

А. С. Данилевский

## ЗАВИСИМОСТЬ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ НАСЕКОМЫХ ОТ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ИХ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ

### Введение

Несомненная зависимость географического распространения насекомых от всего комплекса жизненных условий не исключает необходимости анализа роли отдельных факторов среды и физиологических приспособлений к ним.

В биогеографической зональности сезонная изменчивость теплового режима создает основной экологический фон, который в значительной мере определяет характер других климатических и биотических условий. Естественно поэтому ожидать, что наиболее общие адаптации жизненных циклов насекомых должны отражать приспособленность к динамике температурных условий. Эти исторически сложившиеся адаптации, выраженные в различиях температурных требований разных стадий развития, должны сами влиять на характер географической приуроченности вида.

Обсуждению этих вопросов и посвящается настоящая статья.<sup>1</sup> В ней использованы данные, относящиеся лишь к чешуекрылым; отношения в других группах насекомых полагаются сходными.

### Значение температурных требований активных фаз жизненного цикла

Для многих видов детально выяснены температурные условия, необходимые для них в период роста и развития, т. е. в состоянии активном. Эти данные позволяют обсудить значение температурных требований активных фаз в географическом распространении вида.

Из различных показателей температурной приспособленности этих состояний только сумма эффективного тепла, необходимого для развития, получила определенное значение как условие географического распространения. Рядом биоклиматических анализов доказано, что она, наряду с морозостойкостью, является фактором, определяющим основные типы северных границ ареалов [Цвёльфер (Zwölfer, 1934); Кожанчиков, 1936—1941]. Недостаточно ясным остается вопрос о роли в географическом распространении насекомых других индексов развития.

Кожанчиков связывал (1938) зональное распространение насекомых с типами метаморфоза и различиями температурных оптимумов разных

<sup>1</sup> Основные выводы этой работы были изложены в предварительном сообщении (Данилевский, 19466).

фаз его; однако различия оптимумов растущих фаз указанных им видов невелики (3—5° С) и отражают лишь микростациональные условия обитания.

Далее, распространено мнение о большей термофильности южных форм по сравнению с северными; в этом нередко ищут причину неспособности последних жить в условиях тропического климата. Южную границу палеарктических видов связывают с изотермами летних месяцев и температурными максимумами (Кожанчиков, 1946). Однако если различия в устойчивости имеются, то они не настолько значительны, чтобы объяснить глубоко разный характер ареалов. Более того, можно найти немало примеров, плохо согласующихся и даже прямо противоречащих такому заключению. Например, для исследованных дендрофильных видов *Saturniidae* мною получены следующие данные (табл. 1).

Таблица 1

Название вида	Оптимальная температура °С	Температуры нормального развития °С	Температурные пределы °С	Географическое распространение вида
<i>Philosamia ricini</i> В.				Только тропическая зона юго-восточной Азии
яйца . . . . .	23—27	18—32	11—33	
гусеницы . . . . .	25—27	20—32	12—?	Тропики и субтропики юго-восточной Азии
<i>Philosamia cynthia</i> Dr.				
яйца . . . . .	23—25	18—30	10—32	
гусеницы . . . . .	25—27	20—30	10—33,5	Умеренные области Китая
куколки . . . . .	26—27	16—30	9—33,5	
<i>Antheraea pernyi</i> G.-M.				Средиземное море и средняя Европа
яйца . . . . .	24—25	16—30	9—33	
гусеницы . . . . .	20—23	18—26	8—30	
куколки . . . . .	25—27	16—28	8—33	Вся умеренная зона Евразии
<i>Saturnia pyri</i> Schiff.				
яйца . . . . .	≈25	18—30	0—33	
гусеницы . . . . .	22—27	20—30	8—33	
куколки . . . . .	—	16—30	8—?	
<i>Saturnia pavonia</i> L.				
яйца . . . . .	24—25	18—30	10—32	
гусеницы . . . . .	20—28	18—33	10—35	
куколки . . . . .	18—23	15—27	5—30	

Как видим, чисто тропическая форма *Philosamia ricini* В. и широко распространенная в тропиках и субтропических странах *Philosamia cynthia* Dr. требуют при развитии тех же термических условий, что и европейская *Saturnia pyri* Schiff. или типичный палеаркт, достигающий полярного круга, — *Saturnia pavonia* L.

Отсутствие прямой связи между температурными требованиями активных фаз и характером географического распространения отчетливо видно из табл. 2, в которой сведены характеристики чешуекрылых, связанных с припочвенным слоем открытых стадий. Эти характеристики не позволяют объяснить, почему такие виды, как кукурузный и луговой мотыльки, при температурном оптимуме жизнедеятельности 25—33° ограничены только Палеарктикой, тогда как при сходной экологии капустная моль распространена от Шпицбергена до экватора и южного полушария, а хлопковая совка и *Platyedra* преимущественно приурочены к тропическим и субтропическим странам. Замечательно, что даже аркто-альпийские виды *Anarta* имеют оптимум активных стадий, сходный с южными формами.

