки імагінальних органів закладаються ще у ранньому личинковому стані, тобто задовго до лялькування і перебувають в малодіяльному стані. Але деякі з них явно збільшуються з ростом личинки. наприклад зачатки крил мають вид глибоких підшкірних вирячувань – імагінальних дисків, які після кожного линяння стають крупнішими, але залишаються зовні непомітними.

Суттєву фізіологічну функцію при метаморфозі виконує ендокринна система. Ріст і розвиток комах регулюється серією ендокринних органів – нейросекторними клітинами головного мозку, кардіальними тілами, тілами, що прилягають, і проторокальними залозами.

Мозковий гормон через аксони мозку переноситься до кардіальних тіл, а вони передають його в гемолімфу (гемоцитам). Цей гормон стимулює у личинок обмін речовин, а також проторокальні залози, які починають виділяти гормон линяння – екдизон, необхідний личинці для нормального розвитку (формуванню гонад, диференціації тканин, линянню). Тіла, що прилягають, виділяють у личинок ювенільний гормон, який перешкоджає линянню у дорослу фазу і стимулює ріст і розвиток личинкових органів.

З ростом тіла личинки роль ювенільного гормону затухає, оскільки ріст тіла личинки випереджає рост тіл, що прилягають. Послабленню ролі ювенільного гормону сприяє ослаблення і зупинка діяльності проторокальних залоз, які є у личинок і лялечок, а у імаго дегенерують. Завдяки такій дегенерації зупиняється постачання у гемолімфу личинкового гормону, линяння зупиняються комах вступає у фазу імаго.

Розмноження.

Двостатеве розмноження. У комах, як і у інших багатоклітинних тварин, розмноження в основному здійснюється двостатевим шляхом у три етапи:

- 1) осіменіння;
- 2) запліднення – проникнення сперматозоїда в яйцеклітину;
- 3) відкладання яєць або відродження личинок.

Еволюційний перехід від примітивного зовнішнього осіменіння до більш прогресивного внутрішнього в різних групах членистоногих здійснюється незалежно. Як показали дослідження академіка М.С. Гілярова у нижчих представників усіх наземних членистоногих широко розповсюджене зовнішньо-внутрішнє осіменіння, що відбувається без спарювання. При зовнішньо-внутрішньому осіменінні самець виділяє сперму зовні у вигляді сперматофорів, що захоплюються самицею. Таке осіменіння часто зустрічається і у ґрунтових комах (п/клас Прихованощелепні, Entognata), тому

що високий вміст вологи забезпечує можливість перебування сперми без швидкого висихання впродовж деякого часу зовні організму.

У крилатих комах (п/к Pterigota) типове зовнішньо-внутрішнє осеменіння не зустрічається, і переніс сперми у них завжди супроводжується спарюванням. Але в багатьох рядах крилатих комах спостерігається внутрішнє сперматофорне осеменення, при якому сперматофори або підвішуються до статевих шляхів самиці, або прямо вводяться в її статеві шляхи. При цьому сперматофор захищає сіменну рідину від висихання і забезпечує її поживними речовинами. Сперматозоїди поєднуються у загальний комплекс сперматофору і оточені товстою ліпопротеїновою оболонкою. В статевих шляхах самиці ці оболонки розчиняються, а сперматозоїди активуються і мігрують в сім'яприймник. У комах, що не користуються сперматофорами при спарюванні, сім'яна рідина вільно ін'єціюється з копулятивних органів самця в жіночі статеві шляхи.

У всіх наземних членистоногих запліднення яйцеклітин відбувається в материнському організмі. Сперматозоїди, що зберігаються в сім'яприймниках, залишають їх після овуляції наступної дозрілої яйцеклітини.

Більшість комах відкладає яйця, але деякі види можуть відроджувати личинки. Факультативне відродження (яке часто називають яйцеживонародженням), виявлене у жуків-листоїдів (р. Chrysomelidae) та хижаків (р. Staphilinidae), не супроводжується будь-якими специфічними адаптаціями в будові жіночих статевих органів. Передумовою для його виникнення є запліднення яйцеклітин. Запліднене яйце, з будь-яких причин затримується в яйцевих трубах або яйцеводах і може почати розвиватися. Наприклад, самиці листоїда *Chrisomela sanyumoleta* є спроможними і до відкладення яєць, і до відродження личинок.

