

Б. М. Чумакова-Сафронович

ВЛИЯНИЕ ПИТАНИЯ НА СОЗРЕВАНИЕ НАСЕКОМЫХ

Ранее выяснено, что хищные насекомые *Symphorobius amicus* Naw. и *Cryptolaemus montrouzieri* Muls. созревают в основном за счет питания в имагинальной фазе: их личиночные резервы сколько-нибудь существенной роли в этом процессе не играют (Чумакова-Сафронович, 1949). Упомянутые виды ведут хищный образ жизни во всех питающихся фазах и усваивают белковые вещества как в личиночной, так и во взрослой фазах. Иной характер питания у паразитических ос сколий (*Scoliidae*). Сколии питаются нектаром цветов, пищей по своему характеру чисто углеводной. Личинки их паразитируют на личинках хрущей и, следовательно, только одна личиночная фаза питается полноценными, богатыми высококачественными белковыми веществами. Изучение хода созревания и реализации плодовитости у насекомых с подобным широко распространенным типом питания важно как с теоретической, так и с практической точки зрения. Практический интерес возник в связи с разработкой биологического метода борьбы с хрущами с помощью сколий (Старк, 1939, 1940).

Материал и методика

Экспериментальному изучению питания и плодовитости подверглись *Scolia dejeani* Lind., *S. hirta* Schrank, *S. quadripunctata* F., *S. haemorrhoidalis* F., *Campsomeris sexmaculata* Lind. и *Tiphia femorata* F. Опыты проводились как со сколиями, выловленными в природе, так и с выведенными в лаборатории по следующей методике. В начале массового лёта сколий в природе или лаборатории вылавливались самки. Одна часть их вскрывалась для определения потенциальной плодовитости, а другая часть оставлялась для яйцекладки. Самки совместно с самцами содержались днем в общих садках, а на ночь переносились парами — самец и самка — в батарейные стаканы для яйцекладки. Стаканы наполнялись примерно до половины увлажненной почвой. На дно помещались личинки хрущей или других пластинчатоусых жуков, в зависимости от вида сколий. Плодовитость каждой самки учитывалась индивидуально, для чего все опытные самки метились надрезкой кончиков крыльев. Питались сколии с кормушек, в которых ежедневно менялся корм. Для откладки яиц сколиями предлагались следующие личинки хозяев: для *Scolia quadripunctata* F. — личинки 2-й стадии *Oxythorea funesta* Poda, *Epicometis hirta* Poda, *Cetonia aurata* L., *Liocola lugubris* Hbst., *Potosia speciosissima* Sc. и личинки жуков *Anisoplia* sp.; для *Scolia hirta* Schrank — личинки 3-й стадии *Liocola lugubris* Hbst.; для *Scolia dejeani* Lind. — личинки 3-й стадии *Liocola lugubris* Hbst., *Polyphylla fullo* L., *Potosia speciosissima* Sc.; для *Campsomeris sexmaculata* Lindl. — личинки 3-й стадии

Polyphylla fullo L. Предварительными опытами было установлено, что оптимальной температурой для питания сколий является 25°, для яйцекладки 30°. Температура в опытах регулировалась контактными термометрами. Относительная влажность воздуха в опытах колебалась в пределах 70—80%. Опыты проводились частью в Ленинграде, частью в с. Хреновом Воронежской области. Фиксировались сколии жидкостью Буэн в течение 12 часов. Окраска препаратов производилась железным гематоксилином по Гейденгайну.

Результаты исследований

В результате (более 300) вскрытий только что отродившихся самок разных видов сколий было установлено, что их потенциальная плодовитость невелика. Это обусловлено высокоразвитым инстинктом заботы о потомстве. В табл. 1 приведены результаты подсчетов потенциальной плодовитости 5 видов сколий и одновременно экспериментальные данные по их фактической плодовитости.

