

И. В. Кожанчиков

ЦИКЛ РАЗВИТИЯ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ
ЗИМНЕЙ ПЯДЕНИЦЫ *OPEROPHTHERA BRUMATA* L.

Жизненный цикл зимней пяденицы столь своеобразен, а время появления имагинальной фазы настолько необычно для бабочек наших широт, что объект этот всегда привлекал внимание любителей биологов и фенологов. Интерес усиливается также тем, что зимняя пяденица является массовым вредителем лиственных древесных пород. Вместе с тем специальных исследований по биологии зимней пяденицы очень мало, а экспериментальное ее изучение почти отсутствует. Основная масса фактов касается времени появления насекомого в природе, а наблюдения затрагивают почти только жизнь бабочек. Между тем жизненный цикл зимней пяденицы и ее географическое распространение представляют большой научный интерес. Основная масса экологических данных, к которым привыкли в энтомологии, касается видов насекомых с весенне-летней фенологией имагинальной фазы. Для их развития получен уже ряд хороших фактов и выявлены некоторые общие закономерности. Попытки оценить отношение зимней пяденицы к условиям среды на основе сложившихся понятий в экологии насекомых оказались неудачными (Schneider-Orelli, 1915, 1917, 1932). Они привели к отказу от признания важности среды в жизни этого вида, между тем зимняя пяденица имеет четко выраженный сезонный характер распределения фаз цикла развития. Кузнецов (1929), изучая жизненный цикл *Malacodea regelaria* Tengstr. и касаясь зимней пяденицы, справедливо замечает, что такой цикл развития, вероятно, выработался в условиях своеобразного климата. Он связывает формирование его с ледниковыми периодами.

Видов насекомых, имеющих жизненный цикл, подобный зимней пяденице, довольно много. Распространение их не связано обязательно с севером или горными местностями. В европейских лиственных лесах вместе с зимней пяденицей встречается другой вид — *Operophtera boreata* Hb., обнаруживающий вполне сходную биологию. Здесь же встречается ряд видов *Erannis* (*E. defoliaria* Cl., *E. bajoria* Schiff.) с аналогичными циклами развития. Но виды *Erannis* (*Hybernica*) распространены также в горах Средней Азии (*E. occatania* Ersch.), в Кентее (*E. buraetica* Stgr.), в Сихотэ-алине (*E. golda* Djak.) и на Японских островах (*E. bela* Butl.), где сохраняют тот же жизненный цикл, что в Европе. Часть видов этого рода, особенно распространенных в южных широтах, которых я не привожу, имеет близкий цикл развития, но типичным появлением имагинальной фазы ранней весной. На Дальнем Востоке (в Сихотэ-алине) распространена также европейская зимняя пяденица с ее типичным и здесь распределением фаз в течение года. Из этой же группы пядениц ряд видов известен из Северной Америки, как, например, *Alsophila po-*

mentaria, распространенная в широколиственных лесах востока (Каролина, Теннесси) и запада (Калифорния).

В совсем другой группе чешуекрылых, в семействе *Noctuidae*, известен сходный жизненный цикл у *Oxytrypia orbiculosa* Esp., распространенной пятнами в умеренных полупустынях и степях Евразии от долины Дуная до Енисея. Вид этот также дает одно поколение в год, и бабочки появляются поздней осенью, после первых заморозков, а лёт их происходит днем при ярком солнечном свете. Аналогичен цикл развития ряда видов совков из рода *Targelia* и близких к нему, распространенных в пустынях Средней Азии. Бабочки этих видов летают поздней осенью и в начале зимы. Это же известно для распространенных в степях видов рода *Lemonia* (*L. dumi* L., *L. taraxaci* Esp., *L. ballioni* Chr.). Во всех подобных случаях констатируется одно поколение в году.

Понимание условий формирования жизненного цикла чешуекрылых насекомых с осенне-зимней фенологией имагинальной фазы, распространенных в разных условиях, требует еще очень большого числа данных. В экологии их можно ожидать много нового по сравнению с тем, что известно в настоящее время для насекомых. Предлагаемое исследование дает известное число новых фактов. Они имеют интерес как для понимания сложной фенологии зимней пяденицы, так и для вопросов экологии насекомых в целом, являясь важными также и для борьбы с зимней пяденицей.

Материал и метод исследования

Материал для настоящей работы был собран в ближайших окрестностях Ленинграда, где гусеницы зимней пяденицы питались хрупкой ивой (*Salix fragilis*). Несколько сотен оплодотворенных самок было собрано в сентябре 1938 г. и доставлено в лабораторию, где ими было отложено несколько тысяч яиц. Яйца зимовали в близких к естественным условиям, в природе. Весной, в начале мая были получены гусеницы и использованы для исследования. Часть особей (несколько сотен) была оставлена для поддержания культуры зимней пяденицы, которая существовала в течение двух последующих лет в лаборатории. Гусеницы воспитывались в пробирках или в просторных стеклянных чашках с почвой. Экспериментальные особи помещались в термостаты в разные термические условия. Для питания гусениц служили молодые листочки и почки хрупкой ивы (*Salix fragilis*). Окукливание гусениц происходило в почве. Для развития куколок служили плоские стеклянные чашки емкостью в 1.5—2.0 л, где влажность воздуха регулировалась жидким раствором поваренной соли до 97—99% насыщения воздуха парами. Для жизни бабочек служили небольшие марлевые садки.

Экспериментальная работа проводилась в течение двух лет — 1939 и 1940 гг. Наблюдения в природе охватили шесть лет с 1935 по 1941 г. и велись над появлением фаз цикла развития.

Географическое распространение и фенология зимней пяденицы

Географическое распространение зимней пяденицы специально никем не изучалось, хотя данные по ее распространению довольно многочисленны в прикладных и фаунистических работах. Ареал зимней пяденицы прерывчатый. Он занимает почти всю Европу и на востоке Азии территорию почти всего Сихотэ-алиня и часть о. Хондо (рис. 1).

