

А. С. Данилевский

Роль питающих растений в биологии лугового мотылька

(С 2 рис.)

A. S. Danilevskij

The part of food-plants in the biology of *Loxostege sticticalis* L.

(With 2 figs.)

I. Введение.

Вопрос о связи вредных насекомых с определенным кругом питающих растений и степени многоядности того или иного вида имеет не только теоретическое, но и практическое значение.

Распространение многоядных видов в пределах различных растительных зон может привести и в ряде случаев приводит к различию питающих растений в различных частях ареала распространения. С другой стороны, и в пределах одной зоны или даже небольшой территории распределение вредных видов будет меняться в зависимости не только от пестроты микроклиматических условий, но и от пестроты растительного покрова в связи с предпочтением, отдаваемым вредителем определенному кругу растений. Более того, и в одних и тех же стациях изменения в составе сообществ, связанные с годичным циклом (сезонные сукцессии), или с большими периодами времени (экологические сукцессии) и, особенно, с культурными воздействиями, нередко приводят к значительным изменениям в пищевом режиме многоядных форм.

Эта замена питающих растений может привести к целой цепи дальнейших явлений: изменению численности вида и образа жизни отдельных стадий, как это констатировано для специализированных форм, или даже к изменению биологического цикла (тли, червецы, минирующие моли и другие).

Возникает вопрос о значении отдельных питающих растений и для многоядных видов вредных насекомых, тем более, что и для них в ряде случаев можно ожидать известную ограничивающую роль питающих растений, в связи с распространением и обилием последних. Простая регистрация повреждаемых растений дает совершенно недостаточное представление о степени специализации насекомых в отношении пищи и о роли отдельных растений в биологии их. С накоплением данных по экологии насекомых пределы многоядности даже наиболее широких полифагов подвергаются сильным ограничениям. В числе растений, поедание которых насекомыми возможно, выделяются виды или

группы видов, в их диете основные, к которым их пищеварительные функции и инстинкты наиболее приспособлены. В естественных условиях эти растения в значительной мере определяют стациальное и географическое распространение фитофагов.

Наиболее изучены в этом отношении саранчевые, что стоит в связи с большим числом вредных видов среди этой группы. Рубцов (1931) на основании полевых наблюдений выяснил, что белополая и крестовая кобылки при достаточном разнообразии растительного покрова питаются лишь ограниченным числом излюбленных растений, составляющих небольшой процент (6—8) общего числа видов растений обитаемой стации. Так, из 160 растений, встречающихся на стациях белополой и сибирской кобылок, поедаются первой 25 и второй 37 растений. Из них предпочитаемых для сибирской кобылки было только 13 видов, для белополой 10 видов. В обоих случаях это были преимущественно злаки, являвшиеся основным кормом для названных видов. При недостатке пищи число видов поедаемых растений сильно расширяется и в него входят представители самых различных семейств, однако, ряд растений все же упорно избегается. Такое же избирательное отношение к определенным злакам отмечено этим автором и для *Arcyptera microptera*, *Stauroderus scalaris*, видов *Stenobothrus* и других.

По Свириденко (1924) и Жданову (1934) мароккская кобылка на Северном Кавказе связана почти исключительно со стациями *Poa bulbosa*. Это растение—основной корм кобылки, особенно в первых личиночных стадиях, кроме *Poa* отмечено питание личинок первой стадии лишь немногими другими злаками (*Agropyrum*, *Bromus*), тогда как в старших возрастах этот вид питается и многими другими растениями (Жданов 1934).

Подобные факты могут быть приведены для очень многих других многоядных насекомых. Так, перелетная азиатская саранча в местах резерваций приурочена к *Phragmites communis*. Имеющиеся экспериментальные данные показывают, что полное развитие ее возможно на весьма ограниченном круге растений (преимущественно на мягколиственных злаках; Мальцев 1914, Никольский 1925), многоядность же саранчи, как известно, является классическим примером. Не умножая число подобных примеров, в общем можно сказать, что трудно назвать такой многоядный вид, который в той или иной степени не был бы связан с определенной группой растений из числа возможных для поедания.

Эта неравноценность отдельных видов питающих растений приводит к мысли о наличии специализации пищевого обмена, адаптированного к определенному составу пищи, которому вполне соответствует лишь ограниченное число растений. Действительно, экспериментальные данные (к сожалению весьма немногочисленные) показывают совершенно различное течение развития и размножения насекомых, даже многоядных, под влиянием различных пищевых режимов. Hodge (1933), в недавней работе, посвященной влиянию питания на развитие саранчового *Melanoplus differentialis*, приводит в отношении смертности за период личиночной стадии следующие данные:

Кормовые растения	Число объектов	% гибели
Пшеница	25	28,0
Ячмень	18	55,6
Рожь	19	57,9
Салат	28	78,6
Овес	23	95,7

Как видно из этих цифр, смертность объектов очень сильно менялась в зависимости от питающего растения; при этом обнаружилось, что на двух последних растениях окрылившиеся насекомые мало жизнеспособны и весьма скоро погибают, не отложив яиц. Кривые роста показали углубляющуюся депрессию его, параллельную увеличению процента смертности.

По данным Z w ö l f e r (1934), продолжительность развития гусениц монашенки (*Lymantria monacha* L.) значительно увеличивается при питании лиственницей по сравнению с развитием при питании елью и сосной.

В отношении влияния питающего растения на скорость размножения весьма показательны данные Davidson (1922). Этот автор исследовал размножение тлей *Aphis rumicis* L. на 18 сортах бобов (*Vicia faba*). При этом было обнаружено, что от равного исходного числа особей (13—14), за период 14 суток при одних температурных условиях получается потомство различной численности. На наиболее благоприятных сортах число особей за этот период достигло (в среднем из ряда опытов) 1037, а на неблагоприятных всего 37 особей.

Такое же влияние питания наблюдается и в случае очень узко специализированных в отношении кормовых растений форм. B ö r n e r (1927) исследовал развитие филлоксеры при питании сортами винограда различной степени устойчивости, при чем были получены следующие данные, сгруппированные нами по нужной схеме:

Развитие *Phylloxera vastatrix* на различных лозах (по Б е р н е р у)

С о р т	Темпе- ратура	Продолжит. развития до начала яйцекладки	Продолжит. развития до 1 линьки	% смертно- сти
Clinton, Taylor, Richter 10 и др. . . .	26	10,2 (9—13)	5 (4—6)	—
Taylor	21,5	11,5 (10—16)	6 (4—8)	—
Clinton	21,5	11,5 (10—18)	6 (5—9)	—
Vinifera	21,5	12,5 (11—17)	6 (5—9)	—
Solonis	21,5	17 (15—19)	9 (7—11)	—
Aramon × Rupestris, Ganzin 1	23,7	13—26	12 (7—27)	69
Mourvedre × Rupestris 1202 C	23,7	22 (17—27)	14,7 (10—27)	88
Riparia 1 G	21	—	—	100
Riparia × Rupestris	26	100% гибель на 16-й день	—	100

Как видно, устойчивость сорта стоит в связи с изменением хода развития питающегося им насекомого. Продолжительность развития на сортах резистентных сильно увеличивается, а на сортах иммунных развитие приостанавливается.