Т а б л и ц а 1

Сравнительная плодовитость сколий

Виды	Потенциальная плодовитость			Фактическая плодовитость		
	максимальная	минимальная	средняя	максимальная	минимальная	средняя
<i>Scolia quadripunctata</i> F.	33	14	20,0	7	1	3,0
<i>Sc. hirta</i> Schrank	38	22	30,5	45	16	22,5
<i>Sc. defeani</i> Lind.	51	21	38,0	25	7	12,0
<i>Campsomeris sexmaculata</i> Lind.	38	19	24,0	7	1	4,0
<i>Tiphia femorata</i> F.	57	30	41,0	Не испытывалась		

Максимальная потенциальная плодовитость тифии равна 57 яйцам, а сколии — 51 яйцу. Средняя плодовитость сколий не превышает 38 яиц (*Sc. defeani* Lind.). Фактическая яйцепродукция сколий в большинстве случаев во много раз меньше их средней потенциальной плодовитости. Так, для желтоголовой сколии (*Sc. defeani* Lind.) она составляет в среднем всего 12 яиц; *Sc. quadripunctata* F. и *Campsomeris sexmaculata* Lind. откладывают единичные яйца. Лишь у *Scolia hirta* Schrank средняя фактическая плодовитость не намного меньше потенциальной. Однако этот вид не представляет практического интереса, ибо паразитирует на безвредных бронзовках. Наиболее перспективным видом в смысле уничтожения хрущей является желтоголовая сколия, преимущественно паразитирующая на мраморном хруще. Низкая плодовитость этого вида являлась препятствием для его массового лабораторного размножения. Поэтому все дальнейшие исследования были направлены на повышение фактической плодовитости преимущественно этого вида.

Потенциальная плодовитость желтоголовой сколии обусловлена наследственными особенностями и закреплена в потомстве. Низкая же фактическая плодовитость является, повидимому, результатом неблагоприятных условий существования, в частности питания. Для выяснения влияния различного питания на плодовитость желтоголовой сколии при лабо-

раторном воспитании взамен нектара были использованы раствор сахара, глюкозы и чистый мед. В каждом варианте опыта было взято по 10 пар выведенных в лаборатории ос. Полученные данные приведены в табл. 2.

Т а б л и ц а 2

Плодовитость желтоголовой сколии (*Scolia dejeani* Lind.) при различном углеводном питании в имагинальной фазе

Пища	Среднее количество отложенных яиц	Средняя продолжительность жизни (в днях)	Среднее количество яиц, обнаруженных после смерти	Жировое тело
Мед	11.0 (14—3)	20.7 (31—6)	21.3 (27—16)	Мало
Сахар	12.7 (18—0)	22.6 (30—15)	31.0 (49—17)	Нет
Глюкоза	12.6 (17—9)	23.6 (33—19)	29.0 (36—16)	

В этих, как и во всех нижеследующих опытах, все погибшие самки вскрывались. При вскрытии учитывались количество сформированных и неотложенных яиц и количество жирового тела по шкале: «много», «мало», «нет».

При питании медом, сахаром и глюкозой существенной разницы как в количестве отложенных яиц, так и в длительности жизни сколии не наблюдается. В этом отношении испытанные вещества равноценны. Повторный опыт с выловленными в природе самками подтвердил первоначальные результаты (табл. 3).

Т а б л и ц а 3

Плодовитость выловленных в природе самок желтоголовой сколии (*Scolia dejeani* Lind.) при питании сахаром или медом

Пища	Среднее количество отложенных яиц	Средняя продолжительность жизни (в днях)	Среднее количество яиц, обнаруженных при вскрытии	Примечание
Мед	9.7 (13—2)	18.3 (25—5)	22.7 (31—17)	Жирового тела мало, или нет совсем
Сахар	8.8 (11—6)	15.4 (25—10)	25.2 (32—17)	

Добавление к обычной углеводной пище сколий белковых веществ в виде муки, дрожжей, перги не влечет за собою каких-либо изменений в первоначальной низкой фактической плодовитости паразита. Это можно видеть из результатов опытов, приведенных в табл. 4; по каждому виду пищи было испытано по 30 пар насекомых при двукратной повторности.

Взрослые сколии не нуждаются в белковом питании: присутствие в пище белковых веществ не оказывает никакого влияния на плодовитость сколий.

Проведенными вскрытиями самок, погибших в опыте, и самок, только отродившихся и не приступивших еще к откладке, установлено, что у по-

Плодовитость желтоголовой сколии (*Scolia dejeani* Lind.) при подмешивании к углеводной диете белковых веществ

Пища	Количество отложенных яиц		
	среднее	максимальное	минимальное
Сахар	11.0	19	2
Сахар + мука	10.8	18	0
Сахар + дрожжи	12.3	20	2
Сахар + перга	11.9	15	2

следних в момент вылета имеется наибольшее количество жирового тела. У самок же, отложивших 10—12 яиц, жировое тело отсутствует вовсе или имеется в ничтожном количестве. Тот факт, что самки желтоголовой сколии вылетают из кокона с развитым жировым телом и, отложив всего 10—12 яиц, гибнут с полностью или почти полностью израсходованными резервными питательными веществами, заставляет предполагать, что причину недостаточной фактической плодовитости паразита следует искать не на взрослой фазе, на которой все процессы формирования и накопления резервов у него уже закончены, а на фазе личинки, где все эти процессы осуществляются.