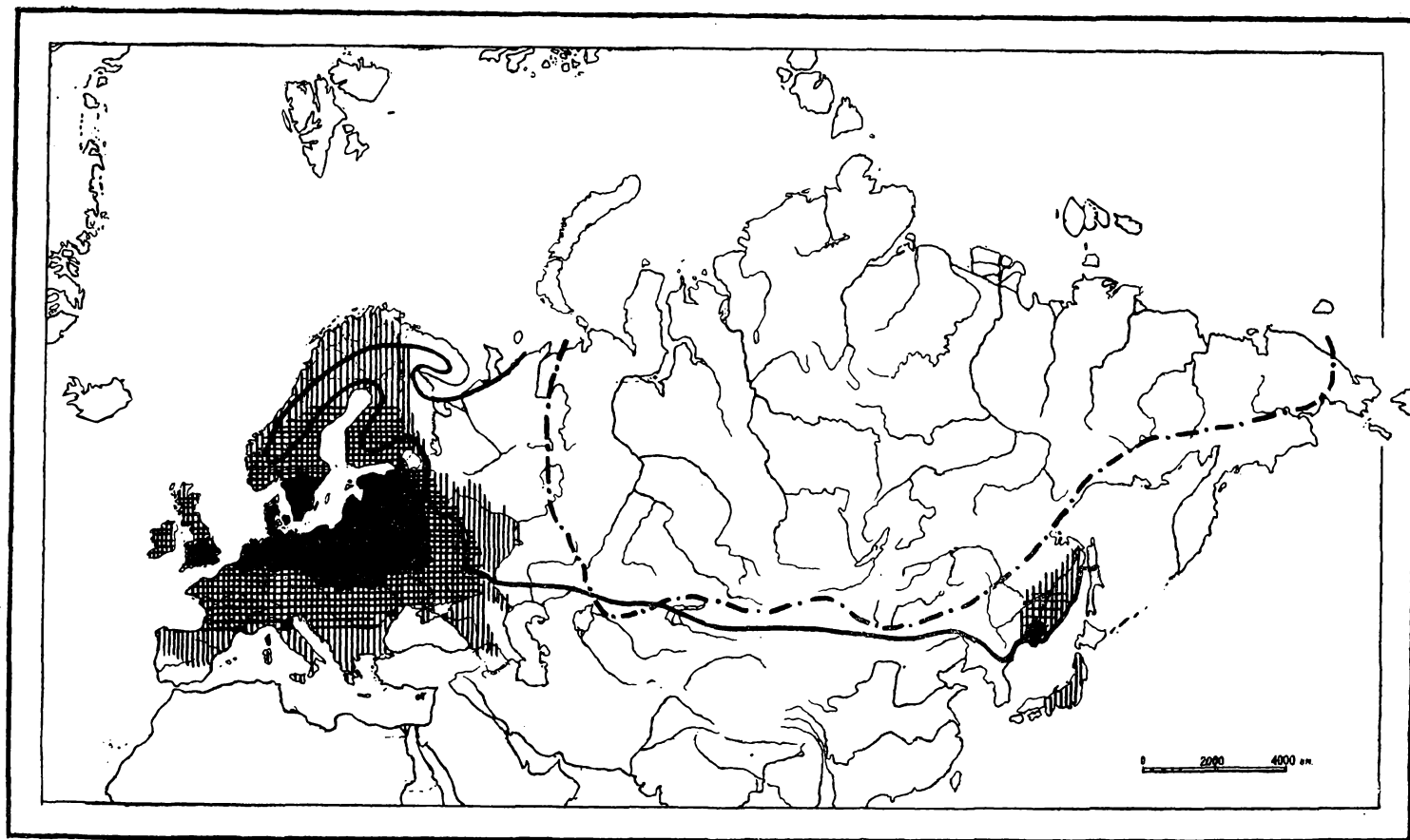


Рис. 1. Распространение зимней пяденицы (*Operophtera brumata* L.).

Черным — области массового ее количества, сеткой — территории, где она встречается как обычный представитель фауны и часто вредит, штриховкой — как представитель фауны. Сплошная линия — изотерма абсолютных минимумов -40° , штрих с точкой — линия годовой амплитуды максимумов и минимумов в 70° .

В СССР зимняя пяденица встречается в южной Карелии (Олонец, Петрозаводск), но с северных берегов Онежского озера уже не известна. Далее на юг граница ее распространения проходит близ Вологды, к устью Камы и далее по Волге до ее устья. Таким образом зимняя пяденица заселяет почти всю юго-восточную Европу, исключая немногие открытые степные пространства, где, впрочем, также нередко находит себе место для жизни в плодовых садах. На крайнем юге СССР зимняя пяденица заселяет весь Крым, западный Кавказ и некоторые территории Закавказья (Лагодехи). Она известна также со Скандинавского п-ва почти повсюду, доходя в Норвегии до $69^{\circ}20'$ с. ш., но на востоке распространение ее не охватывает большей части восточной Лапландии и она отсутствует на Кольском п-ве. Она распространена на Британских о-вах, включая Шотландию, Шетландские и Оркнейские о-ва, везде по Балтийскому побережью, в средней Европе по Германской и Французской низменностям и в Альпах до верхней границы леса. В средиземноморье она распространена лишь на севере, и не проникает в северную Африку, хотя известна с Пиренейского п-ва из Пиренеев (Кастилья, Арагония). Далее на восток она распространена всюду до побережья Средиземного моря, заселяет горные территории Апеннинского и Балканского п-вов, хотя последнего преимущественно на севере, и некоторые о-ва Средиземного моря (Сицилия, Кипр). Ее нахождение возможно на некоторых северо-западных территориях Малой Азии. Из восточной Азии зимняя пяденица известна с Амура (Николаевск-на-Амуре), всюду по Усури и на Сихотэ-алине во всех типах леса, достигая гольцов, а на Японских о-вах редка и отмечена лишь для Хондо (Никко).

Из всего обширного ареала зимней пяденицы лишь территории южного побережья Балтийского моря и прилежащих стран с юга являются оптимальными для ее жизни. Здесь зимняя пяденица почти ежегодно встречается в большом количестве, нередко размножаясь в массах (область, отмеченная черной краской на рис. 1). Оптимальны условия для ее жизни также, повидимому, на некоторых территориях южного Сихотэ-алиния. Численность ее также велика на некоторых территориях западных и центральных Альп и местами на Карпатах. На остальной площади ареала зимняя пяденица в ряде мест не редка, часто даже вредит и нередко дает локальные, очажные вспышки размножения, но все же встречается не столь регулярно и не заселяет почти сплошь территории, как южную часть Прибалтики. Распространение ее в Европе на север, а также в горы ограничивается присутствием древесной растительности. На юге Европы во многих местах сухость в известные сезоны года, видимо, ограничивает ее распространение, что, впрочем, недостаточно еще ясно, так как зимняя пяденица уживается на Кипре, в условиях крайней сухости. Границы ареала зимней пяденицы требуют более глубокой трактовки и без специального изучения жизненного ее цикла едва ли могут быть поняты.

Появление имагинальной фазы зимней пяденицы происходит обычно после первых кратковременных заморозков, хотя последние и не влияют непосредственно на вылет бабочек. Бабочки способны переносить морозы до -15° , Это могло бы служить поводом для того, чтобы считать второстепенным значение осенних холодов в распространении зимней пяденицы, что, однако, неверно, так как нормальная активность бабочек возможна лишь при температуре выше нуля, примерно до 10° (Зенякин, 1937). В распространении зимней пяденицы, в связи с условиями жизни бабочки, имеет значение продолжительность теплой и влажной погоды

осенью, если даже она и прерывается кратковременными заморозками. Такой характер осени типичен для южной Прибалтики. В Европе на северо-востоке и востоке зимняя пяденица встречает резкий переход от теплого времени начала осени к устойчивым холодам в конце осени. Из этого можно видеть, что ограничение распространения зимней пяденицы как в Европе, так и на востоке Азии, а также причины ее массовых размножений, нужно искать скорее в соотношениях цикла развития с годичным циклом климата и погодным режимом отдельных лет, но не в отдельно взятых показателях холодостойкости зимующих фаз. Это сравнение удобнее сделать после изложения добытых в настоящем исследовании экспериментальных данных.

Среди моментов, связывающих жизненный цикл зимней пяденицы с годичным циклом климата, давно было обращено внимание на своеобразие времени года, когда появляется имагинальная фаза. Шнейдер-Орелли (Schneider-Orelli, 1915—1917) в ряде работ указывал на тесную связь появления бабочек с наступлением первых осенних заморозков. При этом в Альпах в ближайших, часто смежных местах, но расположенных на разной высоте, вместе с разными сроками наступления осени, более ранними вверх, изменяется и срок появления зимней пяденицы. Появление ее в разных зонах всегда приходится на один и тот же фенологический сезон. Шрейнер (1905—1916) и Осипов (1915) давно уже отмечали эту связь фенологии появления имагинальной фазы зимней пяденицы с определенным сезоном года на территории Европейской части СССР в разных зонах. В новейшее время на это же указывает Шпейер для Западной Европы. Различия в сроках лёта бабочек осенью естественно относить к особенности реакции личиночных фаз зимней пяденицы на влияние климата и в первую очередь на влияние термических условий. Но лишь Пайо (Palliot, 1934) отмечает случай, когда в окрестностях Лиона в засушливый и жаркий 1933 г. бабочки зимней пяденицы появились вместо октября, как обычно, в ноябре (18 ноября). Сопоставление фенологии зимней пяденицы и погодных условий на разных территориях, сделанное для нескольких десятилетий (Schneider-Orelli, 1915—1917; Thiem, 1922; Janke, 1937) привело этих авторов к отрицанию роли климата в сроках появления имагинальной фазы зимней пяденицы осенью. Опыты с куколками также не дали определенных результатов, хотя Шнейдер-Орелли (1916) и Шпейер (1938) установили, что куколки зимней пяденицы не обнаруживают обычной для насекомых зависимости развития от температуры. При повышении температуры, сопровождающей развитие куколок, не наблюдается ускорения развития их, как обычно. Вместе с тем было показано, что температура выше 25° губительна для куколок при длительном действии, и выхода бабочек в этих условиях не наблюдается. С другой стороны, при пониженной температуре (близ 1—3°) развития куколок также не происходит, но оно возобновляется при возвращении их в температуру оптимума. Систематическими вскрытиями куколок в течение всего лета показано, что развитие их медленно проходит все время, хотя в течение первого месяца (июня) оно почти не заметно. Шпейер (1938) пришел к выводу, что куколки зимней пяденицы не имеют диапаузы. Это подтверждают также опыты с охлаждением куколок. Эти опыты показывают, что охлаждение куколок до температуры, близкой к нулю, в любой период их развития не ускоряет его в дальнейшем при оптимуме, как то типично при влиянии низкой температуры на диапаузирующие стадии. При этих влияниях развитие куколок зимней пяденицы, наоборот, затягивается.