навливаются почти полностью. Параллельно наблюдается повышение процента смертности насекомых, прогрессирующее и во времени, приводящее к полному вымиранию на иммунных сортах. Этот факт заставляет признать, что закономерности, лежащие в основе приспособления насекомого к узкому кругу питающих растений (моно- и олигофагия) близки или может быть одни и те же что и в случае многоядности (полифагии).

На основании этих литературных данных можно предположить и для лугового мотылька подобные изменения в биологическом цикле под влиянием питания различными растениями. Специальных исследований по влиянию питающих растений как на биологический цикл его, так и на стациальное распределение, в литературе не имеется. Однако, из многочисленных указаний на повреждение тех или иных растений можно составить себе общее представление о круге этих растений. Несомненно неполный список растений, повреждение которых регистрировалось различными авторами, включает в себе по крайней мере 200 видов, принадлежащих к самым различным группам. В него входит не только травянистая растительность, но и многие представители кустарниковой и древесной, включая хвойные. Отсюда следует, что все культурные растения и большая часть дикорастущих, в той или иной степени, могут страдать от повреждения гусеницами лугового мотылька. Однако, большая часть этих данных относится к моментам таких массовых размножений, при которых возникает недостаток корма на стациях, нормально обитаемых гусеницами или в моменты массовых миграций их, что может быть связано с той же причиной. Кроме того, почти все указания, особенно при миграциях, относятся к гусеницам пятой стадии.

Несмотря на столь широкий круг поедаемых растений, луговой мотылек при достаточном видовом и количественном богатстве растительного покрова обнаруживает явную избирательную способность относительно кормовых растений. К сожалению, громадное большинство наблюдений представляет собой только глазомерную оценку количественного распределения гусениц (преимущественно взрослых) по растениям и стациям. Хотя эти количественные учеты отрывочны и трудно сравнимы между собой, тем не менее больших противоречий между различными авторами мы не находим,—по крайней мере, в части предпочитаемых и избегаемых растений. Из имеющихся данных следует, что:

1) древесная и кустарниковая растительность повреждается в исключительных случаях и в число нормальных питающих растений включена быть не может;

2) злаки, осоки и другие однодольные гусеницами избегаются и также не служат нормальным кормом;

3) из двудольных явно избегаются Solanaceae, Fumariaceae и Papaveraceae.

Что касается остальных растений, то по данным большинства авторов, безусловно предпочитаемыми являются Chenopodiaceae (*Chenopodium*, *Atriplex*, *Beta*, *Salsola kali*, *Kochia*); затем следуют Polygonaceae (*Polygonum aviculare*) и Amaranthaceae (преимущественно виды *Amaranthus*). хотя относительно последних данные расходятся. Из других видов растений наибольшее значение имеют представители Leguminosae (*Trifolium*, *Medicago*, *Melilotus* и другие кормовые травы), Compositae (особенно виды *Artemisia*), Umbelliferae, Cruciferae, Malvaceae и многие другие, имеющие меньшее значение. Однако этот порядок схематичен, и различные виды имеют разное значение в разных местностях.

Выбор растений самками для откладки яиц в общем очень близок к выбору кормовых растений гусеницами; здесь, однако, имеют значение физические факторы. Яйца откладываются преимущественно на низкорослые растения, в связи с чем приобретают значение растения стелющиеся (*Convolvulus*) или обладающие прикорневой розеткой, часто неохотно поедаемые гусеницами. Случаи откладки яиц на растения явно избегаемые гусеницами и на мертвый субстрат, вероятно связаны с чрезмерной плотностью бабочек и с особыми физическими условиями.

При сопоставлении данных по питающим растениям и географическому распространению лугового мотылька выступает иная картина. Близ северной границы распространения, по данным Leach и других авторов, гусеницы лугового мотылька наблюдаются преимущественно на *Artemisia vulgaris*. В северо-западной части ареала Мельниченко (1934) считает лугового мотылька приуроченным к клеверщикам. В районе лесостепи гусеницы приурочены преимущественно к сорной растительности, особенно *Chenopodium*, *Atriplex*, *Polygonum*. В чистых злаковых степях луговой мотылек отсутствует, но на залежных и засоренных землях этой зоны развивается постоянно на тех же растениях с добавлением некоторых специфических *Chenopodiaceae* (*Sal-sola kali*, *Kochia*) и *Amaranthaceae*. В юго-восточных полынных степях, издавна считающихся зоной основных резерваций лугового мотылька, особенное значение приобретают различные виды *Artemisia*.

Исходя из этих данных, для экспериментального исследования мной были выбраны следующие растения:

Compositae: *Artemisia vulgaris*, *A. pauciflora*, *A. incana* (*maritima*), *A. salina*.

Chenopodiaceae: *Chenopodium album*, *Kochia prostrata*, *Beta vulgaris*, *Obione verrucifera*, *Salicornia herbacea*.

Polygonaceae: *Polygonum aviculare*.

Leguminosae: *Trifolium pratense*.

Umbelliferae: *Aegopodium podagraria*.

Solanaceae: *Nicotiana rustica*, *N. tabacum*.

Gramineae: *Agropyrum repens*, *Zea mais*.

Методика исследования влияния пищевого режима на развитие заключалась в воспитании гусениц на определенных растениях с момента выхода из яйца до прекращения питания и последующего коконирования; гусеницы содержались индивидуально в пробирках, которые обычно ежедневно менялись. Корм менялся также ежедневно и в случае надобности чаще, так что гусеницы имели всегда избыток достаточно свежей пищи. Температура в камере термостата, где содержался весь подопытный материал, держалась около $25^{\circ} \pm 0,5^{\circ}$; относительная влажность — около 100% , что достигалось увлажнением ваты, которой затыкались пробирки. Длительность фазы учитывалась с отрождения до момента прекращения питания. Длительность отдельных стадий точно отмечалась путем просмотра гусениц несколько раз в день; точно отмечался и возраст каждой погибшей гусеницы. Перед четвертой линькой при прекращении питания, в день окукливания и в день вылета *imago* объекты взвешивались на аналитических весах. Куколки и бабочки содержались при той же температуре. Бабочки кормились $6-8\%$ сахарным раствором; самцы для спаривания брались с того же кормового растения. Часть серий проведена лишь с учетом общей длительности развития, смертности, веса куколок и *imago*. Методика отдельных опытов изложена в соответствующих местах. Часть дан-

ных (опыты с *Artemisia incana*, *A. pauciflora*, *Kochia*, *Obione* и *Salicornia*) получена в 1933 году в конце июля и начале августа в селе Садовое, Калмыцкой Автономной области. Гусеницы содержались в тех же условиях.

Пользуюсь случаем принести искреннюю благодарность И. В. Кожанчикову за постоянное внимание, оказываемое им моей работе, и профессору Н. Я. Кузнецову за ряд ценных указаний и мыслей.

2. Результаты экспериментального исследования

Влияние кормовых растений на развитие гусениц учитывалось по изменениям, вызываемым питанием определенным видом растения в сроках развития, проценте вымирания и интенсивности роста гусениц. Суммарные величины по этим элементам за весь период развития гусениц приведены в таблице 1.