Личинки желтоголовой сколии паразитируют на нескольких видах хозяев. Кроме личинок мраморного хруща, желтоголовая сколия нападает на личинок восточного майского (*Melolontha hippocastani* F.) и серого волосатого (*Anoxia pilosa* L.) хрущей, мраморной (*Liocola lugubris* Hbst.) и обыкновенной (*Cetonia aurata* L.) бронзовок, на личинок потозии (*Potosia speciosissima* Sc.) и носорога (*Oryctes nasicornis* L.).

При разведении паразита в лаборатории основным хозяином желтоголовой сколии служили личинки мраморной бронзовки, питающиеся в природе и в лаборатории опавшими листьями и другими растительными остатками. Важно было выяснить, как отразится на плодовитости желтоголовой сколии разная упитанность одного и того же хозяина, а также смена видов хозяина. Для первой части опытов были взяты личинки бронзовки *Liocola lugubris* F. Различная их упитанность достигалась тем, что выведенные из яйца они воспитывались на различных пищевых рационах: на листьях 2-го года, пролежавших в земле, на обычных опавших и перепревших листьях, на дубовой трухе, на фильтровальной бумаге и на перепревшем конском навозе. В каждый опыт было взято по 100 свежевылупившихся личинок бронзовок. После окончания питания у них было определено количество жира. Определение проводилось в аширате Сокслета.

Все личинки, питавшиеся трухой, погибли, не перелиняв даже во 2-ю стадию; питание фильтровальной бумагой приводило личинок к гибели на 5—7-й день. На остальных видах пищи бронзовки благополучно достигали 3-й стадии, накапливали жир и в таком же виде шли на заражение сколиям. Часть личинок, питавшихся навозом, после перехода в 3-ю стадию больше не подкармливалась, а сразу предлагалась для заражения. Имея крупные размеры и являясь пригодными для заражения, эти личинки были почти полностью лишены жирового тела. Отродившиеся из всех личи-

нок самки желтоголовой сколии испытывались на плодовитость по обычной методике (табл. 5).

Т а б л и ц а 5

Плодовитость желтоголовой сколии (*Scolia dejeani* Lind.) в зависимости от степени упитанности хозяина — мраморной бронзовки (*Liocola lugubris* F.)

Корм, на котором воспитывались личинки бронзовок	Количество жира у личинки бронзовок (в процентах к абсо- лютно-сухому весу)	Средний вес кокона паразита (в граммах)	Соотношение полов				Средняя плодовитость паразита	Средняя продолжи- тельность жизни пара- зита (в днях)
			всего вышло		в процен- тах			
			♀	♂	♀	♂		
Навоз (перепревший, конский)	9.6	0.479	18	18	50.0	50.0	20.5 (29—12)	27.7 (36—21)
Опавшие одногодичные листья	8.5	0.356	10	21	32.2	67.8	10.7 (21—3)	24.4 (30—18)
Опавшие двухгодичные листья	6.3	0.333	12	26	31.5	68.5	7.4 (10—1)	20.6 (27—11)
Навоз (голодная диета)	3.89	0.360	4	42	8.7	91.3	8.7 (11—2)	20.1 (29—9)

Личинки бронзовок достигают наибольшей упитанности на пище, богатой органическими веществами (навоз); в остальных случаях упитанность их значительно меньше. Личинки бронзовок, питающиеся перепревшим навозом, имеют хорошо развитое жировое тело с крупными тесно примыкающими друг к другу клетками. Внутри клеток лежит большое количество плотных интенсивно окрашенных жиробелковых гранул (рис. 1, а). Клетки жирового тела бронзовки, питающейся одногодичной опавшей листвой, наполнены незначительным количеством светлоокрашенных жиробелковых гранул и бедны резервами (рис. 1, б). Жировое тело бронзовки, питающейся дубовой трухой, лишено каких бы то ни было питательных включений (рис. 1, в).