Облігатне живонародження супроводжується спеціальними модифікаціями в будові жіночих статевих органів. Особливо характерним є виникнення матки, у якій відбувається розвиток ембріонів. При факультативному живонародженні ембріони, що розвиваються, не отримують від самиці ніяких поживних речовин і вживають виключно воду, що проникає з гемолімфи через стінки матки. При справжньому (облігатному) живонародженні встановлюються більш інтимні взаємовідносини між материнським організмом і ембріоном, що розвивається. В такому випадку ембріони постачаються молочком, що містить поживні речовини, солі та воду. У живонароджуючого таргана *Diploptera punetata* в склад молочка входять білки (45 %), вуглеводи (25 %), ліпіди (16-22 %) та амінокислоти (5 %).

Спроможність до живонародження властива багатьом групам комах. Особливо треба згадати про живонародження тлі та галлиць, у яких ця властивість зціплена з циклічним партеногенезом. Перехід до справжнього живонародження походить у тарганів роду *Diploptera* і у деяких вищих мух (*Cyclorhapha*). Молочко у тарганів виробляється стінками матки, а у мух – жіночими придаточними залозами. У мух це-це (р. *Glossina*) та у кровососок (р. *Hippoboscidae*) продукти придаточних залоз у стані задовольнити всі

харчові потреби личинок. Самицями цих мух відроджуються вже майже зрілі личинки, що, не починаючи жити самостійно, зариваються в ґрунт і там лялькуються (іноді цей процес називають лялечко народженням).

Інші способи розмноження. У окремих представників майже усіх рядів комах (за виключенням бабок та клопів) проявляється спроможність до партеногенезу. Даний спосіб розмноження є характерним як для яйцекладучих, так і для живонароджуючих форм.

У біологічному відношенні партеногенез дуже різноманітний. Так з незапліднених яєць можуть розвиватися тільки самці (аррентокія), або самиці (телітокія), або обидві статі (амфітокія, або дейтеротокія). Окрім того, партеногенез може бути факультативним, облігатним або циклічним. Однак усе це різноманіття може бути зведене до двох основних типів партеногенезу – генеративного та соматичного. Перший характеризується гаплоїдним набором клітин хромосом в соматичних клітинах зародку, а другий – диплоїдним або навіть поліплоїдним.

Багато комах, що звичайно розмножуються двостатевим шляхом, проявляють властивість до спонтанного партеногенезу, при якому яйця в незначній кількості випадків розвиваються без запліднення. У тутового шовкопряда *Bombyx mori* партеногенетичний розвиток спостерігається дуже рідко: одна гусінь вилуплюється з 100000 або навіть 1 000 000 незапліднених яєць. Вони не дуже життєстійкі й тільки 12% доживають до імагінальної фази. Спонтанний партеногенез завжди дейтеротокічний. По співвідношенню самиць і самців в нащадках розмноження такого типу не відрізняється від типового двостатевого.

Відсоток розвитку незапліднених яєць у тутового шовкопряда може бути підвищений шляхом використання стимуляторів партеногенезу (розчини сильних кислот: соляної і сірчаної, тепловий шок). Найпотужнішим агентом виявилась висока температура (від 45°C до 55°C). Вперше А.А. Тихоміров ще у 1886 році домогся розвитку незапліднених яєць у тутового шовкопряда, а у наш час успішне застосування термоактивації за методом, розробленим академіком Б.Л. Астауровим (метод регуляції статі у даного виду дозволив отримати велику кількість самців гусені, кокони яких більш великі та цінні ніж у самиць). Але взагалі штучний партеногенез на відміну від спонтанного є телітокічним (тобто з'являються тільки самиці).

Телітокічний штучний партеногенез пояснює можливий шлях походження популяційного партеногенезу, що виникає в природі як пристосування до збереження виду при ізоляції самиць у період розмноження. Звичайно партеногенетичні види і раси комах живуть в найбільш суворих умовах, де понижена активність і недостатня чисельність статей ускладнює можливість їх зустрічі перед спарюванням. Так, європейський палочник *Vasillus rossius* розмножується двостатевим шляхом, але поблизу північної межі ареалу переходить до партеногенетичного розмноження.