В виду неустойчивости веса гусеницы в период прекращения питания и гистолиза, что является следствием значительной отдачи воды организмом, в таблице вместо веса гусениц приведен вес куколок сразу после окукливания. Таблица показывает значительную требовательность гусениц к питающим растениям. Даже близкие между собой виды растений (напр. виды *Artemisia*) различаются по длительности развития фазы, проценту смертности и интенсивности роста питающихся ими гусениц. Сравнение приведенных в таблице величин обнаруживает полный параллелизм их изменения. Наименьшая продолжительность развития связана с наименьшей смертностью и наибольшим весом куколок. Под влиянием крайних растений исследованного ряда (*Chenopodium*—*Obione*) эти величины соответственно изменяются в 2,5—3 раза.

Использованные для работы растения можно, несколько условно, разделить на три группы по результатам их воздействия на гусениц.

1. Растения, на которых развитие гусениц протекает более или менее нормально и характеризуется коротким периодом питания (10—13 дней), сравнительно низкой смертностью и интенсивным ростом, выражающимся в высоком весе куколок (выше 30 mg). К этой группе относятся: *Chenopodium album*, *Kochia prostrata*, *Beta vulgaris* и *Aegopodium podagraria*.

2. Растения, на которых полное развитие гусениц возможно, но сопровождается более или менее глубокой депрессией, выражающейся в замедленном развитии (14—19 дней), высокой смертности (55—75%) и ослабленном росте. Вес куколок в случае этих растений 20—30 mg. К этой группе относятся: *Polygonum aviculare*, *Trifolium pratense* и виды *Artemisia* группы *maritima*.

3. Растения, на которых не наблюдалось развитие полного цикла и на которых вымирание гусениц происходит на той или иной стадии их развития. Эта группа включает галофильные *Chenopodiaceae* (*Obione*, *Salicornia*), *Agropyrum repens*, кукурузу и табак. Единичные гусеницы, развившиеся на *Obione verrucifera*, отличались исключительной продолжительностью фазы (27 дней) и дали куколок очень низкого веса (15 mg).

Изложенные данные показывают конечный эффект. Однако, известно, что рост сопровождается глубокими изменениями физиологических процессов, в связи с чем можно предположить различную реакцию организма на одно и то же воздействие в зависимости от возраста. Приведенные в таблице 2 данные о длительности развития показывают углубляющийся с ростом эффект от влияния одного и того же растения.

ТАБЛИЦА 1

Кормовое растение	Общая длительность развития гусениц (в сутках)	Вымирание гусениц (в %)	Вес куколок	Исходное количество гусениц
<i>Chenopodium album</i>	11,5 (10—14)	31,5	38,3 (57,3—28,0)	146
<i>Kochia prostrata</i>	12 (10—13)	32,0	—	29
<i>Beta vulgaris</i>	12,5 (12—15)	46,6	32,5 (42,6—17,0)	202
<i>Aegopodium podagraria</i>	13 (12—15)	40,6	—	50
<i>Artemisia vulgaris</i>	13,5 (11—15)	55,0	28,5 (42,4—18,0)	134
<i>Polygonum aviculare</i>	14 (14)	53,3	30,2	30
<i>Trifolium pratense</i>	15,5 (14—19)	66,3	24,5	320
<i>Artemisia salina</i>	17,0 (15,5—18)	—	—	25
<i>Artemisia pauciflora</i>	17,5 (15—18,5)	74,0	22,6 (20—28)	24
<i>Artemisia incana</i>	18,3	58,5	24,5 (20,2—29)	26
<i>Agropyrum repens</i>	—	100 в IV стадии	—	25
<i>Obione verrucifera</i>	27 (1 экз.)	97,7	—	43
<i>Salicornia herbacea</i>	—	100 во II стадии	—	35
<i>Zea mais</i>	—	100 в I стадии	—	30
<i>Nicotiana rustica</i> и <i>tabacum</i>	—	100	—	61

Значительное увеличение длительности первой стадии происходит только при питании крайними растениями третьей группы (*Obione*, *Salicornia*, *Zea*). Остальные вызывают лишь незначительные отклонения в длительности первой стадии по сравнению с гусеницами, питавшимися лебедой. Депрессия развития на *Trifolium pratense*, *Artemisia pauciflora* и *Agropyrum repens* становится все более заметной с каждой последующей стадией; это влияние выражается в прогрессирующем увеличении длительности последующих стадий; максимальное расхождение наблюдается в пятой стадии. Процент вымирания гусениц в различных возрастах дан в таблице 3.

ТАБЛИЦА 2

Возраст (стадия)	Chenopodium album		Trifolium pratense		Artemisia pauciflora		Agropyrum repens		Salicornia herbacea		Zea mais		Nicotiana	
	Длительность стадии в сутк.	Отношение к 1 стадии	Длительность стадии в сутк.	Отношение к 1 стадии	Длительность стадии в сутк.	Отношение к 1 стадии	Длительность стадии в сутк.	Отношение к 1 стадии	Длительность стадии в сутк.	Отношение к 1 стадии	Длительность стадии в сутк.	Отношение к 1 стадии	Длительность стадии в сутк.	Отношение к 1 стадии
I	4,2	1	2,5	1	2,2	1	2,5	1	4,0	1	3	—	0	—
II	1,8	0,82	2,4	1	1,9	0,82	2,5	0,84	5,4	1,35	—	—	—	—
III	1,7	0,77	2,3	0,95	3,0	1,36	3,4	1,36	—	—	—	—	—	—
IV	2,3	1,06	3,2	1,33	3,9	1,77	5,6	2,24	—	—	—	—	—	—
V	2,8	1,27	4,3	1,8	5,4	2,45	—	—	—	—	—	—	—	—
Общ. продолжит. развития фазы.	10,7	—	14,7	—	16,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 3

Возраст (стадия)	Chenop. album n = 78	Polyg. aviculare n = 30	Trifol. repens n = 64	Artem. paucifl. n = 36	Agrop. repens n = 25	Salic. herbacea n = 35	Zea mais n = 46
I	3,8	3,3	3,1	3,5	24,0	94	100
II	7,0	6,6	17,7	21,7	42,1	100	—
III	4,3	10,7	15,7	27,7	45,3	—	—
IV	7,4	15,2	18,8	38,4	100	—	—
V	3,2	30,0	31,4	15	—	—	—
Общий % гибели за фазу	24,0	53,3	62,5	72,0	100	100	100

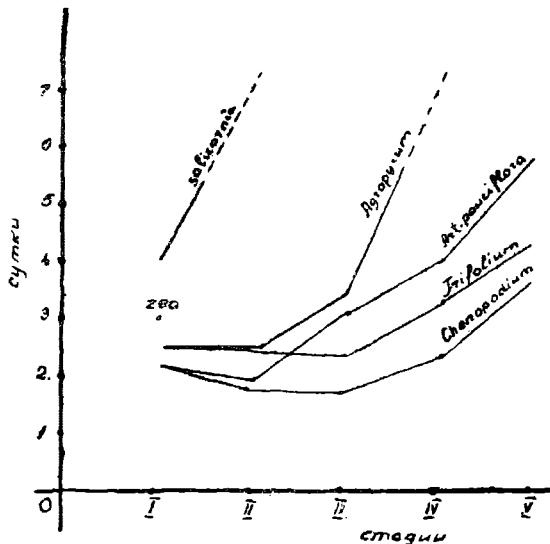
Как видно, при питании *Chenopodium*, *Kochia* и *Beta* смертность гусениц во всех стадиях невелика и изменения ее с возрастом не имеют определенного направления. На остальных растениях вымирание с каждым возра-

стом повышается; это заметно уже на *Trifolium* и *Artemisia* и очень резко выражено на *Agropyrum* и *Salicornia*.

