

И. В. Кожанчиков**ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ ЭКОЛОГИИ НАСЕКОМЫХ****[I. V. KOZHANTSHIKOV]. THE PRINCIPAL RESULTS OF THE RESEARCH-WORK IN INSECT ECOLOGY**

Экология насекомых как область энтомологии сформировалась на протяжении последних 30—35 лет. Поэтому все ее достижения относятся к послереволюционному периоду. Расцвет этой области энтомологии обязан ее практическому значению. Быстрое развитие сельского хозяйства и учет урожайности культур в нашей стране вызвал большой интерес к потерям урожая сельскохозяйственных растений от вредных насекомых. Это дало мощный толчок к изучению их экологии, так как разные географические и хозяйственные условия возделывания культурных растений давали очень большие различия в их урожайности, в связи с различиями в степени их повреждаемости вредными насекомыми. В лесном хозяйстве роль вредных насекомых также оказалась огромной. Не менее существенно значение насекомых как переносчиков болезней человека и домашних животных.

Экология насекомых в нашей стране быстро развивалась в нескольких направлениях и дала ряд общих теоретических положений, ставших частично уже общепринятыми. Следует констатировать заметное снижение интенсивности экологических исследований в течение последних десяти лет. Это обязано, может быть, завершающей фазе знакомства с крупными вопросами экологии, при первом знакомстве с которыми быстро могли быть получены важные выводы. Дальнейшая работа над ними требует большего внимания и большей специализации, что, естественно, сужает круг исследований и снижает темпы получения новых данных. Но, конечно, есть и другие причины, из которых разрушающее влияние войны должно быть отмечено одной из первых.

Оценка экологических исследований в энтомологии может быть дана в следующих направлениях: положение насекомых в биоценозе и ценотические связи насекомых, стациальное и зональное распределение насекомых, массовые их размножения, ареал и значение факторов среды в распространении насекомых, миграции насекомых, принцип оптимума отдельных факторов и среды в целом, анализ влияния факторов среды на жизнь насекомых, диапауза и зимовка, изменчивость строения особей и условия среды, систематика насекомых и экология, экология и вредная активность насекомых, экология и токсикология насекомых.

Изучение биоценозов дало несколько общих положений. Установлено, что насекомые в биоценозе занимают положение потребителей растений и мелких хищников. Их связи в биоценозах строго закономерны и обуславливаются прежде всего пищевыми отношениями (Фридолин, 1936а, 1936б). Этим устраняется представление о случайном распределении насекомых в биоценозах. Пищевые отношения в биоценозах рассматри-

ваются как сложившиеся исторически на физиологической основе (Кузнецов, 1938). Они достигают чрезвычайной сложности, очень специализованы и часто изощрены.

Изменение видового состава насекомых в биоценозе есть исторический процесс эволюции их экологических отношений и вместе структурных особенностей. Он может сопровождаться территориальными перемещениями видов и биоценозов в целом. Вопросы видового состава фауны насекомых связаны с жизнью биоценозов во времени. Территориальные перемещения фаун и их географическая эволюция рассматриваются в связи с существованием биоценозов. Последние принимаются сложившимися исторически как животное-растительные сообщества, в которых насекомые занимают обширное место, занятое ими в разные исторические моменты формирования биоценозов.

Обилие особей различных видов насекомых в биоценозах подвержено постоянным и сложным изменениям (Беклемишев, 1931). Характерны сезонные изменения численности особей, на фоне которых происходят мелкие суточные колебания их обилия. Эти изменения не носят характера повторяющихся годовых волн, но, напротив, по годам всегда несколько различны, хотя и подобны. Они приобретают характер направленных изменений под воздействием человека. Направленные изменения обнаруживают также сукцессии биоценозов при развитии последних на обнаженных, вновь заселяемых территориях (пожарища, зарастающие болота, русла рек). Этот цикл изменений в составе биоценозов завершается в исторически короткий срок, когда новые биоценозы достигают состава и полноты окружающих их биоценозов.

Понятна практическая ценность знания состава биоценозов, степени их насыщенности и возможность направленного их наполнения практически полезными видами насекомых. Это особенно важно для культурных биоценозов, в которых всегда наблюдается очень большая неполнота насыщения видами животных, в частности насекомыми. Она рассматривается как одна из причин повышения численности вредных насекомых (Мейер, 1939; Рубцов, 1948) и как условие для планомерного ограничения их размножений введением в биоценоз специализованных паразитов и хищников. Но для практической работы степень знания природных и культурных биоценозов еще очень недостаточна, и эта область экологии насекомых должна быть отнесена к числу наименее разработанных.

Стациальная приуроченность изучалась главным образом на примере саранчевых насекомых. Она оценена также для некоторых вредных видов, таких, как луговой мотылек, озимая совка, капустные мухи, свекловичный долгоносик. Установлена широкая приспособляемость к жизни в разных стадиях многоядных вредных насекомых, широкая их эвритермичность. Многие их виды, заселяющие разные зоны, значительно меняют отношение к стадиям: в северных зонах, более холодных и влажных, они заселяют более теплые и сухие стадии, в южных и сухих — более холодные и влажные. Это подчеркивает стабильность отношения насекомых к физическим условиям среды. При такой смене стадий даже в разных зонах особи данного вида оказываются в относительно однородных микроклиматических условиях. Подобная смена стадий очень отчетлива, например, у саранчевых насекомых (Бей-Биенко, 1930; Предтеченский, 1930), у лугового мотылька, озимой совки и других широко распространенных вредных насекомых.

Для ряда видов вредных насекомых показана строгая приуроченность к определенным стациальным условиям, замена которых почти или совсем не наблюдается. Это типично для олиго- и монофагов, например капустных мух, свекловичного долгоносика.

Связь насекомых с определенными стадиями позволила обосновать положение о резервациях вредных насекомых, которые могут являться в благоприятные годы очагами их размножений. Это положение нашло практическое применение в борьбе с азиатской саранчей, периодические размножения которой в плавнях всегда были причиной ее массовых нашествий на культурные поля. Истребление саранчи в гнездилищах радикально разрешило проблему борьбы с азиатской саранчей. У других видов вредных насекомых стадияльная приуроченность сложнее и еще недостаточно изучена, чтобы могла быть положена в основу практических мероприятий по борьбе с ними, хотя понимание практической важности этого положения экологии для ряда вредных насекомых уже достигнуто, например для капустных мух, свекловичного долгоносика, стеблевого мотылька.

Изучение стадияльного распределения насекомых подняло вопрос о роли факторов среды в жизни насекомых. Метод экологического профиля позволил выявить важность в стадияльной приуроченности разных видов насекомых как пищевого фактора, так и условий увлажнения, температуры, освещения и других. Вопросы эти пока не получили должного развития и частью сведены к исследованию роли отдельных факторов (Стрельников, 1935а, 1936), частью ставились слишком примитивно.

Зональное распределение насекомых связано с доминирующими стадиями. Изучены главным образом вредные виды, в особенности саранчевые (Филиппев, 1928). Для насекомых в целом намечены лишь самые общие черты зонального распределения (Арнольди, Бей-Биенко и др., 1948, 1950, 1953). В зональном распределении самых различных насекомых установлено широкое проникновение многих южных видов на север по культурному ландшафту. В северных зонах сформировался уже особый интразональный тип из южных видов. Это явление способствует широкому проникновению вредных видов насекомых южных зон в новые условия севера, где они могут формировать обширные очаги размножений в условиях культурного ландшафта. В Европе это видно на примере озимой совки (Кожанчиков, 1937), в Сибири — на комплексе вредных саранчевых (Рубцов, 1932), на Дальнем Востоке — на примере луговой совки (Онисимова, 1953).

