

И. В. Кожанчиков

ПИЩЕВАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ И ЗНАЧЕНИЕ ЕЕ В ЖИЗНИ НАСЕКОМЫХ

(Доклад Всесоюзному Энтомологическому обществу на общем собрании 17 II 1950)

Существование у насекомых пищевой специализации, т. е. выбора и предпочтения ими определенных пищевых материалов, известно давно и хорошо установлено как факт уже более столетия назад. Пищевая специализация особенно отчетливо выражена у лесных насекомых. Для жуков-короедов, например, еще в начале прошлого столетия она оценивалась как важный фактор существования; тем не менее и ныне еще далеко до исчерпывающего понимания этого явления и его значения в жизни насекомых. Пока энтомология располагает фактами, более годными для иллюстрации пищевой специализации как явления в биологии насекомых, чем для причинного ее понимания. Хотя первые работы, посвященные изучению пищевой специализации насекомых, были сделаны уже несколько десятилетий назад (Verschaffelt, 1911; Васильев, 1912; Винокуров, 1924; Brues, 1924; Кузнецов, 1930), до сих пор в кругу этих исследований преобладают простые наблюдения и догадки над фактами, точно установленными экспериментом в поле или в лаборатории.

В настоящем сообщении сделана попытка кратко характеризовать основные положения, установленные в отношении пищевой специализации насекомых. Существенно также оценить значение пищевой специализации в их биологии. Вместе с тем пищевая специализация вредных и полезных видов имеет большой практический интерес. Она является причиной устойчивости одних хозяйственных растений к вредным насекомым и легкой повреждаемости других. Она может приводить к очаговости распределения вредных видов по территории и может создавать предпосылки для формирования местных очагов массовых размножений. Наконец, знание пищевой специализации является залогом успеха в разведении полезных насекомых.

Общий характер пищевых отношений насекомых

Все без исключения насекомые обнаруживают приуроченность к определенному пищевому субстрату. Многочисленность многих из них часто скрывает этот факт и создает впечатление кажущегося безразличия некоторых насекомых к условиям питания, но более близкое изучение таких видов всегда вскрывает приуроченность их к определенному кругу кормов. Выделение из числа насекомых «пантофагов», как предлагает Гейкертингер (Heikertinger, 1924), не оправдывается фактами и практически оказалось невозможным.

Приуроченность насекомых к питанию определенными веществами определяется особенностями обмена веществ и спецификой пищеварительных процессов. Физиологическая же основа этого явления, конечно, далеко не ограничивается только особенностями последних, как то принято трактовать в учебной литературе. Белковое питание организма определяет процессы роста и размножения. Поскольку пищевая ценность белков и слагающих их аминокислот не одинакова, а химизм белков пищевых веществ чрезвычайно разнообразен, то уже только на этой основе возникают предпосылки к пищевой специализации насекомых (Кожанчиков, 1939а; 1941; 1945; 1947б; 1949). Имеют значение, конечно, и другие компоненты пищи и, вновь, не только со стороны возможности их переваривания насекомыми, но, главное, в отношении использования в обмене веществ организма. Необходимо также подчеркнуть, что пищевая специализация определяется потребностью вида в определенном питании на протяжении всего жизненного цикла, но не на каком-либо ограниченном отрезке времени существования особи. Но, несмотря на это, на отдельных этапах жизненного цикла насекомые могут обнаруживать чрезвычайную эврифагию. Примером может служить имагинальная фаза азиатской саранчи (Кожанчиков, 1950). Многоядны также жуки рапсовой блошки в период, когда у них не происходит созревания половых продуктов. Тем не менее эти виды, а также ряд других, являются олигофагами в период роста личинок или во время созревания половых продуктов, когда они питаются немногими видами растений.

Четко выявилась биохимическая основа формирования круга пищевых отношений у насекомых. Всегда существуют оптимальные пищевые вещества, наиболее пригодные для питания данного вида, биохимически родственные, и затем их заменители, отличные по химизму, хотя и родственные первым, но менее благоприятные для питания. Далее, существует значительный круг пищевых веществ, почти или совсем непригодных для питания данного вида насекомого. Он включает пищевые вещества, в том или ином отношении сильно отличные от оптимальных. В формировании круга пищевых отношений насекомых важное значение имеет также территориальная близость одних пищевых веществ с другими, например в формировании круга пищевых растений (Кожанчиков, 1941).

Значение сродства химизма пищи в формировании круга пищевых растений видно из следующих примеров. Из растительноядных насекомых непарник (*Oenaria dispar* L.) специализован на питании букоцветными растениями (Fagaceae), которые характерны, конечно, прежде всего специфичными белками, но типичны также присутствием таннинов и некоторых других веществ. Близки по питательности для непарника родственные этим растениям и сходные с ними по химизму ивоцветные (Salicaceae) и розоцветные (Rosaceae), но среди этих растений есть уже большое число видов мало питательных. Таковы, например, кустарниковые ивы типа *Salix nigricans* или травянистые розоцветные (Келус, 1939; Кожанчиков, 1941). Разнообразные травянистые растения из семейств Cruciferae, Chenopodiaceae, Leguminosae, Compositae и других обнаруживают еще меньшую питательность для гусениц непарника. Большинство видов этих растений совершенно непригодно для их питания, и лишь единичные представители, как, например, полынь-чернобыльник (*Artemisia vulgaris*), или некоторые виды злаков могут служить им неполноценной пищей. При питании этими растениями выживают единичные особи, дающие мелких куколок и малоплодовитых или бесплодных имаго.