Общее направление кривых вымирания, как видно из приложенных графиков (фиг. 1 и 2), вполне соответствует направлению кривых длительности развития: с возрастом гусениц наблюдается прогрессирующая смертность и относительное удлинение развития. Отсутствие данных по весу гусениц в младших возрастах не позволяет дать полных кривых прироста веса. Однако, сопоставление среднего веса гусениц IV стадии с максимальным весом в пятой (табл. 4) показывает относительное уменьшение прироста его за последнюю стадию на депрессивных растениях. Это позволяет предположить для роста ту же закономерность.

ТАБЛИЦА 4

Р а с т е н и я	Сухой вес		Отношение веса гус. IV ст. к ле- бедовым	Отношение веса гусе- ниц V ст. к лебедо- вым
	гус. IV стад.	гус. V стад.		
<i>Chenopodium</i>	3,5	19,3	1	1
<i>Beta</i>	3,4	16,4	0,97	0,85
<i>Trifolium</i>	3,1	11,8	0,88	0,61



Фиг. 1.

Совершенно противоположный эффект получается при первоначальном воспитании гусениц на *Chenopodium* с последующей сменой на депрессивное растение. Результаты соответствующих опытов показали, что в этом случае

с возрастом гусениц наблюдается резкое повышение устойчивости к отрицательным свойствам этих растений, в связи с чем круг питающих растений с каждым возрастом расширяется. Нормальные условия питания в течение первой и второй стадий уже обеспечивают возможность дальнейшего развития гусениц почти на всех исследованных растениях. При этом происходит значительно ускоренное развитие остальных стадий по сравнению со сроками прохождения их в случае питания на этих же растениях при последовательном росте с момента отрождения.

Так, полный цикл развития гусеницы, постоянно питавшейся *Obione verrucifera*, был равен 27 дням, при чем продолжительность периода с III

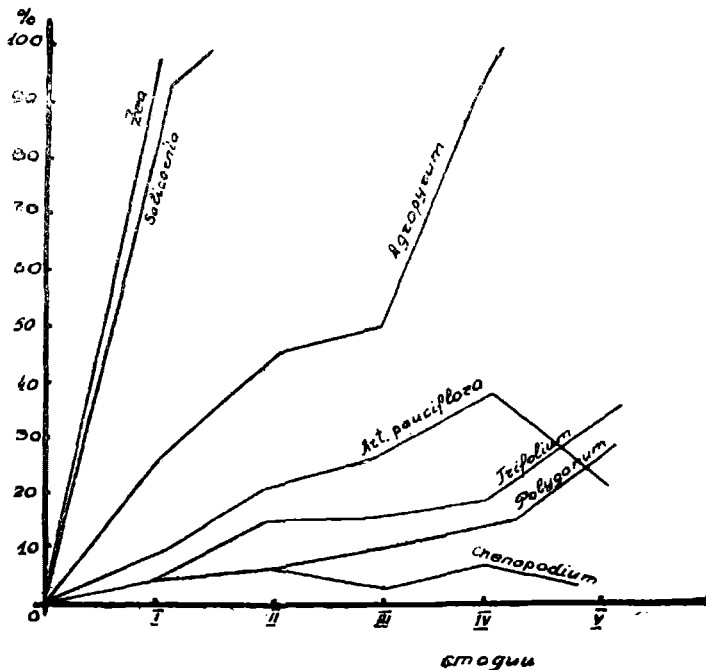


Рис. 3.

стадии до прекращения питания равнялся 20 дням, а продолжительность последней стадии — 7 дням. При предыдущем питании *Chenopodium* продолжительность этих периодов сокращалась против указанных выше до 12,5 дней с III стадии и до 4 дней с пятой. Параллельно с этим падает смертность и возрастает вес куколок. Данные по смертности в (в %) могут быть суммированы в следующем виде (таблица 5).

Стойкость к табаку приобретает лишь после III возраста, что стоит в связи с токсичностью этого растения.

Результаты исследования количества поедаемой пищи и роста гусениц в течение пятой стадии при кормлении лебедой, свеклой и клевером приведены в таблице 6. Гусеницы до пятой стадии кормились теми же растениями, что и в течение опыта. Для определения количества съеденного корма

каждой гусенице давалась точная навеска листьев, в которых одновременно определялся процент сухого вещества; при смене корма несъеденный остаток высушивался и по разности между вычисленным первоначальным количеством сухого вещества растения и фактическим остатком его определялось коли-

ТАБЛИЦА 5

Стадия	Nicotiana	Obione verrucifera	Salicornia herbacea
I	100	97,7	100
III	96,5	40	50
IV	69,2	—	—
V	34,3	15	—

чество съеденного корма. Вес поглощенного свежего растения восстанавливался по определенному в нем проценту сухого вещества. При прекращении питания гусеницы высушивались, после чего определялся прирост сухого веса. Как видно из таблицы, количество поедаемого растения в высокой степени зависит от вида его.

ТАБЛИЦА 6

Кормовое растение	Исходный вес гусениц		Максим. вес		% прироста веса		Кол. съед. корма на 1 гр. веса гусениц		Кол. съед. сыр. раст. на 1 гус. в mg.	Кол. съед. сух. в. на 1 гус. в mg
	жив.	сух.	жив.	сух.	жив.	сух.	жив.	сух.		
Chenopodium album	24,0	3,5	76,9	19,3	251	442	20,6	22,1	494,4	81,1
Beta vulgaris	22,7	3,4	69,9	16,4	214	389	24,9	17,5	567,5	61,6
Trifolium repens	20,8	3,1	50,6	11,8	143	282	7,2	11,7	151,0	34,6

Сырой вес поглощенного корма стоит до известной степени в связи с процентом содержания воды в растении, вследствие чего лебеды поглощается меньше, чем свеклы. Однако, общее количество съеденного за стадию сухого вещества оказывается наибольшим при питании гусениц лебедой и сильно сниженным (несмотря на большую продолжительность стадии) при питании клевером. Интенсивность прироста веса гусениц показывает то же отношение; при этом наблюдается и различное содержание жира в них. Так, процент жировых веществ в гусеницах, окончивших питание лебедой был равен 24,7%, свеклой—20,3% клевером—15,6%. Определение производилось при помощи микроприборов Сокслета; жир экстрагировался серным эфиром. Об интенсивности обмена веществ свидетельствуют и величины

окислительного процесса. Поглощение кислорода на единицу веса тела в моменты максимального роста оказывается наибольшим при питании гусениц оптимальными растениями и значительно сниженным при питании депрессивными. Следующие данные иллюстрируют это (таблица 7).