Наименование вида	Оптimum развития °С	Пределы развития °С	Автор	Распространение
<i>Pieris brassicae</i> L.	20—25	10—30	Мэркс (Maercks, 1934); Кожанчиков, 1935	Только умеренные области Евразии
<i>Agrotis segetum</i> Schiff.	19—25	10—33	Кожанчиков, 1937, 1941	Широко в умеренной зоне и тропиках Старого Света
<i>Phytometra gamma</i> L.	25—23	10—35	Кожанчиков, 1937	Только в умеренной зоне
<i>Prodenia littoralis</i> B.	23—29	—	Яниш (Janisch, 1930)	Тропики Старого Света до Средиземного моря
<i>Chloridea obsoleta</i> F.	25—30	11—34	Лозина-Лозинский, ориг. данные	Юг умеренной зоны, широко в тропиках Старого и Нового Света
<i>Anarta myrtilis</i> L.	22—25	15—33	Кожанчиков, 1947	Субарктические и горные области Евразии
<i>Anarta cordigera</i> Thnbg.	25—28	18—30	он же	То же
<i>Loxostege sticticalis</i> L.	25—33	12—37	Кожанчиков, 1937, 1941	Только умеренная зона Евразии и Сев. Америки
<i>Pyrausta nubilalis</i> Hb.	25—30	10—35	Кожанчиков, 1938	То же
<i>Plutella maculipennis</i> Curt.	25—35	10—37	Харди (Hardy, 1938)	От Арктики до тропиков и южного полушария Старого и Нового Света
<i>Polychrosis botrana</i> Sch.	25—30	10—35	Комарова, ориг. данные	Средиземноморье
<i>Acronycta rumicis</i> L.	20—30	10—33		Умеренные области Евразии

Очевидно, что с чисто термической стороны условия тропических стран не исключают возможности развития многих, если не большинства, видов умеренного климата.

Важность установления детальных различий температурной приспособленности отдельных фаз метаморфоза для разрешения многих вопросов экологии не подлежит сомнению. Однако для целей данной статьи существеннее подчеркнуть ограниченность этих приспособлений.

Однообразие требований активных фаз не удивительно, так как развитие их приурочено к вегетационному периоду. Летом сглаживаются температурные условия разных широт. Как видно из рис. 1, температура летних месяцев от экватора до 40° с. ш. практически одинакова (25—30°) и даже на 60-й параллели равна 20°. Амплитуда изменчивости температуры на пространстве от экватора до Ленинграда в июле составляет всего 7—8° и только севернее заметно увеличивается. Замечательно, что эта амплитуда вполне соответствует нормальным условиям жизнедеятельности. Отсюда ясно, что стадиям активного роста видов разных широт нет нужды в значительных изменениях своих экологических требований.

Зональная специфичность климата создается прежде всего термическими условиями зимы (рис. 1). В этот период изменчивость температуры с широтой достигает максимума: сохраняясь в тропиках на уровне 25—30°, она падает до —15——40° на 70-й параллели Евразии, т. е. ее амплитуда составляет 40—70°.

Очевидно, что и специфические приспособления к температурному режиму разных зон нужно прежде всего искать в зимующих, так называемых покоящихся стадиях цикла развития вида.

### Экологические особенности покоящихся стадий

В цикле развития насекомых покоящиеся стадии могут возникать как приспособления к неблагоприятным сезонам в любой фазе метаморфоза, но всегда в строго определенной для каждого вида. Высокая устойчивость этих стадий к неблагоприятным воздействиям уже хорошо известна, но другие стороны их экологии и, в частности, специфичность требований к температуре еще очень слабо изучены и оценены.

Различают два основных типа покоящихся состояний — спячку и диапаузу. Спячка — состояние вынужденное и возникает под прямым действием неблагоприятных для развития условий. Стадии, способные к спячке (например у *Agrotis segetum* Schiff. — прони́мфа, у *Plutella maculipennis* Curt. — бабочки, у *Ache-ronia atropos* L. — куколка), могут выносить длительное действие низких температур. При неизменно благоприятных условиях развитие таких видов происходит непрерывно. Иными словами, с способностью к спячке связана повышенная устойчивость к температуре без специфических изменений требований к ней по сравнению с другими стадиями цикла.

Более сложные экологические отношения возникают при наличии в жизненном цикле диапаузы. Последняя, независимо от фазы метаморфоза, к которой она приурочена, характеризуется очень специальными экологическими и физиологическими чертами. Распространено мнение, что прекращение диапаузы и возобновление активного развития могут происходить автоматически по истечении лишь известного периода времени; этот процесс можно ускорить промораживанием [Бодин (Bodine, 1932) и др.]. Мои данные (1946, 1948), однако, показывают, что реактивация диапаузирующих стадий происходит лишь в сравнительно узких и строго определенных для каждого вида температурных условиях. К такому заключению приходят и другие авторы, специально исследовавшие этот вопрос [Золотарев, 1947; Пейпер (Pepper, 1937); Дюкло (Duclaux, 1876)].

На рис. 2 показана зависимость реактивации от температурных условий. С экологической стороны здесь важно отметить различие верхнего температурного предела реактивации у разных видов.

Прекращение диапаузы у *Eriogaster lanestrus* L. и *Saturnia pavonia* L. происходит только при температурах, близких к нулю, и нередко после двух-трехкратной зимовки. У многих видов, среди которых можно назвать *Phalera bucephala* L., *Smerinthus ocellatus* L., *Sphinx ligustri* L., *Saturnia pyri* Schiff., *Malacosoma neustria* L., *Loxostege sticticalis* L.;

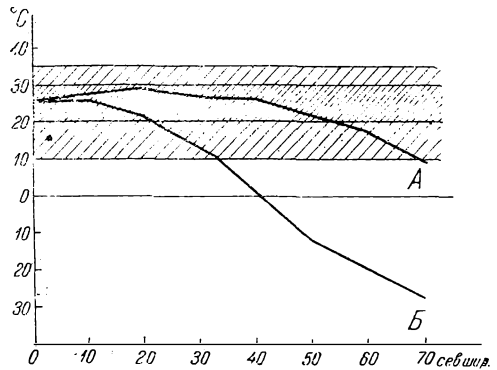


Рис. 1. Изменение температуры по широтам Евразии.