Пищевая специализация, подобная тому, что описано для непарника, обнаружена у многих других видов лесных насекомых. Например подоб-

ные кормовые отношения обнаруживают виды чешуекрылых из семейств хохлаток (*Notodontidae*), бражников (*Sphingidae*) и стеклянниц (*Aegeriidae*). Это же известно для многих жуков из семейств листоедов (*Chrysomelidae*) и усачей (*Cerambycidae*), для перепончатокрылых из семейства пилильщиков (*Tenthredinidae*) и для тлей (*Aphidodea*). Отличия многих этих видов заключаются преимущественно в степени многоядности.

В принципе аналогичны кормовые отношения насекомых, питающихся травянистыми растениями, с той лишь разницей, что оптимальными для их питания растениями являются представители других семейств. Например виды маревых (*Chenopodiaceae*) и близкие к ним щирицевые (*Amaranthaceae*) оптимальны для питания озимой совки, лугового мотылька и свекловичного долгоносика. Виды крестоцветных растений (*Cruciferae*) являются наилучшей пищей для белянок из рода *Pieris*, таких, как капустная, репная, брюквенная, и для капустных мух. Эти оптимальные для питания растительные группы также могут быть замаскированы высокой степенью многоядности, например у озимой совки.

Принцип биохимического родства в формировании круга пищевых отношений остается справедливым и для других групп насекомых, но не только фитофагов. Среди хищных насекомых жужелицы-красотелы (*Calosoma*) отличаются значительной многоядностью, но имеют оптимальной пищей гусениц различных чешуекрылых, в особенности волянок (*Orgyidae*). Другие насекомые, кроме гусениц, также могут служить им пищей, но менее пригодной. Из паразитических насекомых афелинус (*Aphelinus mali* Hald.), паразит кровяной тли, — специализированный потребитель этого вида насекомого. Питание другими видами тлей для афелинуса возможно, но не благоприятно. Использование как пищи видов хоботных за пределами подотряда тлей (*Aphidodea*) для афелинуса, видимо, крайне неблагоприятно, если и наблюдается в природе. Виды сколий (*Scolia*) специализованы на питании немногими родственными видами пластинчатосухих жуков (Мач, 1940). Из сапрофагов синяя мясная муха (*Calliphora erythrocephala*) наиболее полно приспособлена к использованию мяса крупных млекопитающих животных из семейства *Bovidae* (Кожанчиков, 1945). Менее благоприятно питание тканями других теплокровных животных, например птиц. Еще менее благоприятно питание мясом пойкилотермных позвоночных — амфибий и рыб. Питание личинок синей мясной мухи тканями насекомых, за исключением немногих видов, невозможно.

Различная пищевая ценность кормов для насекомых находит глубокое выражение в особенностях их развития при разном питании. Установлено многочисленными экспериментами, что питание насекомых не оптимальным субстратом, например не излюбленными растениями, ведет к увеличению длительности роста личиночных фаз, к уменьшению веса тела окончивших рост особей и к снижению их плодовитости. При этом смертность особей при росте всегда повышена и нередко очень велика. Эти черты депрессии в развитии насекомых при значительном отличии химизма пищи от оптимума могут получать крайнее выражение. Может наблюдаться вымирание при росте основной массы особей, а завершившие развитие немногие особи могут быть нацело бесплодны (Börner, 1927; Кожанчиков, 1930, 1939б; Давилевский, 1935). Влияние измененного питания на жизнь насекомых, конечно, значительно глубже, но пока еще недостаточно оценено.

Приведенные данные показывают существование известного соответствия между химизмом пищи и пищеварительными процессами насекомого, с одной стороны, и, с другой, — определенной приспособленности организма насекомого к использованию в обмене веществ пищевого суб-

страта определенного химизма. Последний факт в литературе по пищевой специализации насекомых еще не оценен, между тем он является основным. Важнейшим показателем пригодности пищевого субстрата для насекомых является не предпочитаемость ее и возможность переваривания, но пригодность для использования химических компонентов данной пищи для основных жизненных процессов — роста, развития и размножения.

Факторы пищевой специализации насекомых

Важнейшим фактором пищевой специализации насекомых является приспособление процессов обмена веществ и пищеварительных процессов к использованию веществ определенного химизма. Вместе с выработкой более совершенных форм пищеварения и более полного использования в обмене веществ продуктов переваривания данной пищи возникает и ограничение в использовании разнообразных и отличных по химизму пищевых веществ. Изменение в обмене веществ и особенностях пищеварения, которое допускает использование данной пищи наиболее полно, далее требует использования именно этого пищевого субстрата и выступает фактором пищевой специализации насекомого. Подобного рода специализация идет, конечно, прежде всего, в направлении использования основных компонентов пищи — белков и углеводов.