ТАБЛИЦА 7

Кормовое растение	Поглощение O_2 в $см^3$ на 1 гр. за 1 час	Количество исследова- ных объ- ектов
<i>Chenopodium album</i>	3,2—4,2	6
<i>Beta vulgaris</i>	2,7—2,9	4
<i>Polygonum aviculare</i>	2,5—3,0	3
<i>Trifolium pratense</i>	1,6—2,5	5

При исследовании избирательной способности гусениц к кормовым растениям применялась следующая методика. Гусеницы помещались в центр чашки Петри или кристаллизатора (в зависимости от их возраста), по периферии которой концентрическими кругами размещались равные количества испытываемых растений в последовательности, создающей наибольшую равномерность их распределения. При опытах с только что отродившимися гусеницами наиболее удобным оказалось комбинирование двух растений, а для гусениц второй и третьей стадии — четырех и пяти. Вследствие недостаточной подвижности гусениц первого возраста, при работах с ними употреблялись небольшие части листьев. Для устранения одностороннего действия света применялось рассеянное верхнее освещение или же чашка помещалась в полную темноту, что, как оказалось, не влияет на результаты опыта. Распределение гусениц по растениям учитывалось через десятиминутные интервалы времени. При этом выяснилось, что достаточно устойчивым оно оказывается для гусениц II стадии через 1—1,5 часа, а для IV стадии через 20—30 минут. В дальнейшем оно мало изменяется до тех пор, пока предпочитаемое растение не оказывается съеденным. Результаты исследования выбора растений только что отродившимися гусеницами приведены в таблице 8. В ней дано количественное распределение гусениц (в процентах от общего числа их) по двум растениям, участвовавшим в опыте. Одно из них, а именно *Chenopodium*, имело во всех опытах и служило единицей сравнения. Наиболее предпочитаемым растением оказывается *Chenopodium*: количество гусениц на нем всегда больше, чем на других. Отношение числа гусениц на сравниваемом растении к числу гусениц на *Chenopodium* показывает сравнительную предпочитаемость остальных растений. Как видно из сравнения порядка растений в таблице 8 с порядком их в таблице 1, степень предпочтительности растения прямо соответствует эффекту, производимому данным растением на развитие. Некоторое несоответствие заметно лишь для *Artemisia vulgaris*, которая при высокой предпочитаемости вызывает некоторое ослабление роста гусениц.

Полную тождественность рядов растений по предпочитаемости и по эффекту на развитие дают опыты с гусеницами второй и третьей стадии.

В таблице 9 сведены результаты опытов, иллюстрирующих это положение. Горизонтальные ряды таблицы представляют собой отдельные серии

ТАБЛИЦА 8

Сравниваемое растение	На сравни- ваемом растении	На лебеде	Общее коли- чество гусениц в опыте
<i>Artemisia vulgaris</i>	43,3	56,7	74
<i>Aegopodium podagraria</i>	17,9	82,1	56
<i>Trifolium pratense</i>	10,3	89,7	87
<i>Artemisia maritima</i>	5,6	94,4	36
<i>Obione verrucifera</i>	0	100	28
<i>Agropyrum repens</i>	0	100	41

ТАБЛИЦА 9

Возраст (стадия)	Число гусениц в опыте	<i>Chenopodium album</i>	<i>Kochia prostrata</i>	<i>Beta vulgaris</i>	<i>Artemisia</i>	<i>Trifolium pratense</i>	<i>Artemisia salina</i>	<i>Artemisia pauci- flora</i>	<i>Artemisia austriaca</i>	<i>Artemisia incana</i>	<i>Obione verrucifera</i>	<i>Nicotiana</i>
III	35	51,4	—	25,7	20,0	3,0	—	—	—	—	—	—
III	85	51,7	—	40,0	—	—	—	—	—	4,7	2,3	1,2
II	37	35,2	27,8	24,4	—	—	10,5	—	—	2,1	—	—
III	46	—	63,5	—	—	—	22,5	5,0	7,5	2,5	—	—
III	23	—	—	56,5	43,5	0	—	—	—	—	—	—
III	42	—	—	—	78,5	21,5	—	—	—	—	—	—
II	34	—	—	—	—	58,5	34,0	—	7,5	—	0	0
III	17	—	—	—	—	—	53,0	29,0	12,0	5,0	—	—
III	30	—	—	—	—	—	—	—	—	100	0	0
III	45	—	—	—	—	—	—	—	—	—	85	15

опытов; в первом вертикальном столбце дан возраст гусениц, во втором число их в данной серии; в следующих столбцах дано распределение гусениц, выраженное в процентах от общего числа их, по взятым для эксперимента растениям. Пустые графы означают отсутствие соответствующего растения в данном опыте. В каждой последующей серии исключалось наиболее предпочитаемое растение, в результате чего получен выше приведенный ряд растений, соответствующий порядку предпочтительности их гусеницами.

Как видно из сравнения таблицы 9 с таблицей 1, наибольшее число гусениц концентрируется на наиболее благоприятном из участвующих в эксперименте растений; остальные распределяются на других растениях в убывающем порядке, соответственно их свойствам. Здесь важно то обстоятельство, что гусеницы до опыта уже питались лебедой. В случае предыдущего питания другим растением, предпочитаемость этого растения несколько возрастает. Это иллюстрируют следующие цифры, показывающие распределение гусениц в процентах на *Beta* и *Aegopodium* (таблица 10).

ТАБЛИЦА 10

	B e t a			Aegopodium		
I стадия по отрождению	61,5			38,5		
Первоначальный корм	B e t a			Aegopodium		
	Aegopo- dium	Beta	Число гусениц в опыте	Aegopo- dium	Beta	Число гусениц в опыте
I стадия после 1 суток пи- тания	38,8	61,2	67	70,8	28,2	127
II стадия (непосредственно после линьки)	18,1	81,2	11	62,5	37,5	32
II стадия после 1 суток пи- тания	20,9	79,1	81	66,6	33,3	45
III стадия	20,0	80,0	25	61,5	38,5	38

Эти данные свидетельствуют о весьма скорой адаптации гусениц к питающему растению, вызывающей привязанность их к растениям, на которых уже происходило питание и уменьшающей вероятность активных передвижений гусениц. Подобные результаты получены нами и для ряда других растений.

Результаты исследования влияния кормового растения гусеницы на жизнедеятельность имагинальной фазы приведены в таблице 11.