Обнаружена связь зонального распределения насекомых с метаморфозом. Насекомые с неполным метаморфозом распространены преимущественно в южных зонах, где численно некоторые их виды даже доминируют, например саранчевые в степях и полупустынях. В северных зонах (в лесной и тундре) доминируют насекомые с полным метаморфозом, а виды гемиметаболических насекомых представлены малым числом и часто ничтожным количеством особей (Кожанчиков, 1938б). Аналогичные связи обнаруживают насекомые и при их вертикальном распределении в горных зонах.

Особенно большое внимание экологов, привлекли массовые размножения вредных насекомых и их причины. Велась специальная работа по изучению массовых размножений лугового мотылька и вредной черепашки. Высказывались некоторые общие суждения в отношении массовых размножений насекомых в целом. Очень много внимания уделялось идеям Пospelова (1911) о важной роли личиночного питания и резервов жирового тела у метаморфных насекомых в их плодовитости. Это положение не только развито, но и расширено за пределы метаморфных насекомых (чешуекрылых) на виды с неполным превращением, такие, как филлоксеры, вредная черепашка (Ларченко, 1940). В дальнейшем была сделана попытка обобщения этого вывода вообще на всех насекомых (Ларченко, 1956). Эти данные были использованы для оценки потенциальной возможности к размножению данной популяции вредного вида в сле-

дующем поколении. Возможность такого широкого обобщения роли жирового тела и личиночного питания, создающего резервы для жизни на фазе имаго, на разные группы насекомых с разным типом развития требует еще специального изучения. Следует отграничить влияние условий среды в период личиночной жизни насекомых на их организм в целом, от локального их воздействия на жировое тело, роль которого в разных группах физиологически различна.

Для нарастания численности и массовых размножений насекомых установлено значение вымирания личиночных фаз при развитии их в разных условиях среды. При этом выяснено, что, кроме роли паразитов, в этом процессе очень большое значение имеет климат и другие физические факторы среды. Изменение физических условий среды в природе в направлении оптимума для соответствующих стадий развития данного вида насекомого резко снижает смертность особей и ведет к нарастанию численности, а за этим и к массовому размножению (Кожанчиков, 1941). Для некоторых видов вредных насекомых, таких, как луговой мотылек, стеблевой мотылек, озимая совка и ряд других, экспериментально показано значение тепла и увлажнения и установлены по фазам развития термогигрооптимумы. Но в поле все еще не изучено значение в нарастании численности насекомых уменьшающейся зараженности их паразитами и роль физических условий. Все еще остается неясным, что в большей мере ответственно за нарастание численности — биотические ли факторы или физические. Эта неясность обязана, конечно, малому числу экспериментально изученных объектов, слабой изученности роли паразитов при массовых размножениях и трудности изучения динамики численности насекомых в природных условиях.

Важность смещения в сторону, благоприятную для размножения вредных насекомых, физических, особенно гидротермических условий среды, показана климографическим методом и наблюдениями в природе. В условиях лесной зоны Европы подмечено благоприятное влияние теплого и сухого лета на размножение лугового мотылька (Владимирская, 1934, 1935). Влияние этих условий несомненно благоприятно воздействует как на особо чувствительные стадии цикла, так и на длительность личиночного роста, важное значение которой обнаружено в размножении озимой совки в средней полосе европейской части СССР, в так называемой области полуторного поколения этого вида (Филиппев, 1929). Значение этого явления предполагается и для вредной черепашки в связи с необходимостью завершения ею роста до уборки колосовых. Для последнего вида эти соотношения требуют еще специального изучения.

Значение зимовочных условий в уменьшении численности вредных насекомых описывается всеми авторами, причем все еще продолжает оцениваться в этом явлении почти только одна холодостойкость. Подготовленность к зимовке оценивается слабо и главным образом с точки зрения содержания воды и жирового тела насекомых, но не их биологического цикла.

Для понимания массовых размножений насекомых существенным является положение о биологической неравноценности разных видов насекомых. Среди них выделяются виды, отличающиеся рядом специфических особенностей, которые и обуславливают их массовые размножения (Кожанчиков, 1948а). Такие виды характеризуются очень высокой потенциальной плодовитостью, хотя обычная плодовитость их не резко выделяется на фоне других видов. Так, максимальная плодовитость озимой совки достигает 2000 яиц, хлопковой совки 3000 яиц, непарного шелкопряда 2800 яиц на одну самку. Между тем обычная плодовитость этих видов равна менее одной пятой приведенных цифр. Вместе с тем такие виды характеризуются высокой выносливостью к влияниям усло-

вий среды. Они в большинстве стадий эвритермичны, эвригумидны, часто эврифаги и нередко голодовыносливы. Они имеют, конечно, стадии развития, чувствительные к воздействию условий среды, но стадии эти менее длительны, чем у основной массы насекомых. Установлено, что в онтогенезе у массовых насекомых с развитием возрастает эврибионтность и устойчивость к факторам среды, что резко отличает их от видов, не размножающихся в массах. Последние часто обнаруживают все возрастающую специализацию к условиям среды и повышенную чувствительность к неблагоприятным влияниям (Кожанчиков, 1952).

Оценена важная роль болезней и паразитов в завершающей фазе массовых размножений вредных насекомых (кризис), но еще совсем не понята ситуация, при которой болезни становятся вирулентными для насекомых; это не выяснено как в отношении организма насекомого, так и условий среды.

Признана очень большая сложность явления массовых размножений насекомых и отброшены предлагавшиеся односторонние гипотезы для их объяснения. Теоретические представления о массовых размножениях как о нарушении отношений между паразитами и вредными видами оказались несостоятельными. Роль паразитов оказалась значительно меньшей в нарастающей волне численности при размножении, чем это казалось вначале. Последующие представления о роли климата также сильно видоизменились, так как климат специфично влияет как на виды насекомых, размножающихся в массах, так и на их паразитов и хищников. Выяснилось важное положение о синэргическом влиянии факторов и о взаимодействиях как их положительных, так и отрицательных влияний. Последние всегда воздействуют не только на выживаемость особей, но и на их плодовитость (Кожанчиков, 1940). При больших максимумах плодовитости массовых насекомых это быстро меняет численность вида даже на протяжении одного поколения в зависимости от экологической ситуации. Последняя и является важной предпосылкой, на которой создается экологический оптимум как условие массового размножения. Теоретические предпосылки проблемы массовых размножений насекомых почти не разработаны, хотя высказывались различные гипотезы, не сыгравшие, впрочем, роли в деловой разработке вопроса (Кожанчиков, 1953б).

Общие вопросы географического распространения насекомых получили хорошее обоснование со стороны экологических исследований. Установлена очень большая связь между степенью устойчивости среды и ареалами насекомых. Мартыновым (1929) показана связь широкого распространения водных насекомых с жизнью в стоячих и в медленно текущих водоемах. Напротив, насекомые, заселяющие быстро текущие горные потоки, речки и ключи, живущие в разнообразно и специфично меняющихся условиях, обладают, как правило, узкими ареалами. Показано, что границы распространения видов наземных насекомых и целых фаун совпадают с границами устойчивых и изменчивых климатических условий, в особенности с разной величиной суточной и годичной амплитуд температуры (Кожанчиков, 1946в). Установлена связь распространения реликтовых видов насекомых с наиболее устойчивыми горными стациями, например с хвойно-лиственными лесами (Куренцов, 1936).