Какие-либо закономерности, связывающие сроки развития фаз цикла зимней пяденицы с условиями среды, отрицаются (Jancke, 1937). Указывается лишь, что чем раньше весной происходит отрождение гусениц, тем позже осенью наблюдается вылет бабочек из куколок. Никакого аналитического материала при этом для понимания такой связи нет. Фактически это говорит лишь о том, что чем теплее вегетационный сезон, тем раньше весной отрождаются из яиц гусеницы и тем позже наступает осенний сезон, когда появляются бабочки. Шнейдер-Орелли (1917) и Шпейер (1938) допускают в связи с этим наличие бесчисленных локальных форм зимней пяденицы, каждая из которых вполне приспособлена к местной фенологии. Остается, как и прежде, неясным — как достигается в отдельные годы своевременное появление бабочек осенью, ибо годовые различия условий климата всегда существуют и нередко очень значительные. Гепп (Нерр, 1928) для Альп, в дополнение к локальным формам, предложил даже гипотезу о роли давления атмосферы в сроках развития зимней пяденицы, хотя сам этой зависимости и не изучал.

Т а б л и ц а 1

Время появления зимней пяденицы (*Operophtera brumata* L.) в зависимости от широты местности

Область	Время появления имагинальной фазы	Наблюдатель
Финляндия	Сентябрь	Grönblom, 1936
Ленинград	Сентябрь—октябрь	Кожанчиков, 1950
Псков	Сентябрь—октябрь	Кузнецов, 1904
Средняя полоса Европейской части СССР	Октябрь	Осипов, 1915
Украина	Октябрь—ноябрь	{ Осипов, 1915
Степной Крым	Ноябрь—декабрь	{ Шрейнер, 1916
Северо-западный Кавказ . .	Декабрь—январь	{ Порчинский, 1889
Крым, Южный берег	Декабрь—январь	{ Мокржецкий, 1913
Закавказье (Лагодехи) . . .	Ноябрь—февраль	{ Шапошников, 1904
Кипр	Февраль	{ Кузнецов, 1903
		{ Романов, 1885
		Sohn-Rethel, 1929

Наблюдения над появлением имагинальной фазы в разных широтах указывают на несомненную связь между временем вылета бабочек и климатом (широтой) местности. Приуроченность вылета бабочек к глубокой осени и началу зимы при любой комбинации погодных условий не только на разных территориях (в горах и разных широтах), но и в одной и той же местности, при наличии в течение года всегда только одного поколения, не может осуществляться за счет одних местных форм. Должна быть какая-то более общая для данного вида приспособительная реакция, которая допускает регуляцию фенологии, соответствующую погодным условиям данного года.

В табл. 1 сопоставлены сроки появления в природе бабочек зимней пяденицы на разных широтах и в разных климатах европейской части ее ареала. С севера на юг разница во времени появления бабочек достигает пяти месяцев (сентябрь—февраль). Это значит, что куколки дают такие различия сроков развития. Развитие яиц и гусениц всюду проходит быстро (на юге еще более быстро, чем на севере) и охватывает позднюю осень и весну следующего года. Самки по выходе из куколок в тот же день обычно приступают к яйцекладке. Окукливание гусениц

Т а б л и ц а 2

Растения, поедаемые зимней пяденицей (*Operophtera brumata* L.) в порядке предпочитаемости

Семейства	Роды и виды	Примечание
Salicaceae	Salix fragilis Salix caprea Salix daphnoides	} Неохотно поедают.
Fagaceae	Populus nigra Fagus sylvatica Quercus robur	
Juglandaceae	Juglans regia Juglans mandshurica	
Myricaceae	Myrica gale	
Rosaceae	Malus, Prunus, Pirus, Rosa, Amygdalus, Mespilus, Cydonia, Crataegus, Rubus	} Виды последнего рода, например малина, поедаются неохотно.
Sapindaceae	Acer, Aesculus	
Ulmaceae	Ulmus	
Tiliaceae	Tilia	
Leguminosae	Robinia, Caragana	
Betulaceae	Betula Carpinus	
Corylaceae	Corylus	
Oleaceae	Fraxinus, Syringa	
Caprifoliaceae	Lonicera, Sambucus	
Ericaceae	Vaccinium, Calluna	
Cornaceae	Cornus sanguinea	

всюду происходит в конце весны и в начале лета. Следовательно срок развития куколок пропорционален длительности летнего сезона.

Различия в длительности развития фаз жизненного цикла не должны быть связаны с особенностями питания гусениц зимней пяденицы в разных широтах. Основные питающие растения ее, ивы и древесные розоцветные, широко распространены в пределах всего ее ареала. Особенно предпочитают древовидные ивы, такие как ива-бредина или хрупкая ива. Вместе с тем, гусеницы зимней пяденицы охотно питаются листьями липы, клена, дуба и ряда древесных растений из розоцветных, такими как яблоня, груша, роза, боярышник. На этих растениях рост гусениц охватывает практически одни и те же сроки. Но некоторые травянистые растения и кустарники из розоцветных поедаются неохотно. Например мною отмечено в окрестностях Ленинграда, при массовом размножении зимней пяденицы в 1939 и 1940 гг., после сплошного объедания листьев древовидных ив (ива-бредина, хрупкая ива) сначала поедание листьев рябины, затем тополя и березы. Но даже при полном объедании древесной растительности они очень неохотно ели листья малины, а листья таволги-белоголовника (*Filipendula ulmaria*) почти не поедались, хотя гусеницы погибали при этом с голоду. Растения за пределами групп Salicales, Fagales и Rosales, а также Sapindaceae и Tiliaceae составляют в основном не полноценные корма для гусениц зимней пяденицы (табл. 2).

Отношение фаз жизненного цикла зимней пяденицы к гидротермическим условиям

Развитие зимней пяденицы дает пример очень сложных отношений организма со средой. Реакция фаз цикла развития разнообразна на одни и те же условия. Резко различна реакция также стадий развития одной

и той же фазы, особенно для эмбрионального развития. Следующие данные могут характеризовать сказанное.

Длительность развития яиц зимней пяденицы осенью сразу после оплодотворения и до наступления диапаузы при повышенной температуре приблизительно одинакова с тем, что наблюдается в весенний период (рис. 2). Но осенью развитие их возможно в пределах очень обширной термической шкалы, почти 30° (от -2.5 до 26°), тогда как весной, после диапаузы, оно ограничено условиями в пределах 20° (от 6 до 26°). Средняя сумма тепла, необходимая для развития яиц, осенью равна 131 гр./сут., а полная остановка развития их (порог развития) наблюдается ниже -2.5° . Величина суммы тепла для осеннего отрезка развития дает различия в разных термических условиях в пределах $102-155$ гр./сут. Минимальная сумма тепла наблюдается при $15-18^{\circ}$. Для весеннего отрезка развития сумма тепла равна в среднем 79 гр./сут. при остановке эмбриогенеза уже температурой в 6.0° . Изменчивость ее в этой стадии эмбриогенеза меньше и наблюдалась в пределах $75-82$ гр./сут. минимум отмечен при 20° . Минимальные величины тепла для обоих отрезков эмбриогенеза совпадают с условиями термического оптимума (Кожанчиков, 1936). Осенью эмбриогенез зимней пяденицы возможен еще при отрицательной температуре. Приведенные в табл. 3 цифры (как и в последующих) характеризуют полученные опытом, но не вычисленные, данные. На графике даны полные кривые, где недостающие точки получены интерполяцией данных опыта.