Плодовитость самок сколий, личинки которых паразитировали на бронзовках, питавшихся навозом, в два раза выше, чем на бронзовках, питавшихся одногодичными перепревшими листьями, не говоря уже о других родах пищи. Параллельно меняется вес кокона паразита. Таким образом, все испытанные виды пищи, кроме перепревшего навоза, не пригодны для разведения бронзовок, так как развивающиеся на них самки паразита имеют пониженную половую продукцию. У сколий, развивавшихся на бронзовках, питавшихся навозом, соотношение полов было равным 1 : 1. При остальных видах пищи количество самцов значительно превосходило количество самок, доходя до 90% на личинках бронзовок, не питавшихся в 3-й стадии. Для практических целей увеличение количества самок в популяции является положительным моментом, косвенным образом увеличивающим яйцепродукцию популяции.

Гистологический анализ состояния жирового тела личинки сколии, закончившей питание бронзовкой (воспитанной на обычных перепревших листьях), показывает, что ее жировые клетки лишь частично заполнены

жировыми включениями, в клетках много свободного пространства, занятого протоплазмой, ядра хорошо заметны. При этом собственно жировых клеток мало. Жировые вакуоли имеют вид крупных округлых и продолговатых капель (рис. 2, а). Это говорит о недостаточно благоприятных

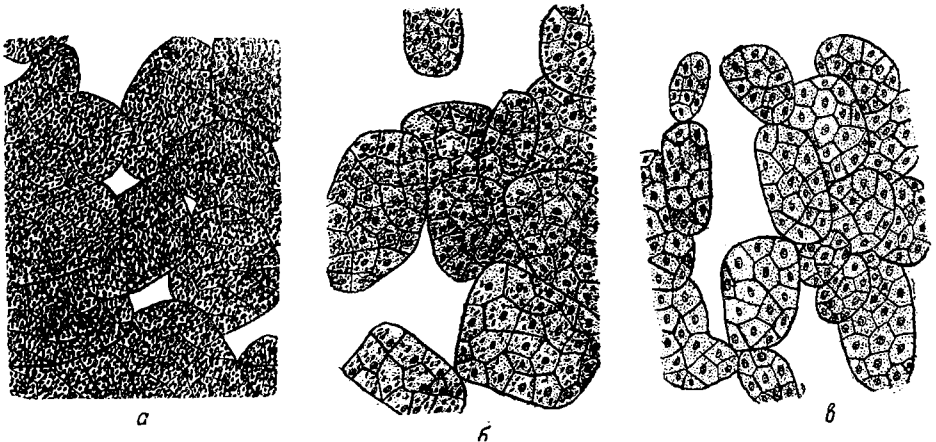


Рис. 1. Состояние жирового тела личинки мраморной бронзовки (*Liocola lugubris* Hbst.) при различном питании.

а — на перепревшем конском навозе; б — на опавших листьях; в — на дубовой трухе.

условиях питания личинки паразита. В куколочной фазе сколий в процессе гистолиза и гистогенеза образуется новая жировая ткань, характеризующаяся присутствием белка в виде жиробелковых гранул. Точно

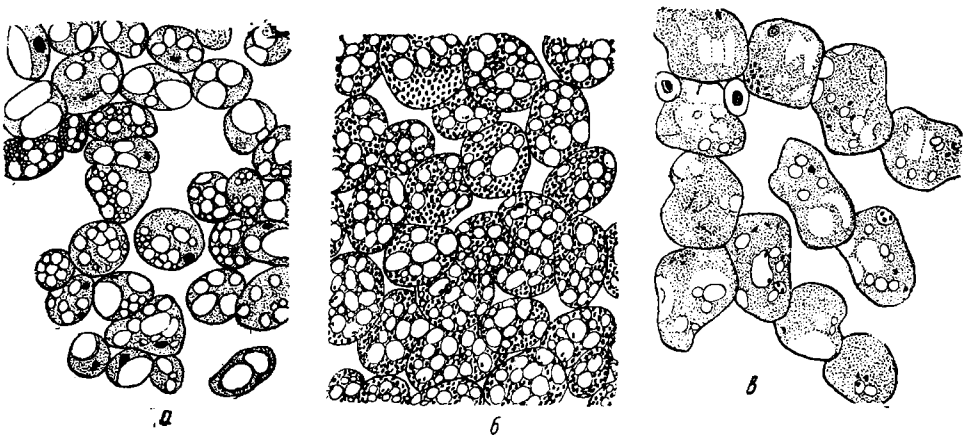


Рис. 2. Состояние живого тела самки желтоголовой сколии (*Scolia dejeani* Lind.) при паразитировании на мраморной бронзовке (*Liocola lugubris* Hbst.), воспитанной на перепревших листьях.

а — перед окукливанием; б — накануне выхода из кокона; в — после откладки 10—12 яиц.