Экологические исследования по стациональному распределению насекомых и изучению их массовых размножений открыли путь к экологическому изучению ареалов. Выяснилось, что не только близ границ ареала насекомые обнаруживают пятнистое распространение, но и в пределах всего ареала распространение их не равномерно в отношении численности особей. Этот факт имеет очень большое практическое значение при учете

плотности населения вредных насекомых на больших площадях, так как показывает неприменимость использования вероятных средних плотностей, а требует знания конкретных причин, влияющих на неравномерность распределения насекомых. На окраинах ареалов все виды насекомых, включая и массовых вредителей, существуют на стациях, лишь пригодных для переживания, но не для размножения. Выяснилось экологически закономерная и характерная для каждого вида насекомого пятнистость распределения в пределах ареала. В экологически центральной части ареала, т. е. там, где условия среды в целом наиболее благоприятны для жизни особей данного вида насекомого, а оптимальные станции имеют широкое распространение, там и наблюдается частая встречаемость особей. Массовые виды насекомых именно в этой центральной части ареала и дают регулярно массовые размножения. Это установлено, например, для озимой совки, капустной белянки, лугового и стеблевого мотыльков, непарного шелкопряда, зимней пяденицы, азиатской саранчи и некоторых других видов (Кожанчиков, 1935б, 1936в, 1937, 1938а, 1939б, 1941, 1950в, 1953б). Районы, промежуточные между экологически центральной зоной ареала и его периферией, заняты зоной, где условия среды для жизни данного вида не устойчивы и где лишь редко возникает экологическая ситуация, вполне благоприятная для его существования. В этой зоне только иногда, «случайно» наблюдаются массовые размножения видов, обычно дающих такие размножения в центральной части ареала.

Выяснена большая сложность и экологическая специфичность границ ареалов насекомых. Наиболее проста северная граница в умеренных широтах, где она определяется или недостатком тепла для развития полного цикла вида, или недостаточной приспособленностью к зимовке (Кожанчиков, 1936в, 1937; Данилевский, 1939, 1949). Вначале это трактовалось односторонне, только в связи с холодостойкостью насекомых. Позднее было понято, что холодостойкость особей данного вида есть лишь один из факторов, обуславливающих их зимовку, причем не всегда важнейший. Теперь уже несомненно, что холодостойкость насекомых есть лишь функция физиологического состояния организма насекомого. Состояние это меняется задолго до зимовки, часто за несколько месяцев до непосредственного воздействия холодов и у большей части насекомых определяется циклическим феноменом, получившим название «диапаузы». Диапауза или возникает у каждой особи обязательно, т. е. наблюдается в каждом поколении, или, кроме наследственного влияния, определяется условиями среды и тогда возникает в зависимости от экологической ситуации. Влиянию диапаузы обязано, как выясняется, ограничение распространения некоторых видов насекомых умеренных широт на юг. Это наиболее характерно для видов, имеющих обязательную диапаузу. Распространение холодолюбивых видов на юг может ограничиваться прямым воздействием повышенной температуры (Кожанчиков, 1947б). Континентальная граница палеарктических видов, восточная для европейских и вообще западных и западная для восточных, азиатских, обязана, во всяком случае, особенностям погодного режима в осенний и весенний периоды (Кожанчиков, 1950б).

Пищевые условия и, в частности, пищевые растения насекомых являются необходимым условием распространения насекомых, в особенности для моно- и олигофагов (Кузнецов, 1930), но распространения их они не ограничивают. Последнее обязано большей приспособляемостью организма растений к условиям среды, почему распространение питающих растений моно- и олигофагов насекомых всегда шире, чем насекомых их потребителей (Кожанчиков, 1937, 1947б, 1950в). У многоядных видов насекомых имеется еще одно преимущество — возможность пи-

тания различными растениями в разных частях ареала. Точно так же и почвенный режим является лишь важным условием стадияльного распределения насекомых, но не фактором, ограничивающим их географическое распространение.

Миграции насекомых, суточные и сезонные, а также связанные с расселением вида, имеют как большой теоретический интерес, так и очень большое практическое значение в деле разработки методов борьбы с вредными насекомыми. Степень экологической изученности миграций еще очень незначительна; пока они преимущественно констатированы: суточные — для насекомых в целом (Беклемишев, 1931) и для саранчевых (Плотников, 1927; Предтеченский, 1934), сезонные — для тлей, вредной черепашки, многих цикад, жуков, божьих коровок и многих других видов. Сделана попытка изучения путей сезонных миграций пустынной саранчи (Предтеченский, 1934), но здесь получены разноречивые данные (Щербиновский, 1952). Сезонные миграции некоторых видов вредных насекомых лишь подозреваются (например, миграции лугового мотылька), но они еще совсем не ясны. Попытки изучения расселения особей лугового мотылька (Стрельников, 1935б) дали очень неясные результаты.

Для суточных миграций личинок стадных саранчевых четко установлено влияние термических условий. Перемещение личинок с почвы на растения и обратно, помимо пищевой реакции, обязано влиянию температуры. Их горизонтальная миграция возникает при повышении температуры, стимулирующей их активность. Она может длиться или все теплое время дня, или приостанавливается влиянием слишком высокой температуры в наиболее жаркие часы суток. Миграции взрослой саранчи имеют более сложные стимулы и, помимо внешних условий (пищевых и термических), обязаны также влиянию физиологического воздействия созревающей гонады (Поспелов, 1926). Со сменой физиологического состояния, с переходом ее из активного состояния в паузу, совпадают также и дальние сезонные миграции вредной черепашки. Еще более сложны сезонные миграции тлей, у которых, кроме внешних условий (пищевых и климатических) и физиологического состояния особей, дальние миграции обязаны еще циклически проявляющимся в разных поколениях наследственным воздействиям, сложно сочетающимся с внешними влияниями. Все это многообразие условий в миграциях насекомых еще не подверглось должному экологическому анализу, хотя, в силу большой практической значимости этого вопроса, литература по миграциям насекомых довольно велика.

Экспериментальный анализ реакции насекомых на внешние воздействия указывает на выбор видом условий среды с жизненным для него оптимумом. Поведение насекомых «корректирует» изменчивость среды и приближает конкретные условия их жизни к условиям оптимума. Показано, что предпочитаемой температурой для насекомых, при возможности выбора ее в широких пределах, является та, которая близка к их жизненному оптимуму (Зенякин, 1937). Отсутствие полного совпадения специфичного оптимума для особей данного вида с избираемой ими температурой обязано во всяком случае двум факторам: различной активности особей и потому остановке их в пределах «терпимых», но не оптимальных условий, и изменению их настоящего физиологического состояния предшествующими условиями среды. Последнее часто требует в данный и нередко довольно скоро проходящий момент условий тепла, несколько отличных от специфичного оптимума. Эти же два фактора создают также заметные различия и в порогах чувствительности к температуре у особей одного и того же вида. В принципе этот же характер реагирования установлен и при выборе пищевых условий.

Анализ процесса выбора насекомыми условий среды еще очень не полон. Выделены два типа реагирования, в основе которых лежит чувствительность к факторам среды и степень развития органов чувств. Мало активные виды лишь избегают резко неблагоприятных условий, так что после выбора они могут находиться как в «терпимых», так и в оптимальных условиях. Зона избираемых условий в этом случае широкая. Виды насекомых, высоко активных и чувствительных к условиям среды, имеющих остро реагирующие органы чувств, активно избирают оптимальные или близкие к ним условия, обнаруживая хорошо выраженную, неширокую зону предпочитаемых условий.