А — в июле; Б — в январе; редкая штриховка — область эффективных для развития температур; частая штриховка — область нормального развития активных стадий.

верхний предел реактивирующих температур ограничен  $+10$ ,  $+12^{\circ}$ . В условиях выше  $15^{\circ}$  диапауза этих видов не прекращается в течение года и даже у *Phalera bucephala* L. — в течение 2—3 лет. В конечном итоге такие неактивированные особи погибают, не развиваясь.

Относительно высокий порог реактивации обнаружен у *Antheraea pernyi* G.-M., *Polychrosis botrana* Sch. и некоторых других видов.

Наконец диапауза куколок *Philosamia cynthia* Dr. и *Cricula trifenestrata* может прекращаться в широкой области температур. Верхний предел их реактивации, видимо, близок к пределу жизнедеятельности.

Наряду с верхним пределом реактивации для экологической характеристики диапаузирующих стадий важен температурный оптимум этого

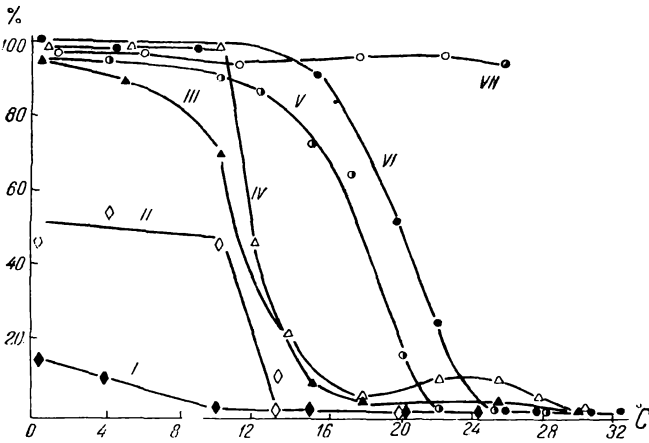


Рис. 2. Влияние температуры на реактивацию диапаузирующих стадий.

По оси ординат — процент реактивированных особей; по оси абсцисс — температура зимовки.

I — *Eriogaster lanestris* L.; II — *Saturnia pavonia* L.; III — *Smertnthus ocellatus* L.; IV — *Phalera bucephala* L.; V — *Pieris brassicae* L.; VI — *Antheraea pernyi* G.-M.; VII — *Philosamia cynthia* Dr.

процесса. Исследование скорости реактивации показывает, что зависимость ее от температуры имеет общий для всех биологических процессов двухфазный характер с определенным и довольно узким оптимумом. Последний лежит для большинства, а может быть и для всех видов, в положительной части температурной шкалы. На основании моих данных (1948) и литературных указаний [Дюкло, 1876; Таунсенд (Townsend, 1928); Золотарев, 1947] можно дать следующие его значения: для *Phalera bucephala* L. около  $0^{\circ}$ , *Bombyx mori* L.  $4^{\circ}$ , *Carpocapsa pomonella* L. и *Antheraea pernyi* G.-M.  $8-10^{\circ}$ , для *Philosamia cynthia* Dr.  $18-25^{\circ}$ .

Отсюда следует, что обычное представление о стимулирующем действии отрицательных температур на диапаузу насекомых, очевидно, не вполне соответствует фактам. В природе процесс реактивации происходит преимущественно в осенние и весенние периоды, резко замедляясь в период устойчивых морозов.

С величиной оптимума и верхнего температурного предела реактивации связана и степень морозостойкости вида. Виды, требующие для реактивации охлаждения (ниже  $+10^{\circ}$ ), оказываются наиболее морозостойкими. Они обычно легко переносят морозы ниже  $20^{\circ}$ , а часто до  $40^{\circ}$  и более. Виды с относительно высоким порогом (*Antheraea*, *Polychrosis*)

обладают значительно меньшей морозостойкостью (обычно около  $-20^{\circ}$ ), а формы типа *Philosamia* отличаются наименьшей морозостойкостью.

Условия реактивации сказываются на физиологическом состоянии последующих фаз. Так, реактивация куколок *Endromis versicolora* L. и *Pieris brassicae* L. температурой выше  $12^{\circ}$  приводила к глубокой дегенерации половой системы и бесплодию бабочек. При зимовке этих видов в температурах ниже  $10^{\circ}$  бабочки были нормальные. У *Philosamia cynthia* Dr. наблюдалась обратная картина: плодовитость и жизнеспособность особей, подвергавшихся реактивации высокими температурами, была выше, чем при зимовке в низких (Данилевский, 1939).

Приведенные данные показывают, что диапаузирующие состояния отличаются не менее определенными требованиями к температурному