Развитие яиц зимней пяденицы осенью останавливается всегда на определенной стадии, именно, на стадии зародышевой полосы, одетой оболочками, из которых серозная пигментирована и имеет оранжево-желтый цвет. Яйца на этой стадии эмбриогенеза впадают в диапаузу. Нормальное дальнейшее их развитие требует воздействия отрицательной температуры. Проверка на большом материале (500 яиц) показала, что прошедшие развитие осенью при $5-10^{\circ}$ яйца в дальнейшем, без охлаждения ниже 0° , погибают в любых термических условиях в пределах $3-25^{\circ}$, не возобновляя развития. Гибель констатирована при этом в конце зимы. Для нормального протекания стадии диапаузы необходимо длительное охлаждение яиц. Яйца, прошедшие осенний отрезок развития при положительной температуре и затем охлаждавшиеся в течение полутора месяцев при температуре от 0 до 5° , при возвращении

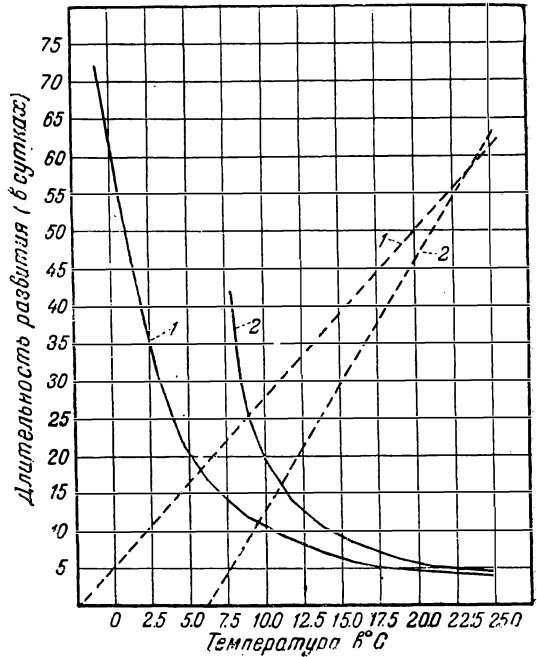


Рис. 2. Длительность развития яиц зимней пяденицы (*Operophtera brumata* L.) осенью, до диапаузы (1) и весной, после диапаузы (2) в зависимости от температуры. Перекрещивающиеся прямые указывают пороговые температуры для развития.

Т а б л и ц а 3

Влияние тепла на развитие яиц зимней пяденицы (*Operophtera brumata* L.) осенью (до диапаузы) и весной (после диапаузы) при влажности воздуха в 75%

Температура °C	Длительность развития		Смертность (в %) при развитии	
	до диапаузы (сутки)	после диапаузы (сутки)	до диапаузы	после диапаузы
27.5	—	—	100	100
25.0	4.0	4.4	4	6
20.0	4.9	5.3	2	0
17.5	5.1	7.0	0	0
15.0	6.0	9.0	0	0
12.5	8.0	13.0	0	0
10.0	10.5	19.0	10	6
5.0	20.5	—	10	—
0.0	63.0	—	?	—
—1.0	74.0	—	50	—

в тепло дали развитие примерно 60% особей. Оно дошло до последних этапов эмбриогенеза, но наблюдался выход из яиц лишь единичных особей. Полное прохождение стадии диапаузы яйцами зимней пяденицы, развившимися при положительной температуре, требует двух, или несколько более, месяцев пребывания при отрицательной температуре.¹

Т а б л и ц а 4

Значение температуры в развитии яиц зимней пяденицы (*Operophtera brumata* L.), прошедших первый отрезок эмбриогенеза при отрицательной температуре и не подвергавшихся охлаждению в стадии диапаузы

Температура °C	Процент выхода особей	Процент гибели особей
5	0	Все особи живы, но не развились.
15	100	0
20	62	38
25	4	96

Наблюдения над развитием яиц зимней пяденицы при отрицательной температуре показали иное. Яйца, в числе нескольких сотен, отложенные в октябре в условиях, близких к природным, и прошедшие осеннее развитие к началу декабря при нередких падениях температуры ниже 0° (до —1—4°), при

перенесении их сразу в тепло дали в известных термических условиях выход нормальных гусениц (табл. 4).

Развитие яиц в этом опыте длилось около месяца, а наиболее полным выход гусениц был при температуре 15°. При более высокой температуре значительная или большая часть яиц погибала. При низкой температуре яйца оставались живыми, но не развивались. Это позволяет заключить, что если развитие яиц зимней пяденицы осенью проходит под влиянием

¹ На юге ареала (Крым, побережье Средиземного моря, Кипр) яйцекладка зимней пяденицы происходит в январе или начале февраля, а развитие яиц весной возобновляется, вероятно, уже в конце марта или в начале апреля. Таким образом на юге ареала время диапаузы яиц является минимальным. Очень вероятно, что на юге фактором, ограничивающим распространение зимней пяденицы, является длительность и термический режим зимы. Эта сторона экологии изучаемого вида остается пока еще совершенно темной.

отрицательной температуры, — стадия диапаузы может быть пройдена ими и при положительной температуре. За этот счет, видимо, нужно относить удлинение срока их развития в опыте, по сравнению с тем, что наблюдается при нормальной зимовке (табл. 3 и рис. 2).

Устойчивость яиц к увлажнению велика, особенно в осенний отрезок эмбриогенеза (рис. 3, кривая 1). Но яйца, развившиеся осенью при повышенной температуре в сухости и при пониженной температуре, при высоком увлажнении погибают в течение зимы на стадии диапаузы. Яйца, прошедшие осенний отрезок эмбриогенеза в разных гидро-термических условиях, весной без потерь развиваются лишь в тех условиях, которые ограничены на рис. 3 кривой 2. Как видно, для стадии диапаузы выпадают условия слишком высокой влажности и сухости, хотя осенний отрезок эмбриогенеза в этих условиях проходят все яйца без исключения. В течение весеннего отрезка эмбриогенеза влияние гидро-термических условий более значительно, чем осенью. Область условий, где весной яйца зимней пяденицы развиваются все без исключения, ограничена кривой 3 на рис. 3.

Значение термических условий

в развитии гусениц зимней пяденицы обычно. Может быть лишь отмечено, что в пределах обширной термической шкалы от 27 до 10° сроки

Таблица 5

Значение термических условий в развитии гусениц зимней пяденицы (*Operophthera brumata* L.)

Температура °С	Длительность развития в сутках (средняя, минимум и максимум)	Процент гибели
30	—	100
27.5	17.0 (14—20)	95
24.6	17.0 (16—18)	80
20.5	17.2 (15—18)	23
20.0	18.6 (17—21)	6
16.7	23.1 (22—25)	21
14.7	25.7 (25—28)	33
12.1	34.0 (32—37)	32
10.0	49.0 (47—53)	30

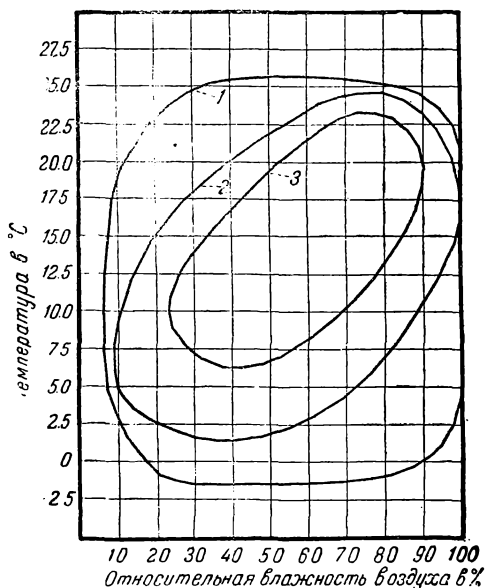


Рис. 3. Термогигрограмма условий — оптимум для развития яиц зимней пяденицы (*Operophthera brumata* L.) до диапаузы (1), для переживания на стадии диапаузы последствия разных условий в период осеннего развития (2) и для развития весной, после диапаузы (3).

развития гусениц меняются незначительно, лишь немного более, чем вдвое. Развитие гусениц возможно при очень низкой температуре, при 5° и ниже. В этих условиях проведение опыта затрудняется получением корма необходимого качества, так как развитие гусениц длится до двух или трех месяцев. Можно ожидать по наблюдениям над развитием при низкой температуре и по вычислениям, что порог температуры для развития гусениц лежит близ 3.5° (рис. 4 и табл. 5). Сумма тепла для развития гусениц зимней пяденицы в среднем 300 г/сутки. Она меняется в зависимости от термических усло-

вий при их развитии в пределах 280—320 гр./сут. Минимальная величина суммы тепла наблюдается при температуре 14—18°, с чем совпадает и оптимум. Гусеницы зимней пяденицы довольно выносливы к высокой температуре. Они легко переносят влияние температуры 30—32° в течение 6—8 часов в сутки, но при средней температуре 30—32° погибают полностью, не заканчивая роста. Их полное развитие наблюдается лишь при средней температуре 27—28°, когда окукляются лишь единичные особи.