Популяційний партеногенез (факультативний) зустрічається майже в усіх рядах комах, але частіше за все у сіноїдів. У них існують популяції двох типів: двостатеві з нормальним співвідношенням статей 1:1 і партеногенетичні,

що зовсім не мають самців. Причому обособленість цих популяцій заходить так далеко, що самиці з партеногенетичної популяції гублять спроможність спарюватися з самцями свого виду. В цьому випадку ми можемо спостерігати різкий перехід до постійного партеногенезу.

Еволюційний шлях від випадкового телітокічного партеногенезу до факультативного (популяційного), а потім до постійного (облігатного) партеногенетичного розмноження намічається в багатьох групах комах. Галлиці зупинились на проміжних етапах цього шляху, коли чисельність самців в популяціях понижується настільки, що якась частина самиць залишається незаплідненою. Самиці відкладають яйця, що відрізняються низькою чисельністю, але можуть самостійно розвиватися. Значно далі продвинулись по шляху, що спрямований до постійного партеногенезу метелики з родини мішочниць (р. Psychidae). У деяких з них самці зустрічаються дуже рідко або взагалі не знайдені.

При полуляційному партеногенезі двостатеві і одностатеві форми ізольовані в просторі, а при циклічному партеногенезі вони розділені в часі. Циклічний партеногенез проявляється в сезонному чергуванні партеногенетичних та статевих поколінь. Найбільш демонстративні приклади такого чергування дають тлі та галлиці, у яких партеногенез сполучається з живонародженням.

Упродовж усього літа партеногенетичні самиці тлі відроджують личинки, восени з'являються і самці, що запліднюють самиць, а вони у свою чергу відкладають зимуючі яйця. В колоніях партеногенетичних самиць бувають також безкрилі і крилаті особини, що служать для розселення. Окрім того впродовж сезону може спостерігатись зміна кормових рослин.

В регуляції такого поліморфізму тлі приймають участь генетичні фактори, внутрішні гормональні стимули і такі зовнішні екологічні дії як фотоперіод, стан кормової рослини і щільність колонії. У визначенні статі головна роль належить генетичним механізмам, дія яких проявляється ще напочатку онтогенезу. Стать зародків залежить і від розташування в їх яйцевих трубках: яйцеклітини, що знаходяться ближче до виходу з яєчника, частіш за все дають самиць, а більш віддалені – самців. На ранніх етапах ембріонального розвитку жіночі зародки диференціюються на статевих і нестатевих самиць. Цей процес управляється фотоперіодичними і температурними умовами. Висока температура і довгий світовий день викликають появу живородячих нестатевих самиць, а низька температура і короткий день – яйцекладучих самиць двостатевого покоління. На останніх стадіях ембріогенезу визначається формування крил у партеногенетичних особин. Погіршення якості корму та перенаселеність колоній сприяє появі крилатих самиць.

Важливу роль в управлінні циклічним партеногенезом тлі грає часовий фактор, що не дозволяє статевим особинам з'являтися в перших весняних поколіннях, але полегшує їх появу пізно восени. Наприклад у тлі *Megoura viciae* формування статевих особин у короткому 12-часовому дні і при температурі 15°C можливо тільки в шостому партеногенетичному поколінні – через 96 діб після відродження першої нестатевої самиці. Дослідники гадають,

що в даному випадку діє якийсь фізіологічний процес, що називається іноді «вимірником інтервалів». Цей процес повністю завершується і проявляє свій ефект тільки після декількох поколінь.

З особливим способом розмноження – вибірковою партеногенезом - ми зустрічаємось у перетинчатокрилих. В даному випадку партеногенез є арренотокічним: з запліднених яєць розвиваються самиці, а з не запліднених – самці.

У комах, хоч і рідко, зустрічається ще одна форма партеногенезу – педогенез. Педогенез, або дитяче розмноження (неотенія), представляє собою розмноження на фазі личинки (рідше лялечки). Вперше він був відкритий російським дослідником Н. Вагнером у 1862 році у личинок галлиць (р. Cecidomidae з роду Miastor), але потім був виявлений і у інших галлиць, а також у окремих видів жуків та клопів. В гонадах личинки відбувається партеногетичний розвиток яйцеклітин, з яких виникають личинки, що поїдають тіло материнської личинки при виході з нього на зовні; личинки нового покоління розмножуються також педогенетично і так відбувається розвиток декількох поколінь, які врешті змінюються серією двостатевих поколінь дорослих особин. Тобто тут ми зустрічаємо не тільки ще одну, досить незвичайну форму партеногенезу, а й гетерогонію (зміну поколінь).