Кроме описания реакций насекомых на влияние среды в отношении анализа этих явлений, сделано еще очень мало. Таксисы и рефлексy как формы реагирования насекомых на условия среды, играющие большую роль в поведении насекомых, не разграничиваются, несмотря на то, что на основе гидротаксиса у саранчевых и трофотаксисов у личинок шелко-нов разработан приманочный метод борьбы с ними, а фототаксис широко используется для сбора насекомых. Роль инстинктов в поведении насекомых и в их миграциях оценена в самых общих чертах. В целом же вопросы поведения насекомых требуют еще тщательной экологической разработки.

Принцип оптимума факторов среды получил теоретическое обоснование. Оптимальные условия каждого из факторов специфичны для разных видов насекомых и характеризуются наименьшими затратами энергии организма на процессы роста и развития, а также полной координацией физиологических процессов (Кожанчиков, 1934, 1936а). Это найдено для термических условий, увлажнения и питания. В связи с этим оптимум характерен меньшей потребностью организма в тепле (меньшей суммой тепла), меньшим количеством затраченных на рост и развитие единицы живого вещества кислорода и пищи, чем условия, требующие той или иной степени регуляции влияний. Темпы жизни и роста особей при оптимуме не максимальные, но высокие. Замедленные рост и развитие или, напротив, слишком высокие темпы этих процессов, всегда неблагоприятны.

Оптимальные условия роста и развития особей характеризуются отсутствием вымирания личиночных фаз или минимальной их смертностью при сравнении с прочими условиями жизни, средним или значительным, но не максимальным весом особей и максимальными их плодовитостью и длительностью жизни на фазе имаго.

Условия оптимума факторов среды для данного вида всегда соответствуют исторически сложившимся средним условиям его жизни. Так, температурные условия оптимума у разных насекомых совпадают с термическим режимом их стадий. Оптимальные пищевые условия это те, к которым данный вид приспособлен исторически. Оптимумы тепла и пищи, увлажнения и других факторов, будучи специфичными для разных видов насекомых, обнаруживают большую устойчивость, так как соответствуют всему строю обмена веществ данного вида. В условиях оптимума наиболее полно координировано течение физиологических процессов с окружающими условиями среды.

Оптимум термических, пищевых и других условий среды по фазам развития может быть специфичен, т. е. различен, и, следовательно, для вида в целом динамичен, причем динамика его носит циклический характер в онтогенезе данного вида. Эта динамика оптимума по фазам цикла развития всегда имеет связь с годичным циклом природных условий, к которым приспособлено развитие фаз данного вида (Кожанчиков, 1950а, 1950б). Очень резки различия оптимумов активных и покоящихся фаз, в особенности в состоянии спячки и диапаузы. В целом жизненный

оптимум для каждого вида является показателем длительного приспособления развития всех фаз цикла к уровню и изменчивости условий среды обитаемых им стадий.

Анализ факторов среды в их влиянии на жизнь насекомых разрабатывался очень интенсивно, и многое стало понятным в этом влиянии. В отношении влияния температуры установлена реальность понятий термического порога развития, эффективной температуры и суммы эффективных температур. Термический порог однообразен лишь при сохранении определенного физиологического состояния особей на разных фазах. Редко он однообразен в течение всего цикла, но чаще значительно или резко различен на разных фазах и даже стадиях цикла. Иногда термический порог развития различается на одной и той же фазе в дозимовочный и послезимовочный периоды, как это установлено для яиц зимней пяденицы, куколок хлопковой совки и некоторых других насекомых.

Сумма эффективных температур биологически достаточно устойчива, но, будучи связана с длительностью развития особей, она всегда возрастает в депрессивных условиях тепла, питания и увлажнения, т. е. при возрастании регуляторных реакций. У разных видов насекомых специфичные различия в суммах эффективной температуры очень велики, причем мегатермичными видами являются виды южных широт и питающиеся трудно усвояемой пищей, например ксилофаги. Вредные насекомые в наибольшем числе принадлежат к группе видов, нуждающихся для своего развития в небольшой сумме эффективной температуры. Для них типична высокая лабильность процессов развития, т. е. они быстро приспосабливаются к новому уровню термических условий (Кожанчиков, 1946а, 1949). Объем температурных условий, при которых возможно развитие, различен у разных видов насекомых и пропорционален их регуляторной реакции на термические влияния. Регуляторная реакция насекомых выражается характером изменений процессов дыхания их при разной температуре. У эвритермичных насекомых можно обнаружить регуляторные изменения в газообмене при кратковременном влиянии неблагоприятной температуры (Кожанчиков, 1956б).

Сумма эффективной температуры и пороги развития фаз служат мерой термофильности вида и являются хорошим критерием при оценке возможной границы распространения данного вида на север или приспособленности его к условиям вегетации кормовых растений. На их основе разработан метод краткосрочного прогноза появления фаз развития вредных насекомых в природе.

Понятие порога развития получило теоретическое обоснование как область температуры, ограничивающая процессы, связанные с делением клеток. Остановка клеточных делений естественно приводит к остановке процессов развития и роста. Такая термическая зона очень специфична, так как клеточная активность у разных насекомых имеет много своеобразия даже только в процессах метаболизма. Область термического порога развития не является одновременно зоной предела развития. Последней соответствует зона вымирания, что происходит всегда при более высокой температуре, чем термический порог развития. Разница в температуре между порогом развития и термическим пределом развития у разных видов различна.

Долго длившийся спор о значении термических смен в развитии насекомых получил экологическое, а не только физиологическое разрешение. Выяснено, что суточная амплитуда температуры возрастая становится (для каждого вида насекомого на известной грани) депрессивным (повреждающим) фактором. Такое влияние изменчивости термического режима связано, во всяком случае у питающихся фаз, с нарушением питания особей, в частности влияет на количество съедаемой ими пищи.

Найдено (Кожанчиков, 1952), что изменение температуры до тех пор не влияет отрицательно на развитие гусениц, пока оно не ведет к сокращению количества поедаемой ими пищи. Это следствие не является единственным, так как и на фазах, совсем не питающихся, как куколки или яйца насекомых, термические смены также могут оказывать повреждающее действие при известной величине амплитуды. Есть связь между степенью лабильности процессов развития у данного вида и его устойчивостью к термическим сменам: чем выше лабильность процессов развития, тем выше приспособляемость к амплитуде температуры. Виды насекомых, заселяющие в природе устойчивую среду, испытывают депрессию в развитии уже при незначительном изменении температуры, например *Diphthera coenobita* Esp. (Lep.). Напротив, насекомые живущие в природе в изменчивом термическом режиме, обнаруживают большую устойчивость к амплитуде термических смен.

Влияние света и солнечной радиации, играя в целом в природе очень большую роль в распределении насекомых по станциям, в развитии их имеет небольшое значение. Установлено тепловое действие солнечной радиации. Оно практически сводится к действию температуры на развитие, хотя требуется подчеркнуть, что поглощение тепловых лучей насекомыми очень специфично. Поэтому роль солнечной радиации, как термического фактора, должна учитываться для каждого вида особо.

Влияние продолжительности дня и ночи, т. е. влияние фотопериода, сложно и специфично проявляется в формировании мигрирующих форм у тлей (*migrantes*, *sexuparae*) и ведет к проявлению или, наоборот, к не проявлению факультативной диапаузы. Значение световых условий на насекомых особенно велико в бореальной зоне, где в наибольшей мере проявляется влияние фотопериода, и в полярной зоне, где огромно значение тепловой солнечной радиации при круглосуточном освещении в течение лета. Но воздействие световых условий на насекомых пока не констатировано в отношении темпов роста особей, изменчивости их веса, их плодовитости и длительности жизни на фазе имаго и их вымирания при развитии.