такая же картина наблюдается и у бабочек (Ларченко, 1936, 1937а, 1937б, 1940а, 1940б).

Гистологическая картина живого тела самки сколии накануне отрождения изображена на рис. 2,б. Исследования показали, что желткообразование и созревание яиц у сколий начинается в куколочной фазе. Поэтому самки сколий перед отрождением часть запасных питательных

веществ уже израсходовали, о чем свидетельствуют многочисленные вакуоли внутри клеток жирового тела (рис. 3). Жировая ткань рыхла и неизрасходованных гранул в ней имеется лишь небольшое количество. Жировое тело таких самок после откладки 8—10 яиц полностью истощается. В жировых клетках почти не имеется отложений и жиробелковых гранул остается ничтожное количество (рис. 2, в).

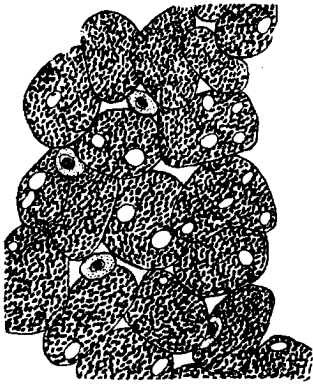


Рис. 3. Жировое тело самки желтоголовой сколии (*Scolia dejeani* Lind.) перед выходом из кокона при паразитировании на потозии (*Potosia speciosissima* S.C.).

На основании проведенных экспериментов и гистологического анализа можно считать выясненным, что неполная реализация потенциальной плодовитости сколий зависит в значительной мере от недостаточной упитанности хозяина, на котором паразитируют их личинки. С повышением упитанности хозяина яйцепродукция паразита увеличивается.

Следует предположить, что воспитание личинок сколий на различных видах хозяев даст примерно такую же зависимость, ибо разные хозяева будут иметь разную питательную ценность вследствие своей неоднородности. В опыте (табл. 6) желтоголовым сколиям предлагались для яйцекладки личинки 3-й стадии трех различных хозяев: потозии, мраморного хруща и мраморной бронзовки. Все личинки хозяев были собраны в природе в период массового лёта и яйцекладки сколий.

Средняя плодовитость самок желтоголовой сколии, личинки которой паразитировали на очень крупной потозии, с большим количеством жирового тела, обнаруженного при вскрытиях, значительно превосходит пло-

Т а б л и ц а 6

Влияние на последующую плодовитость имагинальной фазы желтоголовой сколии (*Scolia dejeani* Lind.) воспитания личинок на различных видах хозяев

Виды хозяев	Средний вес кокона сколий (в граммах)	Всего отродилось				Средняя плодовитость	Средняя продолжи- тельность жизни (в днях)
		самцов		самок			
		Абсолютное количество	%	Абсолютное количество	%		
Потозия (<i>Potosia speciosissima</i> S.C.)	0.500	23	27.3	46	72.7	17.5 (21—14)	24.4
Мраморный хрущ (<i>Polyphylla fullo</i> L.)	0.451	68	61.2	24	38.8	12.1 (15—6)	22.7
Мраморная бронзовка (<i>Liocola lugubris</i> Hbst.)	0.394	15	65.1	8	34.9	9.9 (10—0)	22.7

витость на двух других видах хозяев. В этом опыте также наблюдается увеличение процента отродившихся самок в связи с увеличением упитанности хозяина. Состояние жирового тела сколий, развивавшихся на потозии (рис. 3), характеризуется значительно большим количеством жиробелковых гранул, их интенсивной темной окраской и плотностью самой ткани, резко отличаясь от состояния жирового тела сколий, развивавшихся на мраморной бронзовке (рис. 2, б). Все это отличает особей паразита с повышенной фактической плодовитостью.

Таким образом, созревание яиц у желтоголовой сколии осуществляется за счет расходования жировых и белковых резервов, накопленных личиночной фазой. Чем больше этих резервов, тем выше фактическая плодовитость. Углеводное питание половозрелой фазы является также необходимым, но оно является лишь средством для поддержания индивидуальной жизни сколии и на процессы созревания и откладки яиц влияния не оказывает.

Практический вывод из приведенных материалов заключается в том, что повышения фактической плодовитости желтоголовой сколии в 1.5—2 раза можно достигнуть выращиванием личинок паразита на личинках мраморной бронзовки, воспитуемых вместо опавших листьев на перепревшем навозе, или на личинках бронзовки потозии, более упитанной и крупной, чем личинки мраморной бронзовки.