Проявление этого основного пути пищевой специализации насекомых можно видеть в бесконечном ряде объектов, обнаруживающих среди насекомых пищевую специализацию. Некоторые примеры могут быть приведены. Гусеницы платяной моли весьма совершенно используют белки волоса и пера, так называемые кератины. Вместе с тем они нуждаются в таком питании и хуже используют многие обычные животные белки, не говоря уже о белках растительного происхождения (Titschak, 1926; 1934). Аналогичным образом гусеницы воцинной моли способны переваривать и усваивать пчелиный воск, и вновь они безусловно нуждаются для жизни в этом специфичном субстрате как в неотъемлемой части их рациона. Они утратили способность жить за счет обычных пищевых веществ, хотя бы животного происхождения. Эти примеры особенно резки и хорошо изучены как в отношении химизма пищеварения, так и в отношении круга пищевых веществ. Тем не менее совершенно аналогичные черты обнаруживают и другие насекомые, для которых, казалось бы, нет основания ожидать ограничения в использовании разной пищи, ибо основные их корма не кажутся сколько-нибудь специфичными. Так, например, вредная черепашка обнаруживает особо высокую активность кишечной амилазы к пшеничному крахмалу и вместе с тем низкую активность этого фермента к крахмалам других растений, даже к близкому рисовому (Кожанчиков, 1946а). Неспециализованные виды клопов, как, например, ягодный клоп, имеют амилазу примерно одинаково активную к разным крахмалам, хотя и менее активную к пшеничному крахмалу. И здесь специализация питания на злаках, близких к пшенице, выработала у черепашки новые формы пищеварительного процесса, которые, в свою очередь, выступают как ограничивающий фактор в использовании разнообразной пищи.

Присутствие в растениях специфичных химических веществ, таких, как глюкозиды, алкалоиды, танины, органические кислоты, фенолы и другие, может порождать свои, частные формы, приспособления обмена веществ и пищеварительного процесса к их использованию или нейтрализации. Эти приспособления обмена веществ, конечно, сами далее выступают как фактор, ограничивающий использование пищи иного химизма. Общеизвестные опыты Фершаффельта (Verschaffelt, 1911) с капустной белянкой

и щавелевым листоедом в начале изучения специализации питания насекомых дали повод видеть основную и общую причину их пищевой специализации во вкусовых реакциях на присутствие специфических химических соединений типа глюкозидов и органических кислот (Васильев, 1912; Кузнецов, 1930). В настоящее время не вызывает сомнения, что не вкусы насекомых, но специфичные потребности обмена веществ ограничивают использование ими определенных и часто специфичных по химизму растений. Вкусы насекомых, определяющие выбор пищи и использующие химические индикаторы растений, суть лишь выражение особенностей обмена веществ.

Известными примерами ограничения пищевых отношений, в связи с использованием в обмене веществ глюкозидов, кислот и их производных, являются бабочки-белянки и жуки-листоеды. Так, специализация белянок на питании крестоцветными растениями, вероятно, в какой-то мере обязана специализации их обмена веществ на использовании глюкозидов типа синигрина. Олигофагия щавелевого листоеда стоит в связи с использованием им щавелевой кислоты, которая не может быть заменена другой органической кислотой (Кожанчиков, 1939а). Олигофагия тополевого листоеда связана в той или иной мере с использованием им салициловой кислоты и т. д.

Приспособление обмена веществ насекомых к определенному химизму пищи является основой для специализации их питания, с одной стороны, на определенных тканях или частях растений и, с другой стороны, на определенных стадиях их развития. Общеизвестны случаи питания насекомых древесиной, т. е. тканью, богатой клетчаткой. Такое питание типично для стеклянниц и древоточцев из чешуекрылых, для златок и усачей из жуков. Питание насекомых плодами, цветами, семенами, корнями, частями растений, содержащими хлорофилл, и из них только листьями, нектаром и пылью цветов общеизвестно и имеет множество примеров. Во всех таких случаях у насекомых имеет место специализация обмена веществ и пищеварительных органов на определенных биохимических особенностях их кормов и обычно возникает та или иная степень олигофагии.

Не менее определенно приспособление питания насекомых к фазам и стадиям вегетации пищевых растений. Химизм растений меняется в связи с развитием их в течение цикла вегетации. Эти изменения очень отчетливы, например, в листьях древесных растений. С весны листья дуба, розоцветных, кленов и других древесных растений обнаруживают обилие воды и белков, но бедны углеводами, в частности растворимыми сахарами и клетчаткой. Позже, с полным развитием пластинки листа и ее твердением, они становятся более бедными водой и белками, но обогащаются углеводами (Серенков, Смирнова и Черных, 1940). Под осень листья древесных растений обедняются питательными материалами и становятся относительно более богаты балластными материалами. Естественно, что длительность этих трех стадий вегетации листьев очень различна у разных древесных пород. В то время как у розоцветных, например у рябины, первый период очень короток, у ивы он очень длителен. Установлено, что очень многие насекомые приспособлены к питанию только весенним, богатым водой и белком листом древесных растений. Таковы, например, многие волнянки — непарник и монашенка, ивовая волнянка и златогузка после зимовки, многие пяденицы, например зимняя, виды рода *Biston*, *Malacodea*, *Operophtera*, *Hybernia*, *Phigalia*, из коконопрядов — кольчатый шелкопряд, многие виды листоверток, например дубовая, многие виды пилильщиков, жуки-листоеды из рода *Galerucella*, многие

виды тлей и ряд других насекомых. Питание этих видов летним листом древесных растений или неблагоприятно и ведет к повышенной смертности их при развитии, или, большею частью, совсем невозможно. Часто отставание начала питания насекомого от нужной фазы вегетации растения всего на неделю уже губительно.