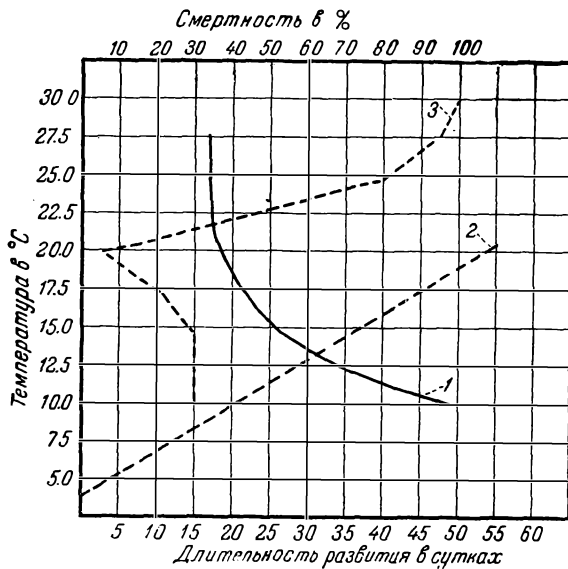


Рис. 4. Длительность развития гусениц зимней пяденицы (*Operophtera brumata* L.) в зависимости от температуры (1); перекрещивающая линия (2) отсекает порог развития; линия 3 — смертность гусениц при росте (в процентах).

Особенностью личиночного развития зимней пяденицы является влияние его на длительность развития куколок. Это влияние вполне закономерно и особенно отчетливо при воздействии температуры (табл. 6).

Высокая температура при развитии гусениц очень сильно удлиняет развитие куколок, причем смертность таких куколок велика даже при развитии их в оптимальных условиях.

Только в зависимости от температуры при развитии гусениц сроки развития куколок дают различия в среднем в 40 суток. Различие крайних сроков для особей, выросших при температуре 11° и при 25°, достигает почти 80 суток. Этот факт заслуживает особого внимания, так как он показывает, что в годы с теплой весной и жарким летом только одни эти воздействия при росте гусениц достаточны, чтобы удлинить развитие куколок в среднем более

при средней температуре 30—32° в течение 6—8 часов в сутки, но при средней температуре 30—32° погибают полностью, не заканчивая роста. Их полное развитие наблюдается лишь при средней температуре 27—28°, когда окукляются лишь единичные особи.

В целом, развитие гусениц зимней пяденицы типично приспособленностью к низкой температуре, о чем свидетельствует как термический оптимум, так и пределы температуры их развития. Это, вероятно, является приспособлением к развитию в ранне весеннее время, с чем связана также и адаптация гусениц к питанию молодыми, энергично растущими листочками древесных растений.

Т а б л и ц а 6

Значение термических условий при развитии гусениц зимней пяденицы (*Operophtera brumata* L.) в сроках развития куколок при оптимуме (при 14—12°)

Температура при развитии гусениц °C	Длительность развития куколок в сутках (среднее, максимум и минимум)	Процент гибели куколок
25	144.4 (162—132)	70.5
20	135.1 (154—112)	59.0
17	129.3 (142—105)	49.8
13	113.5 (152— 89)	48.4
11	105.0 (118— 84)	25.6

гусениц достаточны, чтобы удлинить развитие куколок в среднем более

чем на месяц. На рис. 5 даны кривые динамики вылета бабочек зимней пяденицы при температуре 10—12° и в условиях влажности воздуха 95—98% для особей, выросших при температуре 13 и 17°. Видно, что в первом случае вылет бабочек зимней пяденицы более растянут, но весьма равномерен. Тем не менее, максимум вылета бабочек на 118-е сутки характеризовался окрылением примерно четверти особей от общего числа развившихся. Особи, выросшие при 17°, дали более сжатый вылет бабочек при более затянувшемся развитии куколок. Кривая вылета бабочек многовершинна. Я располагаю данными по динамике вылета бабочек зимней

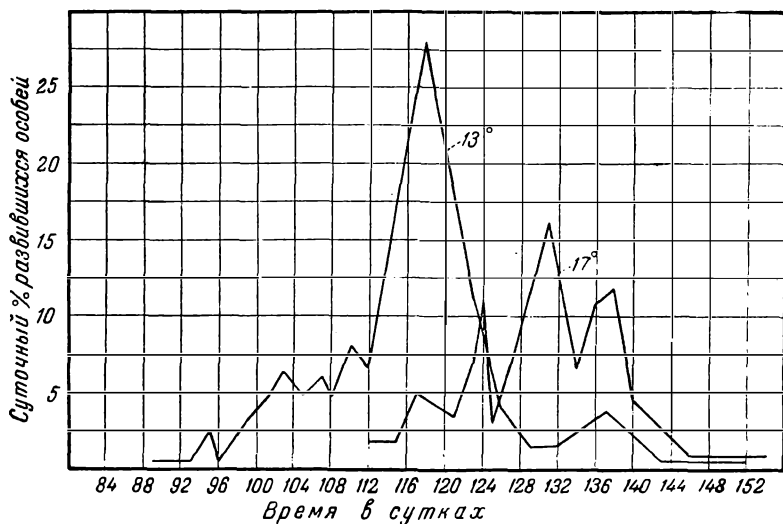


Рис. 5. Динамика вылета бабочек зимней пяденицы (*Operophtera brumata* L.) при развитии куколок в условиях оптимума, но при росте гусениц при 13 и 17°.

пяденицы при развитии гусениц в условиях температуры 11—25° для всех приведенных выше точек, но приведенных кривых достаточно, чтобы видеть очень большие различия динамики и сроков вылета только в зависимости от термических условий при развитии гусениц.

Т а б л и ц а 7

Значение личиночного голодания в длительности развития куколок зимней пяденицы (*Operophtera brumata* L.) при оптимуме (14—12°)

Условия роста гусениц	Длительность развития куколок (в сутках, средняя, минимум, максимум)	Процент гибели куколок
Нормальное питание при 20°	135.1 (112—154)	59
Голод 1 сутки при 20°	116.6 (106—144)	9
Голод 2 суток при 20°	0	100
Нормальное питание при 13°	113.5 (89—152)	48
Голод в течение 7—8 суток при 13° .	135.6 (129—162)	82

Количественные различия в питании гусениц зимней пяденицы также сказываются на сроках развития куколок, но менее определенно (табл.7).

Рост при повышенной температуре сопровождается слабой устойчивостью гусениц к голоданию. При полном суточном голодании при 20° выживает не более 30—40% особей. При дальнейшем нормальном питании в этих же термических условиях большая часть переживших особей окукляется. Куколки развиваются примерно на полмесяца ранее, чем при нормальном питании гусениц при 20°. При голодании гусениц зимней пяденицы в течение двух суток при 20° вымирает большая их часть, а окукляющиеся особи все гибнут на фазе куколки. При росте в условиях пониженной температуры, порядка 12—13°, гусеницы зимней пяденицы более легко переносят голод, даже в течение недели. При полном голодании в течение этого срока они вымирают менее чем наполовину. Тем не менее, такое голодание заметно удлиняет развитие куколок по сравнению с тем, что дают особи, нормально питавшиеся в условиях температуры 13°. Укороченное развитие и пониженная смертность куколок, полученных после голодания гусениц при 20° в течение суток, может быть обязаны вымиранию под влиянием кратковременного голода более слабых особей.

Влияние температуры на развитие куколок также весьма своеобразно. В отличие от того, что указывали Шнейдер-Орелли (1915—1917) и Шпейер (1938), мною обнаружено закономерное увеличение сроков развития куколок при повышении температуры в пределах 9.8—16.3° (табл. 8). В среднем сроки развития куколок только в зависимости от температуры в пределах этого интервала разнятся на 25 суток (при 9.8° — 119.8 суток и при 16.3° — 144.6). Различия крайних сроков для этих двух температурных точек достигают двух месяцев (табл. 8). Развитие куколок нормально протекает без влияния отрицательной температуры и идет без паузы. Напротив, охлаждение до 4—5° останавливает его. Верхнюю грань температуры, останавливающей развитие, точно установить не удалось, но она близка к 27.5°.