Как видно из приведенных в таблице средних величин, продолжительность жизни самок находится в тесной связи с условиями питания гусениц. Наименьшая продолжительность жизни наблюдается у бабочек с *Chenopodium*

ТАБЛИЦА 11

Кормовые растения гусениц	Время в день вылета	Длительность созревания в днях	Длительность кладки в днях	Длительность жизни в днях	Количество отложенных яиц	Среднее колич. отлож. яиц на 1 гр веса	% бесплодных самок
<i>Chenopodium album</i> n = 24	20,4 (15—23,8)	8,8 (3—17)	5,1 (3—10)	13,5 (7—20)	255 (75—549)	12,5	8,2
<i>Beta vulgaris</i> n = 24	18,3 (14—21,6)	8 (4—12)	6 (4—10)	14 (10—18)	230 (118—325)	12,5	16,5
<i>Trifolium pratense</i> n = 34	13,4 (5,5—19,3)	10,9 (6—27)	8,4 (4—15)	19,3 (13—31)	186 (60—316)	13,8	41,0
<i>Artemisia vulgaris</i> n = 19	16,4 (9,4—25,6)	10,6 (6—25)	9,3 (2—17)	20,2 (12—32)	172 (74—289)	10,5	35,3

и свеклы; значительно больше она у бабочек с *Trifolium* и *Artemisia*. Так как обычно самки гибнут сразу после откладки яиц, то общая продолжительность их жизни определяется длительностью периода, предшествующего кладке (созревание) и длительностью периода яйцекладки. Из таблицы видно, что именно последний подвержен наибольшим изменениям; он изменяется от 5 дней у особей с *Chenopodium* до 9,5 дней у особей с *Artemisia*. В то же время интенсивность яйцекладки находится в обратном отношении с длительностью ее: наибольшее количество яиц откладывается самками с лебеды (255 яиц на одну яйцекладущую самку) и наименьшее самками с черныбыльника (172 яйца). Несмотря на это значительное изменение плодовитости бабочек, отношение среднего числа яиц к весу бабочек значительно более постоянно, мало изменяясь от вида кормового растения гусеницы. Параллельно со снижением количества откладываемых яиц увеличивается и процент бесплодных (вернее — не откладывавших яиц) самок, достигая у бабочек с депрессивных растений 40%. Причины этого бесплодия неясны: во многих случаях посмертное вскрытие обнаруживало нормально развитую гонаду и значительное число зрелых яиц в ней.

Влияние личиночного питания сказывается и в изменении динамики созревания и откладки яиц. Число одновременно созревающих яиц у бабочек с клевера и черныбыльника значительно ниже, чем у бабочек с лебеды. Так, максимальное число яиц, отложенных в один день самками с лебеды, было 186, со свеклы — 174, с клевера — 93, с черныбыльника — 64. Кривые яйцекладки по дням также различны: яйцекладка бабочек с лебеды и свеклы характеризуется резко выраженным максимумом в первые дни и последующим быстрым падением, за которым вскоре наступает гибель самок. У бабочек

с растений депрессивных (клевер, чернобыльник), кроме общей растянутости, она отличается отсутствием резко выраженного максимума в первые дни яйцекладки, обычно неправильна и многовершинна.

Заключение

Сопоставляя результаты нашего исследования с литературными данными, мы видим, что у лугового мотылька, как и у *Melanoplus differentialis*, *Aphis rumicis* и *Phylloxera*, имеет место влияние различных питающих растений на биологический цикл вида. Растения эти, по своему влиянию на развитие гусениц образуют ряд от известного оптимума питания через различные степени депрессии до явно выраженного пессимума. Оптимум питания сопровождается наибольшей интенсивностью всех жизненных процессов. Рост личиночной фазы характеризуется наибольшими скоростями (11,5 суток на лебеду), при этом вымирание в процессе развития минимально; по возрастам оно на нашем материале в связи с ростом вариировало в пределах 6--10%. Следует указать, что по данным Кожанчикова, при более высокой температуре (30°) наблюдается еще более низкая смертность, и тогда лебеда дает выживание почти всех особей. Помимо этого, как живой вес развивающихся гусениц, так и сухое вещество и процент жиров дают максимальные величины для особей, питавшихся лебедой. Наряду с этим, высота окислительного процесса у гусениц пятой стадии максимальна, достигая колоссальной величины — 4.200 куб. мм на 1 г веса за один час. Эта высота окислительного процесса характеризует весьма интенсивный рост и ассимиляторный процесс, что находит себе отражение, как в скорости развития, так и в жизне-способности особей. Для имагинальной фазы особей, развивавшихся в условиях оптимального питания, характерны наибольшее количество отложенных яиц, наименьший период созревания самок, наименьший период яйцекладки, наименьшее количество оставшихся неотложенных яиц и наименьший процент бесплодных особей.

В группу оптимальных питающих растений относятся преимущественно виды семейства Chenopodiaceae: *Chenopodium*, *Kochia*, *Beta*. При этом особенно выделилось своими благоприятными свойствами первое из них. По Штейнбергу, аналогичные с *Chenopodium* результаты получены при воспитании гусениц лугового мотылька на *Atriplex laciniata*, растении, широко распространенном в южной части Союза. Такое сходство очевидно не случайно, поскольку систематическая близость может быть связана и с биохимическим родством. Влияние растений, вызывающих ту или иную степень депрессии, выразилось в случае более слабых степеней в удлинении периода развития гусениц и повышении смертности с ростом, что пришло, как к повышению процента бесплодных особей, так и к снижению плодовитости кладущих самок; в гусеничной фазе бросалось в глаза также повышение процента диапаузирующих особей, по сравнению с лебедой.

Более сильные степени депрессии приводили лишь к большей резкости указанных моментов; вымирание повышалось чрезвычайно и в ряде случаев доходило до 100% еще в гусеничной фазе (*Agroperum* и др.). Длительность как личиночного развития, так и периода кладки яиц также возрастает более чем вдвое по сравнению с оптимальными условиями. Эти явления депрессии сопровождалась большей легковесностью объектов, при чем были также снижены процент жира (клевер) и количество поглощаемого кислорода. Наряду

с этим и количество поглощенного корма было очень незначительно. Из этого следует, что депрессивное влияние пищи связано со снижением ассимиляторного процесса и, возможно, стоит в связи с усвоением пищи.

Круг растений, на которых возможно развитие, хотя и сопровождающееся известной степенью депрессии, очевидно очень широк, и включает многие растения, имеющие большое значение во многих частях ареала лугового мотылька. Оценка отдельных исследованных нами представителей его встречает затруднения в связи с сезонной и географической изменчивостью растений. Так, приведенные нами данные для *Artemisia incana*, относящиеся ко второму поколению лугового мотылька в Калмыцкой области, показывают по сравнению с данными для первого поколения, несколько сниженные цифры; куколки первого поколения (июнь), полученные в тех же условиях, отличались большим весом (по данным Штейнберга около 30 мг). Это стояло в связи с состоянием полыни в степи, выгоревшей во второй половине лета. Круг пессимальных растений, на которых полное развитие невозможно, значительно определеннее. Из исследованных нами растений сюда относятся *Agropyrum repens*, галофилы *Obione* и *Salicornia* и табаки (*Nicotiana*). По полевым наблюдениям, все представители этих групп повреждаются лишь взрослыми гусеницами. Такое же избегание отмечено для *Fumariaceae* и *Papaveraceae* и некоторых других. При этом бросается в глаза, что все эти растения отличаются специфическими химическими свойствами. Общеизвестно, что *Solanaceae* характеризуются присутствием алкалоидов сильного физиологического действия. Табаки характеризуются присутствием алкалоидов пиридиноидной группы главным образом никотина. Алкалоиды группы тропана (гиосциамин, атропин, датурин и др.) характерны для белены, белладонны и дурмана. Наконец род *Solanum* (паслен, картофель, помидоры) характеризуется также ядовитым глюкозидным алкалоидом—соланином. *Fumariaceae* и *Papaveraceae* близки между собой систематически и характеризуются общим специфическим алкалоидом—протонином и рядом других (папаверин, морфин и прочие), приуроченных к отдельным представителям семейств. Все эти растения токсичны для молодых гусениц, и устойчивость к ним приобретает лишь в старших возрастах при предварительном питании нормальными кормовыми растениями. *Salicornia* и *Obione* химически очень близки между собой и выделяются чрезвычайно высоким содержанием солей. Так как оба они относятся к семейству *Chenopodiaceae*, большинство представителей которого относится к излюбленным луговым мотыльком растениям, то возможно, что именно в этой особенности заключается причина специфического влияния их на рост гусениц. Однако, следует иметь в виду, что *Salsola kali*, одно из излюбленнейших гусеницами растений, также богато этими солями, хотя в значительно меньшей степени. Наконец, наиболее общей характеристикой злаков является наличие в них значительных количеств силикатов. Это ли причина их действия—сказать трудно, но данные Мамонова (1930) показали, что разная повреждаемость сортов злаков при миграциях гусениц не стоит в связи с содержанием силикатов в них. Учитывая физиологическую инертность силикатов и выносливость гусениц лугового мотылька, вероятнее предположить причину непригодности злаков в других химических компонентах, возможно также в различных алкалоидах и бетаинах группы тригонелина, которые очень распространены среди злаков.