Влияние пищи, как и термического режима, очень разнообразно и сложно. Под воздействием неоптимального питания, например растениями лишь близкими к обычным кормовым растениям для данного вида насекомых, а, тем более систематически далекими от них, всегда угнетается рост. Темпы роста падают, а смертность особей возрастает тем больше, чем больше отлична пища от оптимальной. При таком питании всегда уменьшается вес особей, завершивших рост, и снижается плодовитость и длительность жизни имаго. Таким образом, установлено, что влияние качества пищи на жизнь насекомых следует принципу оптимума и подобно термическим влияниям (Данилевский, 1935; Кожанчиков, 1937, 1939а, 1950а).

Установлено, что дополнительные компоненты пищи, такие, как глюкозиды, алкалоиды, эфирные масла и другие, не имеют первостепенного значения в питании насекомых, как предполагалось (Кузнецов, 1930), но преимущественное значение имеют в их питании белки. Найдено, что дополнительные компоненты пищи не могут изменить в лучшую сторону пищевые качества субстрата, если этот пищевой субстрат в своей основе, например по составу белка, не пригоден (Кожанчиков, 1939а, 1951). Глюкозиды, алкалоиды, органические кислоты, эфирные соединения и другие специфичные вещества в экологии насекомых играют лишь роль индикаторов при обонятельных и вкусовых реакциях, в питательности же пищи они имеют второстепенное значение.

Влияние увлажнения и химизма среды в принципе то же, что и влияние температуры и пищи, но под влиянием увлажнения в меньшей мере

меняются темпы роста, тогда как очень глубоко затрагивается обмен веществ (Кожанчиков, 1937, 1950в). Влияние влажности среды на рост насекомых ведет к резким различиям в выживаемости особей и к развитию бесплодия у насекомых.

Влияние почвенных условий изучалось главным образом в отношении стациального распределения насекомых, в особенности вредных. Показано очень большое значение характера почвы в заражаемости винограда филлоксерой. Установлены некоторые типы почв, на которых виноград не поражается филлоксерой. Это относится в особенности к пылеватым, мелкоземистым, мергелистым закавказским почвам («гажа»), на которых очень хорошо возделывается виноградная лоза (Принц, 1935). Установлено значение почвенной среды вместе, конечно, с растительным покровом, в стациальной приуроченности насекомых. Это показано для вредных совок (Щеголев, 1925), насекомых, заселяющих речные долины (Кришталь, 1936), для хрущей (Березина, 1937), щелкунов и многих других насекомых. Но комплекс почвенных факторов еще не изучен в его воздействии на жизнь насекомых, хотя уже понято, что некоторые из них, такие, как температура, увлажнение, не отличаются от воздействия их вне почвы. Специально оценена роль почвы как среды в эволюции насекомых (Гиляров, 1948).

Очень много усилий от экологов потребовало изучение явления диапаузы у насекомых. Зориным (1925) было впервые показано на примере капустной огневки существование факультативной диапаузы, которая хотя и всегда есть у каждой особи данного вида, но проявляется лишь при определенных условиях среды. Рост гусениц этого вида при пониженной температуре всегда ведет к проявлению диапаузы и к подготовке к зимовке; при повышенной же температуре он приводит к непроявлению диапаузы и окукливанию их в том же году. В дальнейшем было понято, что факультативная диапауза является лишь специализованной формой обычной диапаузы насекомых, наступающей, как это известно, у множества насекомых, неизменно в каждом поколении у всех особей данного вида и при всяких условиях среды (Кожанчиков, 1940). В настоящее время известно, что факторами, влияющими на проявление факультативной диапаузы у насекомых, могут быть, кроме температуры, изменение пищевых условий, именно химизма пищевых растений (Штейнберг и Каменский, 1936; Золотарев, 1940), изменение длины дня, фотопериода (Данилевский, 1956). Обычно сокращение дня стимулирует проявление факультативной диапаузы. Точно так же влияют стареющие растения, заканчивающие вегетацию, но влияние пищи сказывается менее четко, чем других факторов. Температура среды является основным фактором в проявлении диапаузы, создающим фон для влияния остальных факторов. Первостепенное значение термического режима в проявлении факультативной диапаузы видно из того, что повторные поколения видов насекомых, имеющих факультативную диапаузу, возникают только в теплые годы, и чем теплее и длительнее вегетационный сезон, тем большее число повторных поколений наблюдается в природе. Отношение видов насекомых, имеющих факультативную диапаузу, к термическому (Кожанчиков, 1948б, 1950б), световому (Данилевский, 1953, 1956) и пищевому факторам специфично. У некоторых видов констатированы внутривидовые, местные популяции, различно реагирующие на одни и те же факторы среды проявлением диапаузы (Данилевский, 1956).

Обязательная диапауза насекомых представляет также неоднородное явление: она не только проходит на разных стадиях онтогенеза у разных видов насекомых, но имеет у них место при различном оптимуме условий, и имеет разную продолжительность. У куколок махаона, капустной белянки, яиц непарного шелкопряда и ряда других видов она и при пони-

женной температуре длится несколько месяцев, тогда как у яиц азиатской саранчи она изживается в подобных же условиях через несколько недель (Кожанчиков, 1948б, 1954). У некоторых видов насекомых диапауза может иметь разную длительность у разных особей, но всё еще нет ясности, какие факторы регулируют это явление. Стало ясно, что диапауза, как феномен, в развитии насекомых возникла в качестве приспособления их к жизни в климате, имеющем регулярную смену сезонов года с холодным зимним периодом. Диапауза первоначально возникла на личиночной и имагинальной фазах, а в дальнейшем, в процессе эволюции циклов, сместилась на покоящиеся фазы — яйцо и куколку (Кожанчиков, 1948б, 1956в).

Приспособленность насекомых к зимовке первоначально изучалась лишь с точки зрения их холодостойкости (Сахаров, 1930; Остапец, 1926). Подробно изучались факторы, увеличивающие степень холодостойкости, в особенности общее содержание воды в теле насекомых (вода, связанная коллоидами протоплазмы, и свободная), количество жира, содержание сахаров. Обсуждался вопрос о возможности анабиоза у насекомых, изучалась способность их к переохлаждению (Лозина-Лозинский, 1935, 1937). Позднее стало выясняться, что холодостойкость насекомых есть лишь частное выражение их приспособленности к зимовке. Более важным для зимовки насекомых является возможность остановки их развития, тогда как избегание воздействия низкой температуры осуществляется уходом в почву. Виды насекомых, хотя и холодостойкие на известных фазах цикла, но не имеющие диапаузы, например карадрипа, гибнут в массе за период зимовки и не могут жить в районах с длительной, устойчивой зимой (Кожанчиков, 1955). Приспособленность к зимовке насекомых характеризуется специфичным состоянием обмена веществ, когда резко снижается клеточная активность, прекращаются деления клеток, доминируют формы анаэробного обмена, устойчивые к воздействию отрицательной температуры (Кожанчиков, 1939в). Наиболее полно приспособленность к зимовке у насекомых проявляется в феномене диапаузы, когда наблюдается полная остановка процессов развития, длящаяся при необходимости без вреда для организма несколько месяцев; жизнь особей в этот период поддерживается анаэробными формами обмена веществ. Показано, что у насекомых не может быть и речи об анабиозе при отрицательной температуре, так как дыхание их, т. е. жизнедеятельность организма, сохраняется все время, пока они не погибнут в данных условиях (Калабухов, 1934; Кожанчиков, 1935а, 1939в).