С другой стороны, среди насекомых есть достаточно примеров специализации питания на летнем листе древесных растений. Таковы, например, виды стрельчаток, дубовый шелкопряд (*Antheraea*), многие виды совок (*Cosmia*, *Calymnia*) и ряд других видов насекомых (Кожанчиков, 1947б; 1949).

Аналогичные факты имеют место и у насекомых — потребителей травянистых растений, но пока они менее полно изучены. Они отмечены, например, для двукрылых, питающихся злаками (шведская, гессенская мушки), для некоторых хоботных (вредная черепашка), некоторых чешуекрылых.

Приспособление насекомых к питанию растениями в определенной фазе их вегетации ведет к глубоким изменениям их циклов развития. Питающаяся фаза насекомого-потребителя должна появляться в строго определенный момент вегетации растения. Это достигается циклическими изменениями в обмене веществ и ведет к формированию пауз на определенных фазах жизненного цикла.

Пищевая специализация и географическое распространение насекомых

Пищевая специализация насекомых оказывает значительное влияние на их географическое распространение. Это наиболее заметно на стациональном распределении насекомых. Пятнистость распределения насекомых по территории часто связана с пятнистостью распределения их пищевых растений, в особенности у насекомых олиго- и монофагов. Примеры подобного пятнистого распределения по территории являются из вредных видов азиатская саранча, связанная с тростником и потому заселяющая побережья водоемов, многие виды жуков-листоедов, например щавелевый, вязовый, калиновый, многие чешуекрылые, такие, как дубовая листовертка, и ряд других видов насекомых. Естественно, что пятнистость стационального распределения насекомых имеет основой не только влияние пищевого субстрата, но также условий климата и ряд других. Нередко эти последние являются даже первостепенным фактором, но пищевая специализация и здесь часто оказывает значительное влияние.

Оценить значение пищевой специализации в географическом распространении даже олиго- и монофагов весьма сложно. В распространении монофагов и иногда также олигофагов из растительноядных насекомых пищевые растения обнаруживают часто больший ареал, чем насекомые их потребители. Это можно видеть на примере азиатской саранчи (Кеппен, 1870), виноградной пестрянки, совки — *Anarta myrtili* L. (Кожанчиков, 1947а), лучше изученных как в отношении распространения, так и их пищевых отношений. Напротив, ареалы распространения многоядных видов насекомых и многих олигофагов, особенно широких, часто значительно перекрывают ареал предпочитаемых ими пищевых растений. Эти виды во многих частях ареала живут на растениях-заменителях хотя и не оптимальных, но достаточных для их питания. Подобные факты известны из чешуекрылых, например для монашенки, непарника и красноты из волнянок, распространенных значительно шире, чем оптимальные для их питания виды букоцветных растений (*Fagaceae*). Подобные же особенности распространения обнаруживает озимая совка, а также

ряд видов подгрызающих совок и луговой мотылек, предпочитающие питание маревыми растениями, но в силу многоядности распространенные по территориям, далеко выходящим за пределы господства этих растений. Олигофаги из растительноядных насекомых дают меньше подобных примеров. Шестизубый короед из насекомых олигофагов в разных частях ареала обнаруживает связь с разными растениями — сибирским и корейским кедром и обычной сосной (Старк, 1939). Эти виды хвойных, повидимому, все достаточно полноценны для жизни шестизубого короеда и дают возможность для его широкого распространения. Насекомые олигофаги, потребители дуба, часто широко распространены за пределами его встречаемости, где заселяют березовые леса. Это известно, например, для хохлатки (*Stauropus fagi* L.), *Daseochaeta alpium* Osb. и ряда других видов чешуекрылых, предпочитающих питание дубом, но способных жить и при питании березой.

Ограничение распространения насекомых монофагов или узких олигофагов меньшей территорией, чем ареал их пищевого растения, обязано, конечно, многим причинам. Важнейшее и во всяком случае наиболее заметное влияние оказывает климат. Пищевое растение обычно значительно более выносливо к климату, чем питающееся им насекомое, если оно является моно- или олигофагом. Это отчетливо видно, например, при сравнении ареала вереска и питающейся им *Anarta myrtilli* L. Вереск не является холодоустойчивым растением, но все же проникает на территории, где зимние минимумы достигают -40° . Вместе с тем вереск мирится с холодным летом и потому далеко идет в тундру, но лишь европейского сектора Арктики. В то же время это растение способно произрастать на сухих песчаных почвах, и потому ареал его простирается довольно далеко на юг, достигая южной границы лесостепи в Европе. *Anarta myrtilli* L. обнаруживает значительно меньшую приспособленность к жизни в разных условиях климата. В частности этот вид насекомого более чувствителен к низкой зимней температуре и к летним жарам. Аналогичные, но более сложные отношения обнаруживают ареалы распространения тростника (*Phragmites*) и азиатской саранчи (*Locusta migratoria* L.).