Т а б л и ц а 8

Влияние термических условий на развитие куколок зимней пяденицы (*Operophtera brumata* L.) при росте гусениц в оптимальных условиях

Температура при развитии куколок °С	Длительность развития куколок в сутках (средняя, минимум и максимум)	Гибель куколок в % на стадиях		Выход бабочек (в %)
		ранних	поздних	
27.5	—	100	—	0
25.0	—	60	40	0
22.0	—	60	40	0
20.0	—	54	46	0
18.6	—	25	75	0
16.3	144.6 (122—165)	—	—	75
14.0	130.0 (130—130)	—	—	?
13.5	123.8 (105—141)	—	—	80
11.0	122.0 (122—122)	—	—	?
9.8	119.8 (105—137)	—	—	75

В табл. 8 указание на раннюю гибель куколок касается случаев, когда гибель наступала еще до образования имагинальной кутикулы. Гибель на поздних стадиях — после образования таковой. Развитие куколок при 11—14° длится около четырех месяцев и вылет бабочек зимней пяденицы в опыте обычно совпадает с появлением их в природе под

Ленинградом. Так, в 1939 г. вылет бабочек в природе был отмечен 16 октября. В опыте в этом же году в указанных термических условиях вылет первых бабочек был обнаружен 15 октября.

Развитие куколок зимней пяденицы при температуре 17—20° характеризуется вылетом из куколок лишь единичных особей и не в каждом опыте. В частности в опытах табл. 8 в этих условиях температуры вылета бабочек не наблюдалось, но куколки к моменту вылета имаго полностью погибали. Вскрытие куколок показывает, что при 18.5° куколки погибали в основной массе в завершающей фазе развития. Трупы бабочек, находившихся в них, были покрыты уже чешуей с наличием большого количества темного пигмента. С повышением температуры процент таких особей падает, а при температуре 27° все куколки вымирают на начальных этапах метаморфоза. Характерно при этом, что при температуре 25° куколки зимней пяденицы могут сохраняться, не погибая очень длительный срок. Так, в одном из опытов мною были констатированы

при температуре 25° еще живые куколки через 225 дней после окукливания, т. е. в январе месяце следующего года. Эти факты показывают, что у куколок зимней пяденицы есть способность к эстивации, т. е. к остановке развития при высокой температуре и к перенесению ее влияния в состоянии оцепенения. Длительность эстивации влияет на дальнейшее развитие куколок и при полугодовом ее сроке в условиях эксперимента наблюдаются необратимые, летальные нарушения обмена, не совместимые с дальнейшим развитием куколок. Тем не менее, срок эстивации около полутора-двух месяцев вполне переносится куколками. Способность к эстивации куколок зимней пяденицы позволяет чрезвычайно отодвигать сроки их развития при наличии жаркого лета.

В связи с изложенными особенностями развития куколок зимней пяденицы определение суммы тепла для этой фазы чрезвычайно трудно. При оптимуме питания гусениц и при отсутствии эстивации у куколок сумма тепла для развития их лежит в пределах 720—1800 гр./сут., когда развитие куколок проходит при температуре 10—16°. При этих определениях я принимаю, что остановка развития низкой температурой (порог) наблюдается при 4°. Влияния со стороны личиночного питания могут удлинять развитие куколок и еще больше увеличивать сумму тепла, равно как и развитие гусениц при высокой температуре.

Приведенные данные показывают, что влияние температуры как на гусениц, так и непосредственно на куколок, удлиняет развитие последних. Это иллюстрирует рис. 6. Было бы неверно предполагать, что своеобразная реакция куколок зимней пяденицы на термические влияния есть лишь исключение из обычного правила (Эттингена, Сандерсона, Блунка). Эти данные подчеркивают, что биологическая реакция на влия-

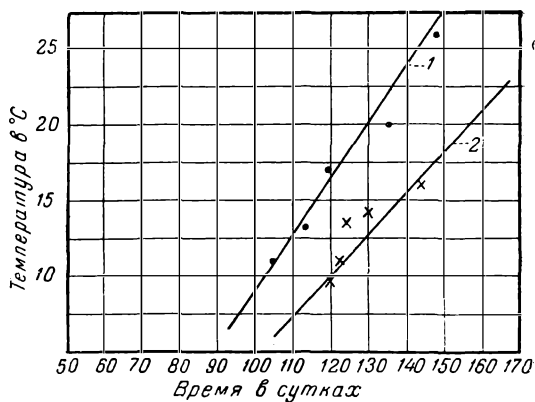


Рис. 6. Длительность развития куколок зимней пяденицы (*Operophtera brumata* L.) в зависимости от влияния температуры при росте гусениц (1) и при развитии куколок (2).

ние тепла у насекомых специфична и потому значительно более сложна, чем это схематически рисует формула Сандерсона—Блунка. Ранее мною много раз отмечалось существование регуляторной реакции у насекомых к влиянию температуры (Кожанчиков, 1935, 1937). В исследованном случае при развитии куколок зимней пяденицы регуляторные процессы столь сильны, что совершенно ограничивают ускорение биохимических процессов влиянием температуры. Особенности развития куколок зимней пяденицы при влиянии температуры в связи с этим приобретают принципиальный интерес.

Бабочки зимней пяденицы, как отмечалось в литературе, очень холодостойки. Они переносят охлаждение до -15° . Тем не менее, нормальная активность их возможна лишь при положительной температуре в несколько градусов выше нуля и кратковременных падений немного ниже нуля. Испытание яйцекладки нескольких сотен самок в разных термических условиях от -1 до 25° показало, что температурный оптимум

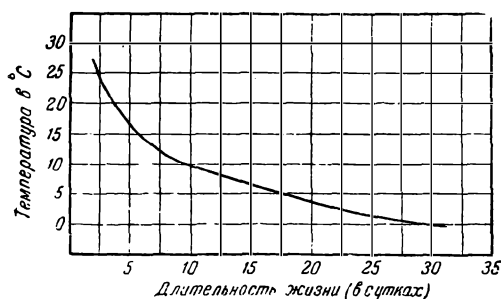


Рис. 7. Зависимость длительности жизни самок зимней пяденицы (*Operophtera brumata* L.) от температуры в пределах $0-27,5^{\circ}$.

Т а б л и ц а 9

Зависимость плодовитости самок зимней пяденицы (*Operophtera brumata* L.) в зависимости от термических условий

Температура ° C	Число яиц, отложенных 1 самкой	Процент неоплодотворенных яиц
25	1	100
19	94	67
14	122	14
11	152	0
5	138	0
0	90	17
-1	45	30

для их жизни лежит при $5-11^{\circ}$ (табл. 9). Это близко к данным определения предпочитаемой температуры, которые для самок зимней пяденицы дают величину около 5° (Зенякин, 1937). Существенно при этом, что лишь в зоне оптимум все яйца оказываются оплодотворенными. Понижение и особенно повышение температуры ведет к нарушению нормального цикла процессов в работе половой системы самок, и часть яиц, откладываемых ими, оказывается неоплодотворенной. Яйца, откладываемые при 25° , хотя и в небольшом числе, все оказываются неоплодотворенными. Этот факт также имеет большой интерес, так как он показывает, что влияние температуры на жизнь насекомых, вместе с другими моментами, сказывается весьма сильно и на дискоординации нормальных отношений физиологических процессов. В предыдущих исследованиях, на основании сопоставления термических кривых разных физиологических процессов одного организма, дискоординация их отмечалась мною как важная форма воздействия температуры на организм насекомого (Кожанчиков, 1934, 1949).

Длительность жизни самок зимней пяденицы равномерно укорачивается при температуре от 0 до 27° , где она ограничена несколькими сутками (рис. 7). При отрицательной температуре она также коротка.