Вопросы изменчивости насекомых в экологическом аспекте первоначально разрабатывались на основе вариационной статистики, т. е. случайности. Это нашло применение даже в таких вопросах, как изменчивость стадной и одиночной форм азиатской саранчи (Алпатов, 1927). Изучение влияния факторов среды на изменчивость насекомых поставило многие из наблюдаемых фактов на конкретную основу. Так, изменения в структурах азиатской саранчи, характерные для стадной и одиночной форм, оказались обусловленными не случайными влияниями, а закономерно меняются взаимным влиянием личинок саранчи при высокой их плотности и особенностями наследственности этого вида (Плотников, 1924, 1927). Однако очень многое в сложных вопросах изменчивости, даже только в экологическом аспекте, остается пока непонятным или спорным.

Изменчивость степени развития органов, а также их формы и пропорций, равно как и размеров тела, поставлена в связь с изменчивостью таких общих их биологических особенностей, как плодовитость и длительность жизни (Кожанчиков, 1947в). Установлено, что все эти показатели обнаруживают разную изменчивость у особей данного вида в за-

висимости от условий развития особей. Если развитие их проходит при условиях оптимума, то их плодовитость, длительность жизни и размеры (вес) тела варьируют в наибольшей мере, а форма органов и пропорции тела — в наименьшей. При ухудшении условий среды для развития возникает обратное: длительность жизни хотя и сокращается, как и плодовитость особей, но оба эти показателя становятся более однообразными, а форма и пропорции органов начинают варьировать сильнее (Кожанчиков, 1940).

Сравнение географических форм насекомых с формами, возникающими закономерно в эксперименте, показывает, что некоторые из географических форм обязаны воздействию условий среды. Это установлено, например, для западносибирской и среднеазиатской форм озимой совки (*Agrotis segetum* Schiff.) — форм *glaucina* Kozh. и *pallida* Stgr. Первая возникает при росте гусениц под воздействием пониженной температуры и несколько повышенной влажности, вторая — под воздействием жары и сухости. Аналогичным образом появление светлокрылой формы *leucoptera* Btl. у *Acronicta lutea* Brem. et Grey обязано недостатку тепла при развитии гусениц. В природе форма эта распространена близ северной границы ареала вида (Кожанчиков, 1940, 1950в). Вместе с тем экологические исследования сделали очевидным существование у насекомых целого ряда географических форм, обязанных каким-то значительно более сложным влиянием, чем только воздействие условий среды в онтогенезе.

Данные экологических исследований по изменчивости насекомых под воздействием условий среды в ряде пунктов соприкасаются с вопросами систематики. Экологические исследования еще очень далеки от проблем таксономии, но они затронули некоторые вопросы внутривидовой дифференциации у насекомых. Наибольшее внимание экологов привлекли внутривидовые пищевые формы, существование которых в природе давно уже отмечено у некоторых насекомых нашей фауны. Но даже эти, чисто местные формы, например форма, живущая на северо-западе ареала ивового листоеда (*Lochmaea capreae* L.) и связанная с березой, являются неповторимыми в экологическом эксперименте (Кожанчиков, 1946б). Выяснилось, что природные пищевые формы у насекомых требуют очень больших сроков времени для возникновения, если они не представляют видоизменений, входящих в объем реакции данного вида на влияние среды. Последнее, например типично для форм человеческой вши (*Pediculus humanus* L.), азиатской саранчи (*Locusta migratoria* L.) и для ряда других насекомых. Попытка введения специальной таксономической категории для таких случаев не нашла обоснования в фактах и ныне отброшена. Точно так же понятно, что видоизменения в поведении особей под воздействием пищи в одном поколении представляют лишь физиологическую реакцию, наблюдающуюся у поли- и олигофагов, но не являются началом экологической дивергенции внутривидовых форм (Кожанчиков, 1956б). Вместе с тем многочисленные наблюдения в природе дают множество примеров экологически обособленных внутривидовых форм и близких видов (Кожанчиков, 1946б, 1950в, 1956б; Куренцов, 1950). Кажется несомненным, что они возникают в связи с влиянием условий среды, но каковы условия их дифференциации — пока совершенно не изучено. Возникновение таксономически разграничиваемых категорий все еще остается вне кругозора экологического исследования.

Изучение экологических особенностей вредных насекомых показало специфичность последних и несомненную приспособленность их к жизни в среде культурных растений, в хранилищах и в жилище человека (Гилларов, 1945; Кожанчиков, 1948). В полевых условиях, в культуре однолетних злаков не удерживаются насекомые с длительными циклами раз-

вития, в особенности если значительная часть их жизненного цикла связана с почвой. Напротив, прочно удерживаются виды, которые лишь на время вегетации культурных растений тесно связаны с культурными полями, например вредная черепашка, озимая совка, стеблевой и луговой мотыльки, хлопковая совка и многие другие виды. Еще более специфичны вредные насекомые, удерживающиеся в среде культурных овощных растений, где изменчивость условий жизни еще выше. Показано, что здесь удерживаются и находят среду жизни виды насекомых с короткими циклами развития, высоко подвижные на фазе имаго и характерные высокой лабильностью процессов развития. Отбор видов насекомых, приспособленных к жизни в среде культурных растений, формирует специфичные фаунистические комплексы насекомых, вредящих различным культурным растениям. Комплексы эти имеют очень разный возраст в разных культурах и в некоторых случаях находятся в стадии становления. Экологический анализ фауны вредных насекомых еще едва начат, хотя практический интерес его очевиден.

Существенный интерес имеют хотя и небольшие, но важные данные о значении экологических особенностей насекомых в отношении действия на них инсектицидов. Первоначально вопросы токсикологии насекомых пытались поставить только на физиологическую основу, но в дальнейшем выяснилось, что физиологическое состояние насекомых может глубоко меняться в процессе приспособления их к влиянию условий среды. Часто такие смены физиологического состояния являются закономерными (диапауза, спячка), но также часто физиологическое состояние насекомых меняется случайными, не повторяющимися влияниями среды. В связи с этим оказалось невозможным выработать какие-либо общие для насекомых физиологические стандарты, которые могли бы быть положены в основу токсикологии насекомых. Это лишает токсикологию насекомых физиологических принципов и сводит исследования к эмпирическим «нормам», большей частью случайным, в лучшем случае адекватным отдельным моментам онтогенеза изучаемых видов.

Экологические исследования показали, что у насекомых наблюдается очень общая реакция на повреждающие влияния среды (охлаждение, недостаток кислорода и другие), сходная у разных видов и в разных фазах онтогенеза. Реакция эта биологически выражается в прекращении процессов роста и развития, а затем в резком снижении процессов клеточного обмена. При этом последний приобретает анаэробные формы и характеризуется высокой устойчивостью к повреждающим агентам, в том числе и к действию инсектицидов. Это найдено в отношении синильной кислоты, ДДТ и касается других ядов (Кожанчиков, 1947а, 1953б). Так как у насекомых состояния физиологической депрессии и высокой физиологической активности могут быстро сменять друг друга под воздействием условий среды или в связи со сменой фаз цикла, то применение инсектицидов будет эффективно лишь в определенных условиях и в уязвимые моменты онтогенеза. Вместе с тем специфичность действия инсектицидов находит основу не только в физиологии, но и в биологическом цикле насекомого и в его экологических отношениях. Понято, что на основе природной устойчивости насекомых к повреждающим агентам могут вырабатываться популяции вредных видов насекомых, устойчивые к действию ядов.

Все эти вопросы имеют большое практическое значение, так как от их разрешения зависит как успех проводимых истребительных мероприятий, так и масштаб расходов, связанных с ними. Эти вопросы пока лишь поставлены экологическими исследованиями и лишь едва затронуты изучением.