Локализация распространения насекомых монофагов и олигофагов лишь на отдельных территориях в пределах ареалов их пищевых растений может иметь основной косвенное влияние климата, через пищевые растения. Химизм пищевых растений в пределах области распространения не остается однообразным. Известно, например, что количество белка в зерне пшеницы больше в южных и умеренно увлажняемых районах ареала этого растения по сравнению с северными, влажными и холодными. Подобные же различия в химизме растений или их плодов имеют место, конечно, и у других растений, особенно если области их распространения велики. Бесспорно, что не для всех насекомых монофагов и узких олигофагов этот фактор окажется ограничивающим использование пищевого субстрата, но некоторые и может быть даже многие виды насекомых могут встретить ограничение для их распространения и с этой стороны.

Различия химизма пищевых растений в пределах области распространения насекомого создают предпосылки для количественных различий в обилии данного вида в пределах разных областей его ареала. Это особенно отчетливо в отношении полифагов и широких олигофагов. Такие виды, как непарник, монашенка, луговой мотылек или щавелевая стрелчатка из чешуекрылых, распространенные очень широко, обнаруживают обилие особей лишь в областях ареала произрастания оптимальных для их питания растений. Например луговой мотылек обнаруживает наибольшее обилие особей в условиях произрастания маревых и сложноцветных,

тогда как в злаковых степях и в зоне хвойных лесов он немногочислен или даже редок. Обилие особей непарника наблюдается на территориях произрастания букоцветных и особенно дуба. Эти различия в численности особей у полифагов во многом обязаны условиям питания, но, конечно, стоят в связи и с условиями климата. Неполноценное питание всегда, особенно при длительном влиянии, приводит к той или иной степени вымирания особей при росте, к высокой заболеваемости переживающих и к снижению плодовитости завершивших развитие. Различия химизма пищи в пределах ареала распространения насекомых-монофагов, конечно, также оказывают влияние на численность их потребителей.

Практическое значение явления пищевой специализации насекомых

С изучением пищевой специализации насекомых связаны такие практические вопросы, как устойчивость хозяйственных растений к повреждению насекомыми, использование паразитических и хищных насекомых в биологическом методе борьбы с вредными для сельского хозяйства насекомыми, разведение полезных видов насекомых, в частности шелкопрядов, понимание условий массовых размножений насекомых. Несколько примеров позволяют оценить практический интерес затронутого явления жизни насекомых.

Неодинаковая повреждаемость различных хозяйственных растений вредными насекомыми является общеизвестным фактом. Различную повреждаемость обнаруживают не только разные виды хозяйственных растений, но и их сорта. Это видно на примере филлоксеры. Она чрезвычайно сильно повреждает многие сорта европейского винограда, например «баян», «саперави», «рислинг» и другие, но не способна так сильно повреждать другие сорта лозы, такие, как «ркацители», «мцване». Различна повреждаемость сортов пшениц и ячменей шведской мушкой. Плодожорка и яблонный цветоед (Никитин, 1913; Аристов, 1925) обнаруживают различные отношения к разным сортам яблони. Во всех этих и многих других подобных случаях основой является пищевая специализация насекомых. Установлено, что устойчивость сортов и видов виноградной лозы к филлоксере обусловлена разной питательностью их для этого насекомого. При питании корнями сильно повреждаемых сортов лозы филлоксера формирует на них опухоли (галлы) и получает из них обильное питание. На устойчивых сортах лозы при сосании филлоксерой таких опухолей не возникает и филлоксера не получает необходимой для нее пищи. Показано, что при питании филлоксеры корнями устойчивых сортов лозы плодовитость ее значительно ниже, чем при питании корнями неустойчивых сортов. При этом длительность развития личинок при питании корнями устойчивых сортов велика и сопровождается значительной или высокой их смертностью. Видно, что на корнях устойчивых лоз филлоксера не получает необходимого для своей жизни питания. Она постоянно вымирает, и удерживаются в течение полного развития лишь единичные особи. Несомненно, что не только различия в характере белков винограда ответственны за эти различия сортовой устойчивости винограда к филлоксере. Вместе с тем роль белка и основных компонентов пищи очень велика и для филлоксеры. Это видно из того, что виды американских лоз (*Vitis labrusca*, *V. rupestris*, *V. riparia*, *V. berlandjeri*) обнаруживают разную питательность для филлоксеры и разную устойчивость к повреждениям ею, а виды *Ampelopsis* совершенно не пригодны для питания филлоксеры. Таким образом, сортовая устойчивость винограда к филлоксере — сложное явление, основой которого, с одной стороны, является приспособленность филлоксеры

к питанию определенными белками и углеводами и, с другой, — присутствие в тканях винограда токсических для филлоксеры соединений.

Устойчивость яблони к повреждению яблонным цветоедом также обязана пищевой специализации, но отношения здесь могут быть более сложными. Яблонный цветоед способен питаться в фазе личинки только бутонами яблони. Если развитие цветов яблони будет столь быстрым, что личинки не будут успевать завершать развитие при необходимой степени зрелости бутона, то развитие личинок не будет полноценным. Отмечено, что даже просто дружное цветение яблони и быстрое его протекание снижает повреждаемость бутонов яблонным цветоедом. Напротив, сорта яблони, цветущие длительный срок, создают условия для наибольшего повреждения бутонов цветоедом. Здесь, помимо особенностей химизма различных сортов яблони, включается еще фактор скорости развития определенной фенологической фазы пищевого растения, на которой специализован яблонный цветоед и одновременность формирования бутонов. Сходны могут быть и условия устойчивости злаков к повреждению злаковыми мушками, которые специализованы на более или менее определенных фазах вегетации их пищевых растений. Естественно, что изменение химизма пищевого растения на фазе, когда питается данный вид насекомого моно- или олигофага, может быть особенно эффективным в устойчивости растения.