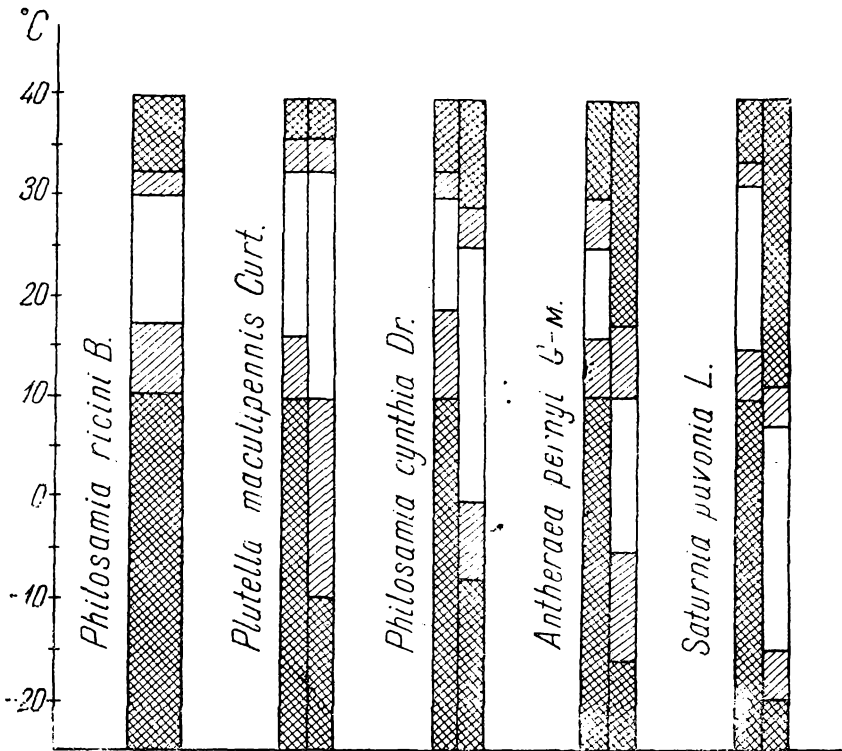


Рис. 3. Соотношение температуры норм активных и покоящихся стадий. Левая часть столбца — активные стадии; правая — покоящиеся стадии. Белым — нормальные температуры, штриховкой — депрессивные, сеткой — летальные температуры.

режиму, чем состояния активного роста и развития. Экологическая самостоятельность и роль в цикле развития вида адаптаций покоящихся стадий иллюстрируется рис. 3, где показано соотношение температурных требований активных и покоящихся стадий для типичных форм.

Как видно, деятельные стадии всех форм, а также видов, не имеющих стадий покоя, характеризуются сходными и ограниченными потребностями. Их видовые отличия невелики и не зависят от типа, цикла и географического происхождения вида. Потребности покоящихся фаз

у разных видов обнаруживают гораздо большую изменчивость. В зависимости от степени расхождения их с требованиями фаз активных складываются несколько биологически резко отличных между собой типов.

1. Виды типа *Philosamia ricini* В., не имеющие стадий покоя, все развитие которых адаптировано к узкой температурной области. Значительные отклонения от этих условий для них неминуемо губительны.

2. Виды, обладающие стадией спячки, как *Plutella*, способны переносить значительные отклонения температуры от норм, необходимых для развития активных стадий, но вместе с тем способны непрерывно развиваться при неизменных благоприятных условиях.

3. Виды, обладающие термофильной диапаузой (*Philosamia cynthia* Dr.), оптимум реактивации которых хотя бы частично совпадает с условиями развития активных стадий. Для этих видов также не обязательна смена температурных условий в процессе индивидуального развития.

4. Наконец выделяются виды типа *Saturnia pavonia* L. и *Antheraea*, у которого верхний предел реактивации близок к температурному порогу активных стадий. Вследствие резких расхождений требований активных и диапаузирующих стадий этих видов существование их в любых постоянных условиях оказывается невозможным. Смена в онтогенезе температурного режима для таких видов становится необходимым условием развития.

### Экологические типы циклов и условия географического распространения

Установленные на основании экспериментальных данных экологические типы жизненных циклов очевидно являются приспособительными. Их можно рассматривать как отражение той экологической обстановки, в которой формировался и ныне существует вид. В связи с этим можно выяснить, в какой мере эти типы соответствуют реальным термическим условиям, наблюдающимся в пределах ареалов обитания видов.

Начну с рассмотрения условий географического распространения последней группы как подробнее исследованной и важной для понимания причин обособления палеарктической фауны.

На рис. 4 показаны ареалы распространения двух европейских видов сатурний — *Saturnia pavonia* L. и *S. pyri* Schiff. Северные границы их очень различны. Малая сумма эффективного тепла для развития активных стадий *S. pavonia* L. и высокая морозостойкость диапаузирующих куколок (в экспериментах они свободно выносили температуру  $-24^{\circ}$ ) обеспечивают возможность распространения этого вида до Полярного круга. Ареал распространения *S. pyri* Schiff. охватывает южную и среднюю Европу. Его северная граница в своей большей части близко совпадает с вычисленной на основании экспериментальных данных (сумма тепла 1200 гр./дней при пороге  $8.5^{\circ}$ ). В северо-восточной части распространение ограничивается зимней изотермой  $-8^{\circ}$ , что может быть объяснено невысокой морозостойкостью зимующей куколки.<sup>1</sup>

Южные границы ареалов сходны у обоих видов. Но *S. pyri* Schiff. достигает северной Африки и Палестины, где *S. pavonia* L. не отмечена. Эти границы обнаруживают ясное совпадение с температурными условиями зимних месяцев. Ареал *S. pavonia* L. ограничен с юга изотермой января

<sup>1</sup> Изотерме  $-8^{\circ}$  января соответствуют средние минимумы  $-11^{\circ}$ ,  $-12^{\circ}$ . По сообщению Л. К. Лозина-Лозинского, куколки *S. pyri* Schiff. не выдерживают морозов ниже  $12^{\circ}$  даже при кратковременном их действии.

+10°, а *S. pyri* Schiff. +12°, что соответствует температурам, необходимым для реактивации куколок этих видов.<sup>1</sup>

Таким образом эти виды распространены лишь в областях, где наблюдаются сезонные смены температур, соответствующие различиям требований их активных и диапаузирующих стадий.

Анализ условий распространения китайского дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi* G.-M.) в восточной Азии показывает, что и здесь наблюдаются те же зависимости (рис. 5); они выступают еще яснее вследствие отсутствия здесь существенных изменений условий влажности.