К пониманию условий, ограничивающих распространение и размножение зимней пяденицы

Исследование значения термического режима в развитии зимней пяденицы показало большую сложность отношения фаз ее жизненного цикла к этим влияниям. Даже в схематизированном виде динамика термического оптимума этого вида по фазам жизненного цикла дает сложную кривую (рис. 8). Для всего жизненного цикла не может быть найдено одних и тех же условий температуры, где все фазы могли бы пройти нормальное развитие. Напротив, оптимум развития требует специфичной смены температуры по фазам, соответственно распределению их в течение года: имаго — осенью, яиц — поздней осенью и ранней весной и гусениц и куколок весной и летом соответственно. В предыдущих исследованиях я часто подчеркивал (1938, 1941) важность динамики термического опти-

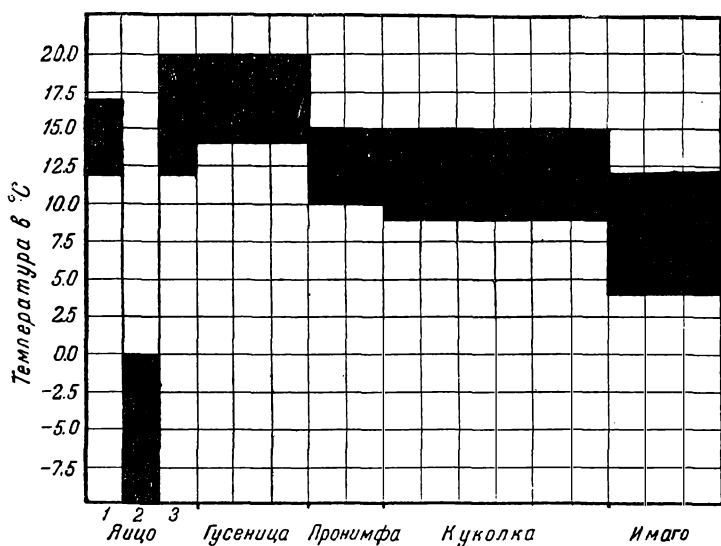


Рис. 8. Схема динамики термического оптимума по фазам и стадиям цикла развития зимней пяденицы (*Operophtera brumata* L.).

му по фазам развития насекомого и специфичность такой динамики, как условия приспособлений жизненных циклов насекомых к определенному типу климата. У зимней пяденицы эта динамика выражена очень резко и этот вид может служить прекрасной иллюстрацией такого типа адаптаций насекомых к климатическим условиям. В табл. 10 суммированы данные по температурному оптимуму и термическим границам для разных фаз зимней пяденицы.

Данные по фенологии зимней пяденицы на границах ее ареала очень скудны. Это делает невозможным прямое сравнение требований фаз развития зимней пяденицы с условиями среды на границах ареала. Тем не менее, сравнение зимних минимумов на территории ареала и за его пределами показывает, что не только они ограничивают распространение зимней пяденицы на восток и северо-восток Европы. Так, в Швеции и в ряде мест Норвегии, например в Йокмок, Рёрес, Карасьок и других даже средние зимние минимумы достигают -42 — -36° , а абсолютные минимумы переходят -45 — -50° . Между тем

Т а б л и ц а 10

Термические границы, оптимумы и суммы тепла для развития разных фаз и стадий зимней пяденицы (*Operophtera brumata* L.)

Название фаз и стадий	Термический оптимум раз- вития °С	Термические границы для развития °С	Сумма тепла °С
Яйцо до диапаузы (осень)	12—17	—2.5—26	131
Яйцо в диапаузе (зима)	0 — —10	—	—
Яйцо после диапаузы (весна)	12—20	6.0—26	79
Гусеницы (все стадии)	14—20	3.5—28	300
Пронимфа	9—15	—	—
Куколка	10—15	4 (?) —25	720—1800
Имаго	4—12	—2—25	—

почти весь Скандинавский п-ов заселен зимней пяденицей. Напротив, в Поволжье и на Южном Урале зимние минимумы близки к тому, что упоминалось выше, но зимняя пяденица там отсутствует или находится на границе ареала. На карте распространения зимней пяденицы (рис. 1) нанесена изотерма зимних минимумов —40° (сплошная линия). Видно, что она то выходит за пределы ареала, то идет по его территории, не давая никакой связи с границами ареала. На этой же карте нанесена и другая линия, именно, годовая изоамплитуда абсолютных минимумов и максимумов температуры в 70° (линия штрих с точкой на рис. 1). Она исключает за пределы ареала зимней пяденицы почти все территории, промежуточные между европейской и азиатской областями распространения этого вида. Я не имею достаточно полных данных для характеристики соответствующих линий изоамплитуд в 65—68°. Вероятно одна из них отсекала бы более близко границы ареала зимней пяденицы и полнее выделила бы промежуточные территории между западной и восточной областями ареала. Учитывая описанные выше экологические особенности зимней пяденицы и то, что приведено здесь, можно заключить, что диапаузирующие яйца зимней пяденицы, вероятно, достаточно холодостойки, почему условия зимовки их на большинстве территорий не лимитируют распространения этого вида. Напротив, континентальность климата, находящая выражение в резком переходе погодных условий осенью к устойчивым холодам и постоянным ночным морозам в начале осени, лимитирует ее распространение.

Распространение зимней пяденицы обнаруживает отчетливую связь с распространением широколиственных лесов. Связь эта обязана благоприятным условиям для жизни зимней пяденицы в лесах этого типа, причем климат этой зоны имеет ведущее значение. Особенно важным фактором является осенний сезон, обычно безморозный и длительный. Существенно также обилие оптимальной пищи в этой зоне леса. Пищевые растения зимней пяденицы в лице многочисленных видов ив и рябины широко распространены по территории Евразии, но, естественно, этого еще недостаточно для столь же широкого распространения насекомого потребителя. Восточные границы распространения широколиственных пород в Европе, таких, как бук, ясень, граб, дуб, имеют много общего с восточной границей европейского ареала зимней пяденицы и некоторые проходят более западно (бук, ясень). Из этого также можно видеть, что связь ареала зимней пяденицы с ареалами широколиственных пород не является прямой, но имеет основной отношение к климату. Бесспорно, что сходство экологии кормового растения и насекомого

потребителя указывает на давнюю и глубокую связь исторического прошлого обоих.

Вопрос о фенологии зимней пяденицы в разных широтах разрешается сам собою при учете экспериментальных данных. Регуляторная реакция на влияние повышенной температуры при росте гусениц и при развитии куколок и эстивации, разрешающая длительную остановку развития куколок при сублетальных, повышенных температурах, чрезвычайно расширяет возможности регуляции длительности развития куколок. В сумме эти регуляторные реакции дают возможность удлинения срока развития куколок на значительно больший период, чем то фактически наблюдается в природе (с июня по сентябрь—февраль). Эти данные, конечно, не исключают возможности существования локальных форм зимней пяденицы с разной фенологией, но бесспорно, что основной путь приспособления фенологии этого вида к погодным и климатическим условиям не в формировании локальных форм, но в специфичной, весьма эффективной реакции фаз цикла развития на термические влияния. Необходимо также подчеркнуть, что данные для локальных форм зимней пяденицы еще слишком схематичны и мало сравнимы, чтобы иметь уверенность даже в том, что описано в этом отношении.

Полученные данные имеют и практический интерес. Можно видеть, что годы с осенью умеренно влажной и продолжительной, без длительных морозных периодов, должны способствовать увеличению численности зимней пяденицы. Благоприятно также влажное и не жаркое лето. Напротив, жаркие и засушливые годы с короткой, морозной осенью не благоприятны для ее размножения. Размножение зимней пяденицы должно наступать после таких благоприятных лет. Сколько таких сезонов подряд необходимо, чтобы создалась угроза массового размножения, сказать пока еще нельзя, и, вероятно, это различно в зависимости от степени обилия зимней пяденицы при наступлении такой благоприятной экологической ситуации. Несомненно лишь, что такие умеренно теплые годы с затяжной теплой и влажной осенью должны выступать подготовительными. Я не ставлю задачей разбора периодики массовых размножений зимней пяденицы в настоящей работе: это должно составить задачу специального исследования. Приведенные данные и факты позволяют причинно подойти к решению этого трудного вопроса.

Выводы

1. Ареал зимней пяденицы прерывчатый. Основная территория ареала занимает почти всю Европу, вторая, меньшая часть ареала лежит в области Уссури, Сихотэ-алиня и Японских о-вов. Область наибольшего обилия зимней пяденицы совпадает с зоной климата широколиственных лесов.

2. Зимняя пяденица всегда дает одно поколение в год, причем время окукления гусениц совпадает с концом весны, а время появления имаго всегда совпадает с глубокой осенью и началом зимы. Разница сроков появления имаго на севере и на юге ареала в Европе достигает пяти месяцев (сентябрь—февраль). Эта разница целиком падает на сроки развития куколок в разных широтах.