Пока особенности питания насекомых моно- и олигофагов, специализованных на определенной фазе вегетации растений, еще совсем не изучены. Неизвестно, какие факторы обуславливают связь их с той или иной фазой вегетации пищевого растения. Вместе с тем подобные черты пищевой специализации наблюдаются и у паразитических насекомых. Общеизвестна связь их то с яйцами насекомых, то с личиночной или с куколочной фазой. Здесь также неясны причины, которые ограничивают питание, но, вероятно, химизм пищи и здесь играет важную роль. В некоторых случаях могут иметь значение соотношения в скорости развития паразита и хозяина. Это отмечено, например, для стафилина *Aleochara bilineata* Gyll.), питающегося куколками капустных мух (Зорин, 1927).

Приуроченность к питанию растениями на определенной фазе вегетации является важным фактором в разведении шелкопрядов. Отмечено, что наибольшую питательность для тутового шелкопряда обнаруживают листья шелковицы весной, а из летних листьев — близкие к вершине побега. Напротив, для питания дубового шелкопряда благоприятен лист дуба с момента, когда закончился рост листовой пластинки (Кожанчиков, 1947б). Этот же фактор имеет значение в питании вредных видов, таких, как непарник и монашенка.

Пищевая специализация является важным фактором массовых размножений насекомых. Естественно, что массовые размножения каждого вида могут возникать лишь при условии полноценного питания. Полноценность питания включает, помимо использования определенного вида растения, также питание им в определенном физиологическом состоянии, в частности и в определенной стадии вегетации. Например, массовые размножения многоядных лесных насекомых, таких, как непарник, монашенка, златогузка, кольчатый шелкопряд, наблюдаются в условиях определенных лесонасаждений. Непарник не размножается в березовых лесах или в ельниках, но часто дает очаги и массовые размножения в дубовых, реже в грабовых и других широколиственных лесах и редко в сосновых и кедровых. Эти и подобные факты являются бесспорным свидетельством важности пищевой специализации насекомых в их массовых размножениях. Как выяснилось, имеет значение соответствие начала питания этих видов

весной с появлением молодых личинок их пищевых растений. Для кольчатого шелкопряда и монашенки отставание начала питания от начала вегетации пищевого растения на неделю или декаду уже оказывает заметное влияние на дальнейший рост гусениц.

Влияние качества пищи очень велико при массовых размножениях лесных насекомых. Наблюдения за массовым размножением непарника, златогузки, монашенки и ряда видов, вредящих хвойным растениям, таких, например, как сосновая совка, сосновая пяденица, сосновый шелкопряд, показывают, что размножения этих видов обычно ограничены территориями произрастания оптимальных для их питания растений. Замечательно при этом, что очаги и области массовых размножений и других видов вредных лесных насекомых ограничены условиями произрастания оптимальных для их питания растений. Области и очаги массовых размножений обычно охватывают территории, максимально благоприятные по условиям климата для жизни этих вредных видов насекомых, которые вместе с тем обычно весьма благоприятны и для роста их пищевых растений. Пока еще не ясно в деталях, чему обязана эта связь, но, вероятно, оптимальное развитие дендрофильных листоядных насекомых возможно лишь при специфичном синхронизме в развитии растения и насекомого-потребителя и при достаточно полноценном росте питающего растения.

В связь с этим могут быть поставлены также наблюдения над массовым вымиранием непарника, монашенки, златогузки и некоторых других видов от желтухи или вершинной болезни. Известно, что массовое заболевание желтухой этих видов не происходит в условиях нормального питания. Напротив, при сильном объедании листвы, когда гусеницы вынуждены съедать жилки листьев, сильно отличные по химизму от пластинки листа и имеющие низкую рН и возобновляющиеся личинки, также глубоко отличные по химизму от нормального листа, обычно вспыхивает эпидемия желтухи. Конечно, в возникновении экологической ситуации, способствующей эпидемии желтухи, пища не является единственным фактором (Кожанчиков, 1946, в), но значительная ее роль в развитии подобных эпидемий не подлежит сомнению.

Вместе с тем существенно отметить, что часто массовые размножения насекомых наблюдаются и при необычном питании, но в новых условиях среды, отличных от нормальных для данного вида. Так, массовые размножения монашенки наблюдаются в течение последних двух столетий не в буковых лесах, где ранее монашенка имела все необходимые условия для жизни как в отношении питания, так и гидротермического режима, но в еловых лесах, ныне единственно пригодных для размножений этого вида по условиям эоклимата. Аналогичны случаи размножения непарника, некоторых видов короедов, соснового пилильщика, озимой совки и некоторых других видов насекомых при новых условиях питания, но всегда в специфичных условиях климата, также не соответствующих их нормальной среде. Особенно замечательны случаи массовых размножений насекомых на новых пищевых растениях при полной смене среды обитания. Так, австралийский желобчатый червец, в Австралии, на родине, потребитель акаций, сделался массовым видом на цитрусовых при завозе на новые территории. Филлоксера в Европе сделалась массовым видом при питании европейским виноградом, тогда как на родине, в С. Америке, на видах американских лоз она малочисленна. Непарник, завезенный в С. Америку, сделался массовым видом и размножился при питании широколиственными древесными породами, отличными от европейских. Во всех этих и подобных случаях новые или глубоко изменившиеся общие

условия жизни потребовали новых, соответствующих этим условиям форм обмена веществ, при которых оказалось полноценным и новое питание.