Исследование различных ограничивающих питание факторов естественно должно идти в направлении физиологии пищеварения. Особенный интерес оно

представляет для форм узко специализированных, как филлоксера, где вопросы иммунитета упираются именно в эту, пока совершенно неисследованную область. Влияние питающих растений сказалось в нашем случае не только на изменении биологического цикла, но и на поведении гусениц. Круг оптимальных растений оказывается наиболее предпочитаемым; есть основание рассматривать этот факт как результат адаптации к питающему растению, ибо как показали наши опыты, даже при кратковременном питании растением нормально менее предпочитаемым (*Beta*, *Aegorodium*), оно всегда избиралось гусеницами, до того питавшимися им. Это показывает чрезвычайную лабильность и динамичность возможного распределения гусениц по стадиям в связи с растительностью, и в то же время на известную привязанность их к тем растениям, которыми они уже питались. Механизм этого процесса не изучался нами, но вопреки мнению Уварова (1933) не может быть построен на условном рефлексе.

Как видно из всего изложенного, вопрос о ширине круга питающих растений весьма сложен. В ряде случаев можно ожидать несомненного расширения круга питающих растений, тогда как в известных случаях естественно ограничение его и значительная специализация. Обычное представление о полифагии как об исходной форме питания, выраженное *Zweigelt*'ом в формуле „от полифагии через олигофагию к монофагии“ — схематично, и вряд ли отражает действительный путь эволюции пищевой специализации насекомых. Расширение круга питающих растений с возрастом, констатированное для многих насекомых, также не говорит в пользу первичности многоядности. Несомненно пути пищевой специализации гораздо сложнее и могут быть выяснены лишь на большом сравнительном материале, которым в настоящее время мы еще не располагаем.

Д о б а в л е н и е

За период времени, истекший с момента написания этой статьи, опубликованы две работы: *Herford* 1935 и *Maercks* 1936, посвященные влиянию кормовых растений на развитие насекомых. Особенно близкое отношение к моей работе имеют исследования *Herford*'а над питанием *Bruchus obtectus*. Основные выводы из этого исследования: при воздействии неблагоприятного пищевого режима наблюдается удлинение периода развития, повышение смертности личинок и уменьшение размеров и плодовитости вышедших жуков, соответственно степени пригодности корма. На особо неблагоприятных кормах наблюдается полное вымирание личинок на той или иной стадии развития. Выбор семян разных видов бобовых самками для откладки яиц и отродившимися личинками, определяется физическими свойствами (толщиной и плотностью оболочек), а не химическим составом семян, в связи с чем предпочитаемость не имеет прямой связи с пригодностью корма для развития. Выбор растения самками для откладки яиц не меняется от предыдущего корма. На основании химического анализа состава служивших кормом семян различных видов бобовых, автор приходит к заключению, что определяющим пригодность корма компонентом является высокое содержание углеводов. Неблагоприятное действие некоторых видов повидимому объясняется присутствием алкалоидов и других ядовитых веществ. Работа *Maercks* посвящена влиянию питания различными растениями на продолжительность развития и смертность гусениц при различных температурных условиях. Эти моменты

подвергаются значительным изменениям, при чем удлинение периода развития сопровождается повышенной смертностью. Ухудшение условий питания вызывает увеличение коэффициента изменчивости. Исследованные растения по их воздействию располагаются в следующий ряд: бук, орешник, яблоня, сосна, лиственница, ель. Отсюда автор делает вывод, что *Lymantria monacha* следует считать связанной преимущественно с лиственными породами. Однако на ольхе развитие гусениц невозможно, в силу высокой смертности. Все эти данные вполне согласуются с результатами моего исследования. Частичные расхождения могут быть объяснены различием объектов. К обсуждению некоторых вопросов, возникающих в связи с этим, я надеюсь вернуться в дальнейшем.

SUMMARY

This paper is the result of an experimental study on the influence of food plants upon vitality of *Loxostege sticticalis* L. Having begun in 1933, the work was fulfilled in its essential part during the year 1934. Main host plants of the larvae were chosen for the purpose from a large quantity of species (above 200) injured by *L. sticticalis* in different parts of the area, and some of them rarely injured and avoided species. As the main host plants were used: *Chenopodium album*, *Beta vulgaris*, *Kochia prostrata*, *Polygonum aviculare*, *Trifolium pratense*, *Aegopodium podagraria*, *Artemisia vulgaris*, *A. incana*, *A. pauciflora*, *A. salina*, while the avoided ones were: *Agropyrum repens*, *Zea mais*, *Obione verrucifera*, *Salicornia herbacea*, *Nicotiana tabacum* and *N. rustica*.

All the material under experiment was bred in a thermostate at temperature of $25^{\circ}\text{C} \pm 0.5$ and relative humidity of the air being 100%.

Total effect of feeding on different plants is shown in table 1. It is clearly seen there, that the length of the larval development, mortality and growth (shown into the pupal weight) owing to the food composition vary in some concordance. According to our investigation the all host plants may be divided into three groups: 1) optimal ones, resulting a short period of the larval development, low mortality and intensified growth; 2) depressive ones, those which prolong period of the larval development and cause less intensive growth and increased mortality; 3) pessimal ones with 100% mortality on one or another stage of the larval development.

Studies on length of the larval development (tab. 2) and mortality in different instars show them to be progressively increased with age of the larvae for the plants of second and third groups, which could be explained by the whole weakness of insect organism. These results are graphically represented in figs. 1 and 2. On the contrary, after breeding upon the optimal hosts, larvae are observed to become more resistant with age to the unfavorable food. Such larvae have been able to feed upon a considerably wide range of plants.