Нестатеве розмноження серед комах відоме тільки на ембріональній стадії у веєрокрилих і у деяких ендопаразитичних перетинчастокрилих. Суть цього способу розмноження, яке отримало назву поліембріонії, або багатозародкового розмноження, заключається в тому, що з одного яйця розвивається не один зародок, а декілька. Вперше поліембріонія у комах була відкрита французьким дослідником П. Маршалем у 1898 році. Поліембріонія є вигідним пристосуванням паразитичних комах і забезпечує різке збільшення чисельності нащадків при малому розході живої речовини матері.

На постембріональних фазах нестатеве розмноження у комах не зустрічається

5. Поширеність та місця проживання

Комахи живуть в переважній більшості відомих наземних біотопів, зайнявши такі негостинні екосистеми, як вершини гір, глибокі печери, а також зароджуються екосистеми на недавно утворених островах вулканічного походження. Відомі й морські комахи, пов'язані з особливою родиною водомірок із відділу Напівтвердокрилі (крім них, у прибережних солоних водах зрідка поселяються інші, типово прісноводні клопи).

Вибірковість стацій (місць існування) є досить істотною і характерною властивістю комах. Кожен вид має свій набір стацій — в одних випадках різноманітний, в інших обмежений екологічними рамками і іноді зведеного до єдиного типу місцеперебування. Однак часто вид не обмежується заселенням тільки лише однією стації: проявляється закономірна зміна видами своїх місць існування. Зміна стацій може бути зональною, вертикальною, сезонною і річною.

Зональна зміна стацій властива багатьом транзональним видам (тобто видам, ареал яких перетинає кілька природних зон): при просуванні на північ

ареалу обираються сухіші, добре прогріті відкриті місцеперебування, в той час як при просуванні на південь заселяються більш зволожені і затінені стації, часто з густим рослинним покривом. Особливою формою зональної зміни стацій є зональна зміна ярусів — перехід в сухих частинах ареалу наземних видів до підземного способу життя. Вертикальна зміна стацій аналогічна зональній, але характерна для гірських умов. Якщо гірська система підпирається аридними ландшафтами — степами або пустелями, а низинна частина ареалу відсунута від гірської на північ, тоді з підвищенням рівня види переходять у зволоженіші стації. При контакті низинної і гірської частин ареалу підвищення вертикального рівня викликає переміщення видів з вологіших стацій в менш зволожені і більш відкриті.

Сезонна і річна зміни стацій є наслідком вимушених міграцій виду в результаті змін мікроклімату, погодних умов і стану рослинного покриву. Перша характерна для областей з жарким літом і полягає в переході в зволоженіші стації. Річна зміна стацій викликається відхиленням кліматичних показників від середньої норми і приводить в сухі роки до переміщення ряду видів у вологі стації і, навпаки, у вологі роки — до переміщення в сухі стації.

Екологічною основою зміни стацій є суворе підпорядкування своєму екологічному стандарту. В результаті змінюється тип заселених стацій, що приводить в кінцевому підсумку до зміни екології виду, стимулює внутрішньовидову диференціацію і стає фактором еволюції. Нерідкі випадки, коли в різних зонах вид представлений різними підвидами або навіть диференціювався на два дуже близьких види.

Географічно збільшена стація являє собою ареал. Для багатьох комах відомі суцільні ареали, хоча в класі, як з'ясовується останнім часом, відносно висока частка видів-двійників, котрі часом розрізняються лише за біохімічними особливостями. Також, як і ареали інших тварин, ареал комах характеризується належністю до однієї або декількох зоогеографічних областей. Деякі дослідники вважають, що можна створити єдину детальну схему зоогеографічного районування, прийнятну для всіх комах. Інші вважають, що створення такої універсальної схеми неможливе, позаяк навіть така єдина в таксономічному відношенні група, як комахи, не являє собою чогось єдиного стосовно закономірностей географічного поширення. Тому безглуздо намагатися створити єдину зоогеографічну карту, а слід розробляти карти для окремих екологічних груп комах. Зокрема, така карта для реофільних амфібіотичних комах (більшість поденщин) абсолютно непорівнянна з картою для рослиноїдних наземних комах і суттєво відрізняється від карти лімнофільних амфібіотичних комах, як, наприклад, бабки.