Заключение

Краткое изложение складывающихся ныне представлений о пищевой специализации насекомых, данное выше, характеризует ее как важный фактор эволюции насекомых. Связь насекомых с сельскохозяйственными растениями и переход их на питание с дикорастущих видов на культурные придает практическую значимость явлению пищевой специализации насекомых.

Пищевые отношения насекомых и специализация питания играли важную роль в их эволюции на протяжении всей геологической истории. Дифференцировка на отряды и серии отрядов часто носит отчетливый отпечаток приспособления к питанию. Здесь особенно отчетливы черты приспособления к овладению пищей. Так, весь комплекс хоботных насекомых иллюстрирует эволюцию приспособления ротовых органов к добычанию тканевых соков растений. Не менее отчетливы адаптивные изменения ротовых органов половой фазы насекомых с полным превращением, обнаруживающие специфичные черты приспособления к добычанию нектара, крови животных и других жидких пищевых материалов. Замечательно при этом, что сходные формы овладения пищей в каждой группе насекомых решались своими специфичными средствами. Так, высасывание соков растений и крови животных в пределах всего отряда двукрылых насекомых и близких к ним блох осуществляется при участии верхней губы, которая, полая или желобчатая, и образует основу сосальца. У чешуекрылых высасывание жидкостей в пределах всего отряда достигается измененными наружными жевательными лопастями челюстей, а у перепончатокрылых это же достигается изменением структур нижней губы. Высасывание растительных соков и крови животных клопами осуществляется при посредстве измененных нижних челюстей, которые формируют также и слюнный проток.

Характерный двойной режим питания у насекомых с полным превращением, один — в личиночной фазе и другой — в имагинальной, отражает своеобразие эволюции пищевых отношений этих насекомых. Полагают, что половая фаза голометабольных насекомых (Chen, 1943) обнаруживает более легкую приспособляемость к новым условиям питания, тогда как питание личинок более примитивно. Взаимоотношения личиночного питания с питанием имагинальной фазы едва ли столь просты, но бесспорно, что питание личинок более консервативно у основной массы насекомых.

Вместе с легко уловимыми структурными изменениями, возникающими в связи с приспособлением к овладению пищей, наблюдаются не менее важные формы физиологической специализации к использованию пищи разного химизма. Эти приспособления не выражаются обычно значительными изменениями структуры ротового или пищеварительного аппарата. Тем не менее специфичное приспособление обмена веществ и пищеварительных процессов насекомых к использованию пищи разного химизма представляет широчайше распространенное явление в пищевых отношениях насекомых.

Физиологические приспособления к новому пищевому режиму у насекомых возникают быстро, заметно быстрее, чем структурные.

Они уловимы часто в пределах сроков, измеряемых десятилетиями и даже несколькими годами. Так, прямые наблюдения показывают, что

кровавая тля, завезенная из С. Америки в Европу около полутора ста лет назад и живущая здесь на европейских яблонях без первичного пищевого растения — американского вяза, ныне потеряла способность использовать его для питания (Marchal, 1919). Несомненно существование подобных же форм у филлоксеры, которая длительно жила на европейском винограде без контакта с американскими лозами.

Наблюдения в природе над приуроченностью насекомых, принадлежащих к одному и тому же виду, к разным пищевым растениям показывают у многих видов существование особых пищевых форм. Это давно уже отмечалось (Walsh, 1864) для жуков-короедов, хотя до сих пор объекты эти не подверглись специальному исследованию (Brues, 1946; Trager, 1947). Пищевые биологические формы подробно изучались Холодковским у тлей хермесов. Из жесткокрылых ивовый листоед дает две пищевые формы в природе: одну — связанную с ивой и живущую на влажных и более холодных стациях, и другую — питающуюся березой, заселяющую молодые березняки по окраинам болот и наиболее обильную по возобновлениям березы (Кожанчиков, 1946б). Из чешуекрылых яблонная моль в природе дает несколько пищевых форм. Это же известно для малярного комара и ряда других насекомых.

Эти факты показывают, что процесс приспособления насекомых к новым условиям питания непрерывно протекает в природе. Он охватывает приспособление насекомых к новым условиям питания как в среде дикорастущей растительности, так и при использовании ими культурных сельскохозяйственных растений.