Feeding of the larvae on the optimal host-plants (like *Chenopodium*, *Beta*) show the largest quantity of food devoured while its quantity is much reduced for the plants caused depression in larval development (like *Trifolium*). Similar results were obtained for oxygen consumption (p. 102) estimated by means of the Krogh's method. Fat content of the larvae (total ether extract) fed on *Chenopodium* was 24.7%, those on beet—20.3%, while on clover it was only 15.6%. These data represent a considerable change in the assimilatory processes due to the effect of the particular properties of food. Selection of host-plants by larvae was also examined. A complete correlation was found between food preference and its nutritive value; it is obvious enough even with just hatched larvae being much more pronounced with larvae of the second and third instars (t. 10). The fact indicates a close relation of both metabolic processes and activity of the insects. Degree of this preference however is not fully constant; it is shown by the experiments that it may be varied to some extent by influence of the preceding food plant. Physiological mechanism of this action is not clear enough.

The unfavorable plants does not solely affect the larval stage. It causes also the changes in the adult life resulting in reduced fecundity, lengthening oviposition period and increasing percentage of sterile females. Figures on vitality of the adult stage are given in table 11.

According to the data mentioned above *L. sticticalis* should not be considered as highly polyphagous as it was recorded by numerous field observations. The group of the

optimal host-plants is comparatively small and consists chiefly of some representatives of the family Chenopodiaceae. Rang of host-plants upon which the insect development is possible without any depression is however large enough. The unfavorable plants are represented mostly by species containing either alcaloids of a strong physiological action (like nicotine etc.) or a high content of chlortte salts (Salicornia, Obione) and some other chemical compounds.

ЛИТЕРАТУРА

- Börner, C. 1927. Ueber den Einfluss der Nahrung auf die Entwicklung von Pflanzenparasiten nach Untersuchungen an der Reblaus. Zeitschr. Ang. Ent., 13, p. 108—128.—Brues 1923. Choice of food and numerical abundance among insects. Journ. Econ. Entom., 16, p. 46—51.—Idem 1924. The specificity of food-plants in the evolution of phytophagous insects. Amer. Nat., 58, p. 127—144.—Crighead, F. 1921. Hopkins host selection principle as related to certain Cerambycid beetles. Journ. Agr. Res., 22, p. 189—220.—Davidson, J. 1922. Biological studies of *Aphis rumicis* L. Reproduction on varieties of *Vicia faba*. Ann. appl. Biol., IX, p. 135—142.—Idem 1925. Biological studies of *Aphis rumicis* L. Factor affecting the infestation of *Vicia faba* with *Aphis rumicis* L. Ann. appl. Biol., XII, p. 472—507.—Harrison 1924. Experiments on the egg laying instincts of the sawfly *Pontania salicis* Christ. Proc. Roy. Soc. London, 13, 101, p. 115—126.—Heikertinger, F. 1915. Das Geheimnis der Nährpflanzenwahl der Tiere. Ent. blätt., II, p. 171—180.—Idem 1916. Die Nahrungspflanzen der Käfergattung *Aphthona* Chev. und die natürlichen Pflanzenschutzmittel gegen Tierass Zeit. wiss. Insectenbiol., XII.—Idem 1924—26. Resultate fünfzehnjähriger Untersuchungen über die Nahrungspflanzen einheimischer Halticinen. (Monographie der paläarktischen Halticinen. Biologischer Teil). Ent. Blätter, XX—XXII.—Herford, G. M. 1935. Observations on the Biology of *Bruchus obtectus* Say with special reference to the nutritional factors. Zeitschr. Ang. Ent., XXII, p. 26—50.—Hering, M. 1926. Oligophagie der blattminierenden Insekten in ihrer Bedeutung für Klärung phyto-phyktischer Probleme. Verhandl. III. Intern. Ent. Kongr. Zürich, p. 216—230.—Hodge, C. 1933. Growth and nutrition of *Melanoplus differentialis*. Physiol. Zool., VI, no, 3, p. 306.—[Kuznetsov, N. J.] Кузнецов, Н. Я. 1930. Связь географического распространения белянок (*Lepidoptera Asciidae*) с распространением их кормовых растений и с химизмом последних. Ежег. Зоолог. Музея Ак. Н. СССР, XXXI, стр. 49—63.—Maercks H. 1935. Der Einfluss der Nahrung auf die Entwicklung der Nonnenraupe. Arb. phys. angew. Ent. Berlin-Dahlem, Bd. 2, pp. 175—194.—[Malzev, M. V.] Мальцев, М. Б. 1914. Опыты выращивания перелетной саранчи (*Pachytylus migratorius* L.) в искусственных условиях. Тр. с. х. Бакт. Лаб. Гл. Упр. Землед. 5, п. 5.—[Мамонов, В. А.] Мамонов, В. А. 1930. Наблюдения над луговым мотыльком и т. д. Сев. Кав. Кр. С. Х. Опыт. Станция. Бюлл. № 314.—[Mordvilko, A. K.] Мордовилко, А. К. 1925. Эволюция циклов и происхождение гетерекции (миграции) у тлей. Заш. Раст., II, № 7, стр. 476—484.—[Rubzov, I. A.] Рубцов, И. А. 1932. Кормовые растения сибирских саранчевых. Труды по заш. раст., сер. 1, вып. 8, стр. 13—31.—[Sviridenko, P. A.] Свириденко, П. А. 1924. Биологические наблюдения над мароккской кобылкой. Петроград, стр. 1—63. Uvarov, B. P. 1928. Insect nutrition and metabolism. A summary of the literature. London.—Idem 1933. Conditioned Reflexe in insects behaviour. V. Intern. Ent. Kongr., Paris.—Verschaffelt, E. 1910. The cause determining the section af food in some herbivorous insects. Proc. of the sect. of Sc. Kon. Akad. v. Weten. Amsterdam, XII.—[Zhdanov, S. M.] Жданов, С. М. 1914. Мароккская саранча (*Dociostaurus maroccanus*) в Ставрополе. Тр. по заш. раст. сер. 1, вып. 9, стр. 1—51.—Zweigelt, 1926. Gallenbildung und Spezialisaton. Verh. Deutsch. Ges. ang. Ent., Münch.—Zwölfer, W. 1932. Die Temperaturabhängigkeit der Entwicklung der Nonne (*Lymantria monacha* L.) und ihre bevölkerungswissenschaftliche Auswertung. Zeitschr. Ang. Ent., XXI, p. 333—384.—Луговой мотылек в 1929—30 г. Кн. 1. 1931. Сборник статей, под ред. Е. В. Зверезомб-Зубовского, Киев, Изд. ССУ. Кн. II, 1932. Сборник статей под ред. Левитского. Киев, Изд. ССУ.—Луговой мотылек (сборник статей). Труды по заш. раст., сер. 1, вып. 8. 1914.—Луговой мотылек в ЦХО. Сборник под редакцией А. П. Остапец.

ОБЪЯСНЕНИЕ ЧЕРТЕЖЕЙ

Фиг. 1. Продолжительность развития отдельных стадий *Loxostege sticticalis* L.—Duration of the development of larval instars of *Loxostege sticticalis* L.

Фиг. 2. Вымирание гусениц *Loxostege sticticalis* L. при развитии по стадиям.—Mortality in different larval instars of *Loxostege sticticalis* L.