ЛИТЕРАТУРА

- Алпатов В. 1927. Вариационная статистика в применении к систематике азиатской саранчи. Защ. раст., 3 (4/5) : 352—359.
- Арнольди К. и Л., Н. Борхсениус, Г. Бей-Биенко, А. Кириченко, И. Кожанчиков, А. Штакельберг. 1948. Насекомые зоны пустынь. Животный мир СССР, 2 : 162—270.
- Арнольди Л., Г. Бей-Биенко, Н. Борхсениус, А. Кириченко, И. Кожанчиков, С. Лепнева, В. Попов, А. Попова, Г. Шапошников, А. Штакельберг. 1953. Насекомые лесной зоны. Животный мир СССР, 4 : 228—552.
- Бей-Биенко Г. 1930. К вопросу о зонально экологическом распределении саранчовых в Западносибирской и Зайсанской низменностях. Тр. защ. раст., 1, 1 : 51—90.
- Бей-Биенко Г., М. Божко, Н. Борхсениус, Т. Григорьева, А. Кириченко, И. Кожанчиков, В. Попов, А. Штакельберг, В. Яхонтов. 1950. Насекомые степной зоны. Животный мир СССР, 3 : 162—432.
- Беклемишев В. 1931. Основные понятия биоценологии в приложении к животным комплексам наземных сообществ. Тр. защ. раст., 1, 2 : 277—358.
- Березина В. 1937. Изменение энтомофауны почв в связи с переходом их из условий степи в условия леса. Энт. обзор., 27 : 77—112.
- Владимирская Л. 1934. Массовые размножения озимой совки и погодные условия. Сборн. ВИЗР, 8 : 169—173.
- Владимирская Л. 1935. Материалы к вопросу о массовых размножениях лугового мотылька в зависимости от метеорологических условий. Защ. раст., 6 : 59—74.
- Гиляров М. 1945. Основные особенности вредных насекомых, приспосабливающихся к полевым севооборотам. Докл. АН СССР, 47, 3 : 217—220.
- Гиляров М. 1948. Значение почвы как среды обитания в филогенезе наземных беспозвоночных. Докл. АН СССР, 60, 2 : 293—296.
- Данилевский А. 1936. Роль питающих растений в биологии лугового мотылька. Энт. обзор., 26 : 91—110.
- Данилевский А. 1940. Опыт экологического анализа распространения и возможности акклиматизации айлантового шелкопряда. Зоол. журн., 19, 1 : 26—45.
- Данилевский А. 1949. Зависимость географического распространения насекомых от экологических особенностей их жизненных циклов. Энт. обзор., 30 : 194—207.
- Данилевский А. 1950. Температурные условия реактивации диапаузирующих стадий насекомых. Тр. Лен. общ. естеств., 70, 4 : 90—108.
- Данилевский А. 1956. Фотопериодизм как регулятор сезонной цикличности насекомых. Чтения пам. Холодковского 1954—1955 : 32—55.
- Зенякин Л. 1937. К вопросу о связи термической преференции с реакцией газообмена на температуру. Энт. обзор., 27 : 174—180.
- Золотарев Е. 1940. Материалы по экологии вольтинизма китайского дубового шелкопряда. Зоол. журн., 19 : 631—645.
- Зорин П. 1925. Биология капустной огневки (*Pionea forficalis* L.). Защ. раст., 1, 1/2 : 41—47.
- Калабухов Н. 1934. «Анабиоз» у позвоночных и насекомых при температуре ниже 0°. Докл. АН СССР, 1, (н. с.) : 419—426.
- [Кожанчиков И.] Kozhantshikov I. 1934. Ueber die Temperaturabhängigkeit einzelner physiologischer Prozesse und ihre Beziehung auf das Lebensoptimum des Organismus. Zeitschr. ang. Entom., 20 : 590—616.
- Кожанчиков И. 1935а. Дыхание насекомых при температуре ниже 0° С. Докл. АН СССР, 3 : 369—371.
- Кожанчиков И. 1935б. Экспериментальные исследования по влиянию температуры на развитие лугового мотылька. Защ. раст., 7 : 44—63.
- [Кожанчиков И.] Kozhantshikov I. 1936а. Ueber die physiologische Bedeutung der Wärmesumme bei Insekten. Zool. Anz., 113 : 7—13.
- Кожанчиков И. 1936б. Физиологическая характеристика стено- и эвритермии насекомых. Зоол. журн., 15 : 217—244.
- Кожанчиков И. 1936в. Значение экологических факторов в распространении капустной белянки. Защ. раст., 11 : 40—56.
- Кожанчиков И. 1937. Совки подсем. Agrotinae. Фауна СССР, Чешуекрылые, 13 : 1—674.
- Кожанчиков И. 1938а. Географическое распространение и физиологические признаки стеблевого мотылька. Зоол. журн., 17 : 246—259.
- Кожанчиков И. 1938б. О роли метаморфоза в зональном распределении насекомых. Докл. АН СССР, 20 : 199—201.

- Кожанчиков И. 1939а. Роль химизма кормовых растений в трофотаксисах и росте насекомых фитофагов. Зоолог. журн., 18 : 806—824.
- Кожанчиков И. 1939б. Роль термического фактора в развитии и распространении овощных листоедов. Изв. Высш. курс. прикл. зоол. и фитопатол., 9 : 5—30.
- Кожанчиков И. 1939в. Термостабильное дыхание как условие холодостойкости насекомых. Зоолог. журн., 18 : 86—98.
- Кожанчиков И. 1940. Влияние экологических факторов при росте и развитии на изменчивость некоторых представителей чешуекрылых. Тр. Зоол. инст. АН СССР, 6 : 64—114.
- Кожанчиков И. 1941. Распространение и годовичные изменения численности озимой совки и лугового мотылька. Зоолог. журн., 20 : 30—45.
- Кожанчиков И. 1946а. О лабильности процессов развития насекомых в отношении термических влияний. Зоолог. журн., 25 : 27—36.
- Кожанчиков И. 1946б. Биологические формы ивового листоеда. Тр. Зоол. инст. АН СССР, 8 : 7—42.
- Кожанчиков И. 1946в. Экологические предпосылки для зоогеографических делений Евразии. Журн. общ. биол., 7 : 35—48.
- Кожанчиков И. 1946г. О нижнем термическом пределе процессов развития насекомых. Докл. АН СССР, 51 : 237—240.
- Кожанчиков И. 1947а. О специфичной устойчивости обмена насекомых к ДДТ. Докл. АН СССР, 58 : 345—348.
- Кожанчиков И. 1947б. О систематике родов группы *Anarta* Ochs. в связи с данными по их экологии и географическому распространению. Энт. обзор., 29 : 12—35.
- Кожанчиков И. 1947в. Изменчивость и плодовитость зимней пяденицы и условия среды. Изв. АН СССР, сер. биол., 4 : 513—537.
- Кожанчиков И. 1948а. Биологическая специфика видов насекомых в их массовых размножениях. Усп. совр. биол., 25 : 251—268.
- Кожанчиков И. 1948б. Зимовка и диапауза чешуекрылых насекомых сем. *Orgyidae* (Lepidoptera). Изв. АН СССР, сер. биол., 6 : 653—673.
- Кожанчиков И. 1948в. Черты экологии насекомых, вредящих культурным овощным растениям. Журн. общ. биол., 9 : 131—143.
- Кожанчиков И. 1949. Черты влияния отрицательной температуры на эмбриональное развитие насекомых. Журн. общ. биол., 10 : 50—67.
- Кожанчиков И. 1950а. Основные черты пищевой специализации азиатской саранчи. Изв. АН СССР, сер. биол., 4 : 73—86.
- Кожанчиков И. 1950б. Цикл развития и географическое распространение зимней пяденицы. Энт. обзор., 31 : 178—197.
- Кожанчиков И. 1950в. Волнянки, сем. *Orgyidae*. Фауна СССР, Чешуекрылые, 12 : 1—581.
- Кожанчиков И. 1951. Пищевая специализация и ее значение в жизни насекомых. Энт. обзор., 31 : 323—335.
- Кожанчиков И. 1952. Амплитуда температуры как фактор в развитии непарного и дубового шелкопряда. Энт. обзор., 32 : 27—42.
- Кожанчиков И. 1953а. К пониманию физиологического действия ДДТ на насекомых. Сборн. ИЗИФ'а, 2 : 3—15.
- Кожанчиков И. 1953б. К пониманию массовых размножений насекомых. Зоолог. журн., 32 : 195—202.
- Кожанчиков И. 1954. Особенности зимовки и диапаузы азиатской саранчи. Докл. АН СССР, 94 : 407—409.
- Кожанчиков И. Особенности зимовки и холодостойкость карадрины. Докл. АН СССР, 103 : 517—519.
- Кожанчиков И. 1956а. Чехлоносы-мешечницы, сем. *Psychidae*. Фауна СССР, Чешуекрылые, 3, 2 : 1—516.
- Кожанчиков И. 1956б. Новое в познании биологических форм и биологических видов насекомых. Зоолог. журн., 35 : 633—651.
- Кожанчиков И. 1956в. Об особенностях диапаузы яиц саранчевых насекомых. Энт. обзор., 35 : 28—42.
- Кришталь О. 1936. Анализ энтомофауны грунтов долины Днепра. Научн. зап. Киевск. унив., 2, 2 : 283—345.
- Кузнецов Н. 1930. Связь географического распространения белянок с распространением их кормовых растений и с химизмом последних. Ежегодн. Зоол. муз. АН СССР : 49—63.
- Кузнецов Н. 1938. Арктическая фауна Евразии и ее происхождение. Тр. Зоол. инст. АН СССР, 5 : 1—85.
- Куренцов А. 1936. Чешуекрылые Сихотэ-Алиня и вопрос о происхождении его фауны. Вестн. ДВ ФАН СССР, 20 : 137—172.
- Куренцов А. 1950. Об экологических формах у некоторых короедов и бабочек уссурийской фауны. Чтения пам. Холодковского : 61—71.