На рис. 6 показан годовой ход температуры в разных пунктах восточной Азии, нанесенный на схему температурных требований активных и диапаузирующих стадий этого вида, полученных экспериментальным

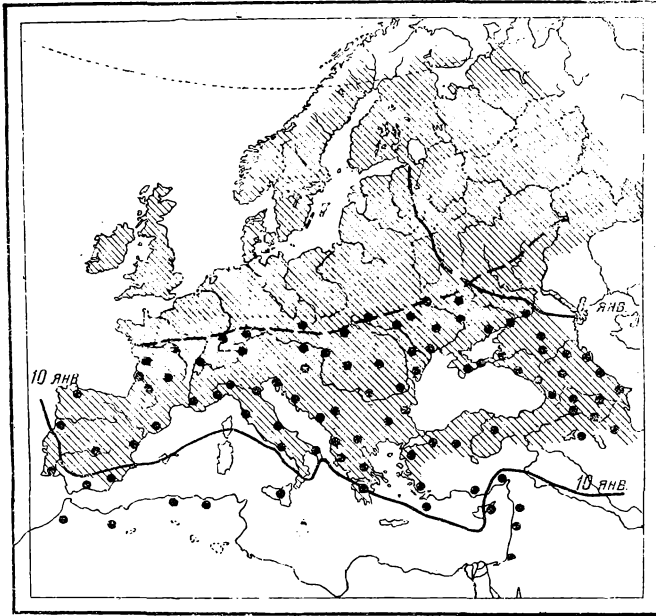


Рис. 4. Распространение в Европе видов рода *Saturnia*.

Штриховка — ареал *S. pavonia* L.; точки — *S. pyri* Schiff.; прерывистая линия —  $\Sigma$  1200 гр/дн. при пороге развития 8.5°; сплошные линии — изотермы января.

жумем. Как видно, экологическая дифференцировка жизненного цикла вида точно отражает сезонную динамику температурных условий ареала обитания. Во всех пунктах внутри ареала, от Маньчжурии (Сиваньцзы) до южного Китая (Чен-ду), температуры летом соответствуют требованиям активных фаз, а зимой — диапаузирующих. В пунктах, лежащих севернее ареала распространения (до Благовещенска), летние условия еще благоприятны, но зимой температура опускается за пределы морозостойкости диапаузирующих куколок. Пределы морозостойкости *Antheraea pernyi* G.-M. лежат около  $-18$ ,  $-20^\circ$ . Пункты, лежащие к югу от области распространения, имеют слишком высокую температуру зимы, поэтому развитие полного цикла становится здесь невозможным.

Дубовый шелкопряд, как и другие виды этого типа, не проникает в тропики даже по горным системам в силу сглаженного температурного

<sup>1</sup> На карте дана изотерма на уровне моря. Реальная температура несколько ниже.



ритма, показанного для Дарджилинга (рис. 6). Биоклимодиаграммы предлагаемого типа несложно составить и для других форм; они становятся еще более демонстративными, если нанести на температурную кривую фенологические данные по стадиям развития.

Подобная схема южных границ ареалов характерна для всех видов, в которых в моих опытах обнаружена диапауза холодого типа. Примером может служить распространение *Pyrausta nubilalis* Нб. (рис. 7), данные о фактических местонахождениях которого приводятся по Кожанчикову (1938). К этой группе относятся такие обычные транспалеаркты, как *Papilio machaon* L., *Pieris rapae* L., *P. napi* L., *Aporia crataegi* L., *Sphinx ligustri* L., *Agria tau* L., *Malacosoma neustria* L., *Lymantria dispar* L., *L. monacha* L., *Acronycta rumicis* L., *Loxostege sticticalis* L., *L. ver-*

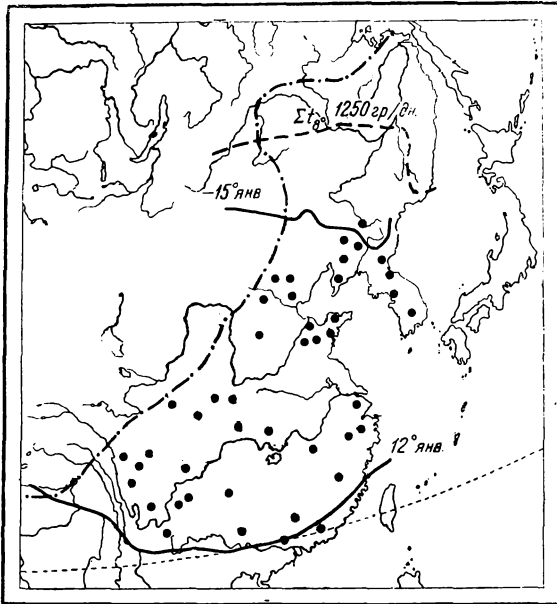


Рис. 5. Ареал китайского дубового шелкопряда *Antheraea pernyi* G.-M.

Сплошные линии — изотермы января; прерывистая — сумма температур, необходимых для развития активных фаз; пунктир — граница распространения дуба в восточной Азии.

*ticalis* L., *Eurrhynpara urticata* L., *Mesographe forficalis* L. и ряд других. Большинство из них встречается в чрезвычайно разнообразных ландшафтах и климатах от субарктики до Средиземноморья, Средней Азии и южного Китая, обнаруживая исключительную приспособляемость к условиям вегетационного периода. Эта группа включает формы очень различные по своей экологии и пищевым связям, которые тем не менее все имеют сходные южные границы, не выходящие за пределы палеарктической области.