3. Куколки зимней пяденицы обнаруживают очень сложную реакцию на термические влияния. Сроки развития куколок закономерно увеличиваются в зависимости от повышения температуры при развитии гусениц. Точно так же повышение температуры не ускоряет развития куколок, но замедляет его. Различие сроков вылета бабочек зимней пяденицы

в зависимости от термических воздействий на фазе гусеницы и куколки в связи с этим может достигать нескольких месяцев.

4. Куколки зимней пяденицы обнаруживают способность переносить повышенную сублетальную температуру в состоянии эстивации. При 25° развитие куколок проходит лишь частично или останавливается полностью. В состоянии эстивации куколки могут сохраняться живыми до полугода. Легко переносимые сроки эстивации укладываются в полтора-два месяца.

5. Тормозящее влияние повышенной температуры на развитие куколок и явление эстивации вполне объясняют различия в фенологии зимней пяденицы в разных широтах и в условиях погодного режима разных лет. Физиологические факторы, регулирующие сроки развития куколок в связи с влиянием температуры при росте и метаморфозе и при эстивации, могут менять время вылета имаго в значительно более широких пределах, чем то наблюдается на территории ареала зимней пяденицы.

6. Влияние температуры на развитие яиц и гусениц зимней пяденицы носит обычный для насекомых характер, но на фазе яйца найдены очень большие различия реакции на термические влияния в разных стадиях эмбриогенеза — осенью перед диапаузой, на стадии диапаузы — зимой и после диапаузы — весной. Осенний отрезок эмбриогенеза может быть пройден при отрицательной температуре.

7. Условия, необходимые для нормального прохождения стадии диапаузы яиц зимней пяденицы, различны в зависимости от температуры, при которой прошел эмбриогенез. Если развитие яиц осенью проходило при постоянном воздействии температуры ниже 0°, то стадия диапаузы может быть пройдена при положительной температуре. Напротив, развитие яиц при температуре выше 0° приводит к необходимости длительного воздействия отрицательной температуры на стадии диапаузы.

8. Развитие преимагинальных фаз зимней пяденицы типично низкими термическими порогами, специфическими в разных фазах и стадиях. Особенно низким является порог развития яиц осенью. Он лежит при отрицательной температуре. Имаго зимней пяденицы также могут сохранять активность при слабых морозах, но температура ниже нуля отрицательно влияет на процесс оплодотворения яиц и яйцекладку в целом.

9. Границы распространения зимней пяденицы обусловлены сложным воздействием климата на ее жизненный цикл. Восточная граница в Европе, а также северная и западная границы в Азии обусловлены резким переходом короткой осени к устойчивым зимним холодам. Это связано с влиянием на жизнь имаго и на развитие яиц зимней пяденицы слишком низких и устойчивых отрицательных температур. На южных границах ареала наиболее важным фактором, ограничивающим распространение зимней пяденицы, выступают максимумы температуры, отрицательно влияющие на рост гусениц и развитие куколок.

10. Для жизни зимней пяденицы благоприятен климат с умеренно теплым летом и длительной, безморозной, хотя и влажной, осенью. Зимняя пяденица находит optimum для жизни в зоне широколиственных лесов. В меняющихся погодных условиях разных лет годы с длительной безморозной осенью и умеренно теплым летом создают условия для массового размножения зимней пяденицы.

ЛИТЕРАТУРА

З е н ь к и н Л. 1937. К вопросу о связи термической преференции с реакцией газообмена на температуру у *Operophtera brumata* L. и *Chloridea obsoleta* F. Энтомол. обозр., 27 : 174—180. — Р о ж а н ч и к о в И. 1934. Über die Temperaturabhän-

gigkeit einzelner physiologischer Prozesse und ihre Beziehung auf das Lebensoptimum des Organismus. Zeitschr. angew. Entom., 20, 4 : 590—610. — Кожанчиков И. 1936. Ueber die physiologische Bedeutung der Wärmesumme bei Insekten. Zool. Anz., 113 : 7—13. — Кожанчиков И. 1938. О роли метаморфоза в зональном распределении насекомых. Докл. АН СССР, 20 : 199—201. — Кожанчиков И. 1941. Распространение и годичные изменения численности озимой совки и лугового мотылька в связи с условиями тепла и влажности. Зоол. журн., 20, 1 : 30—45. — Кожанчиков И. 1946. Экологические предпосылки для зоогеографических делений Евразии. Журн. общ. биол., 7, 1 : 35—48. — Кожанчиков И. 1949. Черты влияния отрицательной температуры на эмбриональное развитие насекомых. Журн. общ. биол., 10, 1 : 50—67. — Кузнецов Н. 1903. Летние экскурсии 1902 года на южном берегу Крыма. Русск. энтом. обозр., 3 : 57. — Кузнецов Н. 1904. К фауне *Macrolepidoptera* Псковской губернии. 2. Новые данные. Новае Soc. Entom. Ross., 37 : 17—70. — Кузнецов Н. 1929. Цикл развития и морфология *Malacodea* Tengstr. в сравнении с европейскими видами *Operophthera* Hb. Энт. обозр., 23, 1 : 11—31. — Мокрежцкий С. 1913. Энтомологический календарь для садоводов. Симферополь : 1—56. — Осипов Н. 1915. Зимняя пяденица и весенняя борьба с ее гусеницей. Садовод. Ростов-на-Дону, 4 : 249—253. — Орчинский И. 1889. Насекомые, вредящие плодовым садам в Крыму : 23—28. — Романов Н. 1885. Les Lepidoptères de la Transcaucasie. Mém. Lepidoptères, 2 : 1—118. — Шапошников Х. 1904. Заметки о *Macrolepidoptera* центральной части северо-западного Кавказа. Ежег. Зоол. музея АН, 9 : 189—259. — Шрейнер Я. 1905, 1909, 1916. Зимняя пяденица и способы ее уничтожения. Изд. 1, 2 и 3-е. — Grönblom Th. 1936. Verzeichnis der Gross-Schmetterlinge Finlands mit Rücksicht auf ihre Verbreitung in den verschiedenen Provinzen. Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica, 58 : 1—44. — Нерп А. 1928. *Cheimatobia (Operophthera) brumata* L. Entom. Zeitschr., 42 : 234. — Jancke O. 1937. Frostspanneruntersuchungen. Arbeit. physiol. und angew. Entom., 4 : 232—244. — Palliot A. 1934. Nouvelles observations sur la biologie de *Cheimatobia brumata* L. et sur les traitements contre ce parasite. C. R. Acad. Agricole Fr., 20, 26 : 830—834. — Schneider-Orelli O. 1915. Weitere Untersuchungen über die Lebensweise und Bekämpfung der kleinen Frostspanners. Landwirtsch. Jahrb. d. Schweiz : 522—533. — Schneider-Orelli O. 1915. Untersuchungen über die Lebensweise und Bekämpfung des kleinen Frostspanners. Landwirtsch. Jahrb. d. Schweiz : 43—47. — Schneider-Orelli O. 1916. Temperaturversuche mit Frostspannerpuppen, *Operophthera brumata* L. Mitt. Entom. Zürich und Umgebung, 2 : 134—152. — Schneider-Orelli O. 1917. Zur Biologie und Bekämpfung des Frostspanners, *Operophthera brumata* L. Zeitschr. wiss. Insektenbiol., 13 : 192—197. — Schneider-Orelli O. 1917. Weitere Beiträge zur Kenntnis des kleinen Frostspanners. Landwirtsch. Jahrb. d. Schweiz : 454—463. — Schneider-Orelli O. 1932. Weitere Versuche mit Frostspannerpuppen, *Operophthera brumata* L. Mitt. Schweiz. Entom. Ges., 15 : 266—268. — Sohn-Rethel O. 1929. Beiträge zur Heteroceren-Fauna Italiens. Deutsche Entom. Zeitschr. «Iris», 43 : 1—23. — Thiem H. 1922. Die Frostspannerplage ins Niederungsgebiet der Weichsel bei Marienwerder (Westpreussen) und Beiträge zur Biologie des kleinen Frostspanners. Arb. Biol. Reichs-Anstalt Land- und Forstwirtsch., 11, 1 : 1—94.

Зоологический институт
Академии Наук СССР,
Ленинград