- Ларченко К. 1940. Эколого-гистологическое исследование плодовитости лугового мотылька. Зоолог. журн., 19 : 842—859.
- Ларченко К. 1956. Закономерности онтогенеза насекомых. Тр. Зоолог. инст. АН СССР, 23 : 5—214.
- Лозина-Лозинский Л. 1935. Явления холодоустойчивости у некоторых насекомых. Защ. раст., 1 : 15—22.
- Лозина-Лозинский Л. 1937. Холодостойкость и анабиоз у гусениц кукурузного мотылька. Зоолог. журн., 16 : 614—642.
- Мартинов А. 1929. Экологические предпосылки для зоогеографии пресноводных бентонических животных. Русск. зоолог. журн., 9 : 3—38.
- Мейер Н. 1939. Реконструкция фауны в свете дарвиновского учения. Зоолог. журн., 18 : 656—668.
- Остапец А. 1926. Влияние низких температур на гусениц озимой совки. Бюлл. Воронеж. ст. заш. раст., 7 : 51—62.
- Онисимова З. 1953. Луговая совка — массовый вредитель хлебных и кормовых злаков на Дальнем Востоке. ДВ ФАН СССР, Автореф. : 1—27.
- Пархоменко В. 1936. Непарный шелкопряд в лесах Крыма. Киев : 1—117.
- [Плотников В.] Plotnikov V. 1924. Some observations in the variability of *Locusta migratoria* in breeding experiments. Bull. Entom. Res., 14 : 241—244.
- Плотников В. 1927. *Locusta migratoria* L. и *L. danica* L. как самостоятельные формы и их производные. Узбекск. ст. заш. раст. : 1—33.
- Поспелов В. 1911. Постэмбриональное развитие и имагинальная диапауза у чешуекрылых. Зап. Киевск. общ. естествоисп., 21 : 163—411.
- [Поспелов В.] Pospelov V. 1926. The influence of temperature on the migration and general health of *Locusta migratoria* L. Bull. Entom. Res., 16 : 366—367.
- Предтеченский С. 1930. Гнездилища азиатской саранчи Рязано-Тамбовской впадины. Тр. заш. раст., 1 : 3—49.
- Предтеченский С. 1935. Годичный цикл пустынной саранчи, ее миграции и периодичность в Персии и сопредельных странах. Тр. заш. раст., сер. 1, 12 : 1—134.
- Принц Я. 1935. Филлоксера в Азербайджане. Тифлис : 1—110.
- Пятницкий Г. 1936. Погодные условия и прогноз развития лугового мотылька. Тр. заш. раст., сер. 1, 15 : 7—68.
- Рубцов И. 1932. Местообитания и условия массового размножения саранчевых Приангарья. Тр. заш. раст., сер. 1, 3 : 33—130.
- Рубцов И. 1935а. Изменчивость среды как условие массового размножения саранчевых. Тр. заш. раст. Вост. Сиб., 2, 4 : 25—44.
- Рубцов И. 1935б. Районирование резерваций саранчевых Сибири и прогноз массовых размножений по коэффициентам увлажнения. Тр. заш. раст. Вост. Сиб., 2, 4 : 4—24.
- Рубцов И. 1936. Климатическая характеристика резерваций и периодов массового размножения саранчевых Сибири. Вопр. эколог. и биоценолог., 5 : 35—88.
- Рубцов И. 1948. Биологический метод борьбы с вредными насекомыми. Сельхозгиз : 1—411.
- Сахаров Н. 1928. К изучению холодостойкости насекомых. Журн. оп. агроп. Ю.-В., Саратов, 6, 2 : 85—105.
- Стрельников И. 1935а. Солнечная радиация и микроклимат в экологии лугового мотылька. Изв. инст. им. Лесгафта, 19 : 1—75.
- Стрельников И. 1935б. Перелеты лугового мотылька. Изв. Инст. им. Лесгафта, 19 : 77—119.
- Стрельников И. 1936. Действие солнечной радиации и микроклимата на температуру тела и поведение личинок азиатской саранчи. Тр. Зоолог. инст. АН СССР, 2 : 537—733.
- Филиппев И. 1928. Биогеографические зоны СССР и характерные для них вредные насекомые. IV Intern. Congr. Entom., Ithaca, 2 : 813—820.
- Филиппев И. 1929. Озимая совка. Тр. Гос. инст. оп. агроп., 13, 4 : 223—256.
- Фридолин В. 1936а. Биоценотика на химическом основании. Сборн. акад. Вернадскому. Изд. АН СССР : 1169—1205.
- Фридолин В. 1936б. Животно-растительное сообщество горной страны Хибин. Изд. АН СССР : 1—295.
- [Штейнберг Д. и С. Каменский] Steinberg D. et S. Kamensky. 1936. Les premisses oecologiques de la diapause de *Loxostege sticticalis* L. Bull. Biol. France et Belg., 70 : 145—183.
- Щеголев В. 1925. К вопросу о влиянии почвенных условий на зараженность полей гусеницами озимой и воскликательной совки. Защ. раст., 2, 6 : 306—309.
- Щербиновский Н. 1952. Пустынная саранча шистоцерка. Сельхозгиз, М. : 1—414.

Зоологический институт
Академии наук СССР,
Ленинград.