Биологически они объединяются лишь одной общей чертой — наличием в цикле стойких диапауз, требующих охлаждения для реактивации. Одновременно единственной чертой, объединяющей пестрые экологические условия их огромных ареалов, является большая сезонная изменчивость теплового режима и низкие температуры зимы. Отсутствие этих условий в тропической зоне, очевидно, является основным фактором, препятствующим

щим существованию здесь форм умеренного климата. Не случайно поэтому, что южная граница „проникания“ элементов палеарктической энтомофауны (Кузнецов, 1929), установленная чисто статистически на основании распространения таких видов, оказывается границей климатической. Она полностью совпадает с изотермами зимних месяцев  $10-12^{\circ}$  и линией возможных морозов до  $-5, -10^{\circ}$  (рис. 7).

Этот вывод в полной мере относится и к североамериканскому континенту. Южная граница неарктической области точно совпадает с указан-

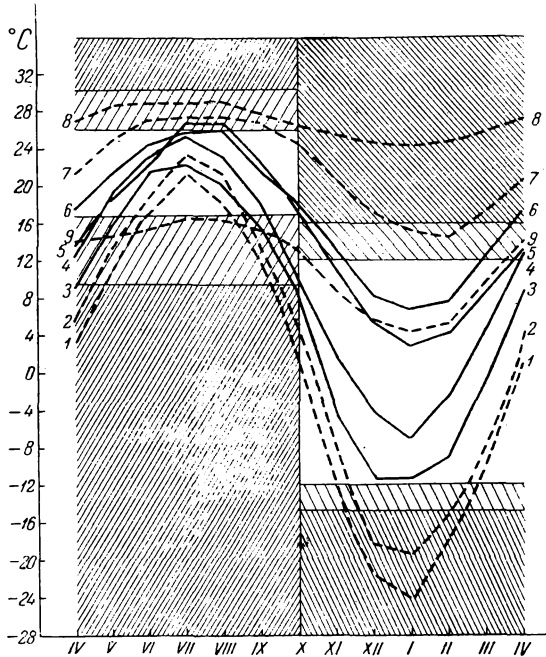


Рис. 6. Годовой ход температуры в восточной Азии и температурные нормы развития дубового шелкопряда.

Белым — нормальные условия; редкой штриховкой — депрессивные; частой штриховкой — летальные условия. Слева — для активных, справа — для диапаузирующих стадий. Кривые: 1-1 — Северная Маньчжурия (Мергень); 2-2 — Цицикар; 3-3 — Сиваньцзы; 4-4 — Тай-юань; 5-5 — Шанхай; 6-6 — Чен-ду; 7-7 — Гонконг; 8-8 — Игантранг; 9-9 — Дарджилинг.

ными климатическими показателями. В связи с этим важно отметить, что Пейпер (1938), на основании своих исследований экологии лугового мотылька в Северной Америке, пришел к выводу, что предел его распространения в южных районах связан с отсутствием зимних холодов, необходимых для реактивации диапаузирующих проницеф.

Совершенно иной тип распространения имеют виды, развивающиеся без диапаузы и зимующие в состоянии спячки. Северные границы их ареалов различны и, как у видов предшествующей группы, определяются главным образом степенью морозостойкости и отчасти суммой тепла, необходимого для развития. *Plutella maculipennis* Curt., обладающая значительной морозостойкостью и коротким периодом развития, достигает Шпицбергена и арктических областей Азии. Другие виды, как подгрызающие совки (*Agrotis segetum* Schiff., *A. ypsilon* Rott., *A. margaritosa*

Нв. и др.), широко распространены в бореальной зоне, где обычны и важны как вредители. Наименее морозостойкие виды — *Acherontia atropos* L., *Herse convolvuli* L., *Daphnis nerii* L., и другие — встречаются лишь в южных районах Палеарктики. Однако, в противоположность предшествующей группе, все эти виды выходят за пределы Палеарктики и широко распространены в тропических областях с их мало изменчивыми температурными условиями.

На рис. 7 в качестве примера показано распространение *Plutella maculipennis* Curt. (по Харди, 1938, с значительными добавлениями). Существование их в тропиках не может быть объяснено большей термофильностью по сравнению с другими типами. *Agrotis segetum* Schiff. характеризуется даже более низким оптимумом и пределами, чем многие виды умеренных широт, что не мешает ей встречаться на Яве, в восточной Африке, на Мадагаскаре и в других тропических странах. Очевидно, причина лежит лишь в особенностях цикла. Спячка, обеспечивая возможность перенесения неблагоприятных температурных условий, не препятствует непрерывному развигию в постоянно благоприятных. Таким образом этот тип экологического цикла оказывается наиболее универсальным в смысле возможности распространения.

Характер географических ареалов у видов, имеющих термофильную диапаузу, в основных чертах сходен с видами типа *Plutella*. Примером их могут служить *Philosamia cynthia* Dr. (рис. 7), *Chloridea obsoleta* F., *Platyedra gossypiella* Saund. и др. Основная часть их ареалов лежит в пределах тропических стран. Сама диапауза их представляет собой, вероятно, приспособление к сезонному ритму влажности и периодическим засухам, характерным для муссонного климата этих областей. Однако в силу общности физиологических приспособлений к засухе и отрицательным температурам эти виды приобретают некоторую морозостойкость, что позволяет им проникать в области умеренных широт. Это проникание ограничено обычно южными районами зоны.

Особые условия создаются в восточной Азии, где, благодаря постепенному сдвигу сухого сезона муссонного климата с жаркого времени (в тропиках) на холодный (в умеренных широтах), создается возможность проникания муссонной фауны далеко к северу. Так, в Китае и Маньчжурии эта фауна обильно представлена вместе с палеарктической. Следы ее еще вполне ясны на нашем Дальнем Востоке и даже в Забайкалье. Граница „проникания“ элементов ориентальной (в сущности муссонной) энтомофауны, как она показана Кузнецовым (1929), совпадает с областями муссонного климата по Воейкову (1884) и Бергу (1938).