ЛИТЕРАТУРА

- Аристов М. 1925. О роли *Anthonomus pomorum* L. в периодичности плодоношения яблони. Изв. Гос. Инст. оп. агроп., 3 (5—6) : 250—257. — Васильев Е. 1912. Кормовые растения некоторых растительноядных насекомых и причины, обуславливающие их выбор. Вестн. сах. пром., 13 (41) : 431—474. — Винокуров Г. 1924. Проблема изучения приманочного метода. Изв. Сиб. ст. заш. раст., 1 (4) : 1—13. — Данилевский А. 1935. Роль питающих растений в биологии лугового мотылька. Энт. обзор., 26 : 91—110. — Зорин П. 1927. Наблюдения над жуком *Aleochara bilineata* Cyll. Защ. раст., 4 (1) : 9—12. — Келус О. 1939. О роли кормовых растений в развитии непарного шелкопряда. Зоол. журн., 18 (6) : 1010—1020. — Келпен Ф. 1870. О саранче и других вредных прямокрылых из сем. Acridodea, преимущественно по отношению к России. СПб. : 4+352. — Кожанчиков И. 1930. О расах и модификациях филлоксеры. Русск. энт. обзор., 24 : 69—77. — Кожанчиков И. 1939а. Роль химизма кормовых растений в тропиках и росте насекомых фитофагов. Зоол. журн., 18 (5) : 806—824. — Кожанчиков И. 1939б. Пищевая ценность углеводов в питании половой фазы некоторых *Holometabola*. Докл. АН СССР, 25 (9) : 803—806. — Кожанчиков И. 1941. Об условиях смены кормовых растений у дендрофильных насекомых. Зоол. журн., 20 (3) : 382—397. — Кожанчиков И. 1945. Пищевая ценность белков в росте синей мясной мухи. Энт. обзор., 28 (3—4) : 57—63. — Кожанчиков И. 1946а. О физиологических условиях пищевой специализации вредной черепашки. Изв. АН СССР, биол., (4) : 355—359. — Кожанчиков И. 1946б. Биологические формы ивового листоеда. Тр. Зоол. инст. АН СССР, 8 : 7—42. — Кожанчиков И. 1946в. Полиэдренная болезнь (желтуха) чешуекрылых насекомых и условия среды. Докл. Всес. Акад. сельскохоз. наук им. Ленина, 3/4 : 16—20. — Кожанчиков И. 1947а. К систематике родов группы *Anarta* О. в связи с данными по их экологии и географическому распространению. Энт. обзор., 29 (1—2) : 12—35. — Кожанчиков И. 1947б. Значение возрастных изменений листьев дуба в питании гусениц дубового шелкопряда. Докл. АН СССР, 57 (1) : 85—88. — Кожанчиков И. 1949. Значение сезонных изменений листьев кормовых растений в развитии непарного шелкопряда. Докл. АН СССР, 66 (6) : 1203—1206. — Кожанчиков И. 1950. Основные черты пищевой специализации азиатской саранчи. Изв. АН СССР, биол., (4) : 73—86. — Кузнецов Н. 1930. Связь географического распространения белянок с распространением их кормовых растений и с химизмом последних. Ежег. Зоол. муз. АН СССР, 31 : 49—63. — Мач Г. 1940. Видовой

состав хозяев главнейших европейских видов сколий. Вестн. зап. раст., 4 : 93—101. — Никитин И. 1913. Плодожорка по данным Полтавской с.-х. опытной станции за 1911—1912 гг. Тр. Полт. с.-х. оп. ст., 5 : 1—74. — Серенков Г., Смирнова Н. и Черных Н. 1940. Биохимические исследования кормового материала дубового шелкопряда. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., биол., 49 (3—4) : 17—28. — Старк В. 1939. Изменение ареалов лесных насекомых в связи с культурой их кормовых растений. Изв. Геогр. общ., 9 : 1326—1333. — Börner K. 1927. Über den Einfluss der Nahrung auf die Entwicklungsdauer von Pflanzenparasiten nach Untersuchungen an der Reblaus. Zeitschr. angew. Entom., 13 : 108—128. — Brues Ch. 1924. The specificity of food-plants in the evolution of phytophagous insects. Amer. Nat., 68 : 127—144. — Brues Ch. 1946. Insect dietary. Harv. Univ. Press: 1—466. — Chen S. 1943. The retention of ancestral food-habits in the larval stage of difformitrophic insects. Sinensia, 14 : 29—32. — Heikertinger F. 1924. Resultate fünfzehnjähriger Untersuchungen über die Nahrungspflanzen einheimischer Halticinen. Entom. Blätt., 20 (4) : 214—224. — Marchal P. 1919. Le cycle évolutive du Puceron lanigère du pommier (*Eriosoma lanigera* Haus.) C. R. Acad. Sci., Paris, 169 : 211—216. — Trager W. 1947. Insect nutrition. Biol. Rev., 22 (2) : 148—178. — Titchak E. 1926. Untersuchungen über das Wachstum, den Nahrungsverbrauch und Eierzeugung. 2. *Tineola biselliella*. Zeitschr. wiss. Zool., 128 : 509—569. — Titchak E. 1931. Keratinverdauung bei steriler Mottenaufzucht. Zool. Anz., 93 : 4—6. — Verschaffelt E. 1911. The cause determining the selection of food in some herbivorous insects. Proc. K. Acad. Wetensch. Amsterdam, Sect. Sci., 13 : 536—542. — Walsh D. 1864. On phytophagic varieties and phytophagous species. Proc. Entom. Soc. Philad., 3 : 403—430.

Зоологический институт
Академии Наук СССР,
Ленинград