Эти засухоустойчивые тропические формы насекомых, возможно, явились исходными при выработке экологических типов умеренного климата. Такая возможность показана для растений юго-восточной Азии, где прослежен переход элементов ксерофитной тропической флоры в типы умеренного климата (Вульф, 1944). Крайнее положение в рассматриваемом ряду занимает экологическая группа типа *Philosamia ricini* В., не обладающая стадиями покоя. Среди шелкопрядов к нему относятся *Anthea myitta* Dr., *A. raphia* L., *A. assamensis* Helf.

Многочисленные попытки их акклиматизации в южной Европе [Рондо (Rondot, 1887); Андре (André, 1907)] и Египте оказались безуспешными в силу неспособности этих видов переносить даже мягкие условия зимы этих районов. Ареал распространения видов этого типа приурочен преимущественно к влажной экваториальной зоне. К северу они не проникают дальше южного Китая. Экваториальную область характеризует исключительное постоянство всех климатических условий, особенно температуры,

годовые колебания которой не превышают нескольких градусов, обеспечивая возможность круглогодичного развития насекомым.

Насколько известна экология других форм тропических лесов, то — для них также характерны экологически недифференцированные циклы и непрерывное развитие.

### Заключение

Данные, приведенные в статье, показывают, что сезонный ритм температуры является одним из основных факторов, в направлении которого идет приспособление жизненных циклов насекомых. Эти исторически сложившиеся адаптации определяют наиболее общие особенности современного географического распределения насекомых.

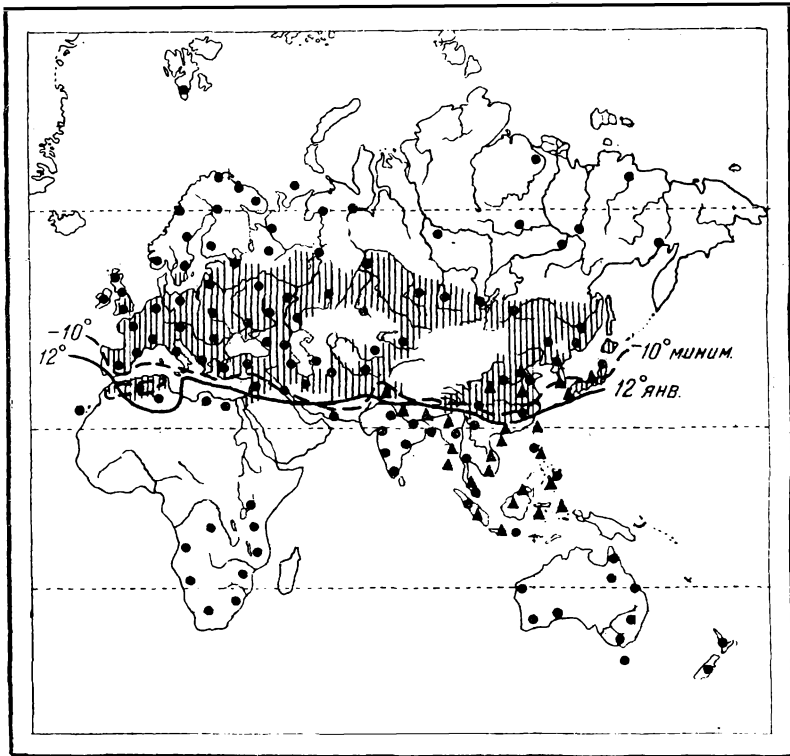


Рис. 7. Распространение в восточном полушарии *Plutella maculipennis* Curt. (точки), *Pyrausta nubilalis* Hb. (вертикальная штриховка) и *Philosamia cynthia* Dr. (треугольники).

Сплошная линия — изотерма января 12°, прерывистая — абсолютные минуты — 10°.

Экологические особенности покоящихся стадий, возникая в качестве приспособления к неблагоприятным для развития условиям, могут стать необходимым элементом видового цикла и явиться причиной, ограничивающей распространение. Понятие „неблагоприятные“ при этом становится условным. Это иллюстрирует диапауза холодного типа, у которой специализация к низким температурам зашла настолько далеко, что без них невозможно развитие.

В тексте статьи я ограничился видами, специально и достаточно подробно изученными. Приведенные примеры не являются единичными.

Глубокая экологическая дифференцировка жизненных циклов чрезвычайно характерна для форм голарктической энтомофауны. Одновременно единственной общей чертой для разнообразных ландшафтов и климатов голарктической области являются большая изменчивость всех климатических элементов и сезонные понижения температуры за пороговые ( $+10^{\circ}$  с возможными отрицательными температурами) для развития наземных пойкилотермных.

Иная картина в отношении экваториальной зоны. Экологическая обстановка ее обуславливает неспециализованные в отношении температуры или непрерывные циклы.

Увеличение с широтой сезонной амплитуды температуры создает на границе, где она выходит из норм адекватных для активно развивающихся стадий, экологический барьер, ограничивающий проникновение нехолодостойкой тропической фауны на север, а специализованной фауны умеренной зоны — на юг. С этой гранью связаны и резкие изменения других жизненных условий, в частности биотических и пищевых. Здесь же наблюдается биологически важное изменение суточной периодики освещения, которая, является мощным регулятором развития насекомых (Данилевский и Гейспид, 1948). Этими обстоятельствами усиливается экологическая изоляция фаун. Эта граница, конечно, не является абсолютной. Явления, здесь происходящие, крайне интересны для понимания основных вопросов экологической зоогеографии. К сожалению, они еще почти не изучены.

Многочисленные наблюдения в природе показывают, что тип циклов развития и стадий покоя относится к наиболее стойким признакам вида. Это подтверждается и экспериментальными исследованиями на тутовом и непарном шелкопрядах. Пока еще не удавалось экспериментально вызвать диапаузу у видов или стадий, у которых она потенциально отсутствует. Также нет и случаев ее полного устранения. Исследования физиологии этого состояния тоже говорят о сложности и интимности процессов, его регулирующих.

Проникновение видов в несвойственные им области сопряжено с перестройкой цикла развития. Ломка точно скореллированных физиологических механизмов развития должна привести по существу к возникновению новой формы. Многочисленные случаи близко родственных викарных форм, различающихся по своим циклам, по сторонам резких климатических границ, говорят, что такой процесс в природе возможен.

В своем изложении я пытался дать схематическую картину адаптации насекомых к зональным изменениям температурного режима. В природе эта схема осложняется многочисленными приспособлениями к другим климатическим и биотическим факторам. Этим определяется разнообразие видовых ареалов. Но рассмотрение их не входит в задачи данной статьи.

## ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л. С. 1938. Основы климатологии. Учпедгиз. — Воейков А. И. 1884. Климаты земного шара. — Вульф Е. В. 1944. Историческая география растений. Изд. Акад. Наук СССР. — Данилевский А. С. 1939. Опыт экологического анализа распространения и акклиматизации айлантового шелкопряда. Зоол. журн., XIX, 1: 26—45. — Данилевский А. С. 1946. О действии постоянной и переменной температуры на развитие яиц шелкопрядов. Тр. Лен. общ. ест., XIX, 4: 69—99. — Данилевский А. С. 1946. О значении покоящихся стадий жизненного цикла в распространении насекомых. Научн. бюлл. Ленингр. Гос. унив., 10: 27—30. — Данилевский А. С. 1948. Фотопериодическая реакция насекомых в условиях искусственного освещения. Докл. Акад. Наук СССР, LX, 3: 481—484. — Данилевский А. С. и К. Ф. Гейспид. 1948. Влияние суточной перио-

дичности освещения на сезонную цикличность насекомых. Докл. Акад. Наук СССР, *LIX*, 2: 337—340. — Золотарев Е. X. 1947. Диапауза и развитие куколок китайского дубового шелкопряда. Зоол. журн., *XXVI*, 6: 539—545. — Кожанчиков И. В. 1936. Значение экологических факторов в распространении капустной белянки. Защ. раст., 11: 40—57. — Кожанчиков И. В. 1937. Некоторые данные по влиянию температуры и влажности на развитие совки-гаммы. Защ. раст., 14: 49—61. — Кожанчиков И. В. 1938. Географическое распространение и физиологические признаки *Pyrausta nubilalis* Hb. Зоол. журн., *XVII*, 2: 246—259. — Кожанчиков И. В. 1938. О роли метаморфоза в зональном распределении насекомых. Докл. Акад. Наук СССР, *XX*, 2—3: 199—201. — Кожанчиков И. В. 1941. Распространение и годичные изменения численности озимой совки и лугового мотылька. Зоол. журн., *XX*, 1: 30—45. — Кожанчиков И. В. 1946. Экологические предпосылки для зоогеографических делений в Евразии. Журн. общ. биол., *VII*, 1: 35—48. — Кожанчиков И. В. 1947. К систематике родов группы *Anarta* Ochс. в связи с данными по их экологии. Энт. обзор., *XXIX*, 1—2: 12—36. — Кузнецов Н. Я. 1929. Фауна СССР. Насекомые чешуекрылые, I, 2. — André E. 1907. *Élevage des vers à soie sauvages*. Paris. — Bodine J. H. 1932. Hibernation and diapause, III. Diapause theory of its mechanism. *Physiol. Zool.*, *V*, 4: 549—554. — Duclaux M. E. 1876. De l'action physiologique, qu'exercent sur les graines de ver à soie, des températures inferiores à zéro. *C. R. Ac. Sc. Paris*, 83: 1049—1051. — Hardy E. 1938. *Plutella maculipennis* Curt., its natural and biological control in England. *Bull. Ent. Res.*, 29, 4: 343—372. — Janisch E. 1930. Experimentelle Untersuchungen über Wirkung der Umweltfaktoren auf Insekten etc. *Ztschr. Morph. Oekol. Tiere*, 17: 339. — Janisch E. 1931. Über die Mortalität und die Variationsbreite tropischer Insekten etc. *Ztschr. Morph. Oekol. Tiere*, 22: 287. — Maercks H. 1934. Untersuchungen zur Oekologie von *Pieris brassicae* L. *Ztschr. Morph. Oekol. Tiere*, 28: 693. — Pepper J. 1937. The breaking the dormancy in the shugar beet webworm. *Journ. Econ. Ent.*, 30: 380—333. — Pepper J. 1938. The effect of certain climatic factors on the distribution of the beet webworm of *Lox. sticticalis* L. in N. America. *Ecology*, 19: 565—571. — Rondot. 1887. L'art de la soie. II. Paris. — Townsend. 1928. The breaking-up of hibernation in the codling moth larva. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 19: 429—439. — Zölfner W. 1934. Die Temperaturabhängigkeit der Entwicklung der Nonne (*Lymantria monacha* L.). *Ztschr. Angew. Ent.*, 27: 33.

Кафедра энтомологии  
Ленинградского Государственного  
университета

---