Обсуждение результатов

Влияние питания на созревание и плодовитость относительно подробно известно для растительноядных насекомых. Среди них, также и среди паразитических насекомых, широко распространенным типом питания является такой, при котором состав пищи взрослых особей отличается от состава пищи их личинок отсутствием белковых или азотистых веществ. Типичным примером являются бабочки.

Гусеницы бабочек питаются, главным образом, вегетативными частями растений и их производными, находя в последних все вещества, необходимые для роста и развития. Бабочки же питаются одними углеводами — нектаром цветов.

Рядом исследований установлено, что бабочки, имеющие одинаковое дополнительное питание, но различно питавшиеся в фазе гусеницы, дают различную плодовитость. Чем больше степень голодания гусеницы, тем меньше плодовитость бабочек. Такие факты известны для лугового мотылька (Скобло, 1933, 1935а, 1935б; Штейнберг, 1932, 1935), озимой совки (Кожанчиков, Михайлова, Ржегицкая и Володина, 1936; Скобло, 1937; Кожанчиков, 1937), кольчатого шелкопряда (Щербиновский, 1929), тутового шелкопряда (Платова, 1928), платяной моли (Titschak, 1926), медведицы (Hoffmann, 1934), восковой моли (Емчук, 1937), непарного шелкопряда (Левитт, 1935; Трейман, 1937), монашенки, сосновой совки, мельничной огневки (Norris, 1934) и для ряда других.

Не меньшее значение, чем количество, имеет и качество пищи гусениц. Плодовитость бабочек поднимается до максимума или падает до минимума в зависимости от того, какими растениями питались их гусеницы. При развитии на неблагоприятных растениях наблюдается увеличение смертности по мере роста, а у выживших особей снижается плодовитость и, наоборот, оптимальные растения способствуют увеличению выживаемости и плодовитости (Поярков, 1929; Штейнберг, 1932, 1935; Синницкий и Ратнер, 1934; Данилевский, 1935; Кожанчиков, 1937; Румянцев, 1939; Sattler, 1939).

Ларченко (1936, 1937а, 1937б, 1940а, 1940б) установила, что, в зависимости от нормального или недостаточного питания, у гусениц накапливается различное количество питательных запасов, превращающихся в куколочной фазе в жиробелковые гранулы. На созревание яиц расходуется содержимое этих гранул, и так как их новообразования у имагинальной фазы не происходит, то количество питательных веществ, накопленных личинкой, определяет будущую плодовитость бабочек.

Существует прямая связь между степенью развития гонады и количеством питательных резервов у бабочек в момент вылета. Бабочки, вылетающие из куколок незрелыми, как, например, капустная белянка, луговой мотылек, имеют в день вылета максимальное количество жирового тела, питательные вещества которого постепенно уменьшаются по мере развития половой железы (Брянцев, 1925; Скобло, 1935а, 1935б). Наоборот, бабочки, выходящие из куколок вполне зрелыми, совершенно лишены жирового тела уже в момент вылета (Федотов, 1945).

Не менее распространен и другой тип питания, при котором белковые вещества входят в рацион не только личиночной, но и половозрелой фазы. К этой группе из высших насекомых принадлежит большинство жуков, часть перепончатокрылых, двукрылых и некоторые другие; из насекомых с неполным превращением сюда можно включить большинство отрядов (Orthoptera, Hemiptera, Homoptera и др.).

Опыты над имагинальным питанием медоносных пчел, характеризующихся вторым типом питания, показали, что яичники пчелиных маток достигают мощного развития только в результате усиленного потребления в период червления пищи, очень богатой белком. Точно также яичники рабочих пчел начинают функционировать лишь при добавлении к их обычной углеводной пище белковых веществ. Таким образом, у пчел наличие белка в пище имагинальной фазы обуславливает созревание яичников.

По существу такое же явление должно иметь место у муравьев (Ежиков, 1929) и у термитов (Якобсон, 1913) с дифференцированным питанием яйцекладущих и рабочих особей. Дополнительное и возобновительное питание короедов древесиной и корой побегов является необходимым условием для созревания большинства видов, без чего они не могут приступить к размножению (Холодковский, 1909; Руднев, 1926; Грезе, 1926). По нашим данным, щелкуны *Agriotes obscurus* L. и *A. lineatus* L. также не созревают без предварительного дополнительного белкового питания. Дербенева-Ухова (1935), вскрывая и анализируя яичники мух, содержащихся на разной диете, установила, что только добавление белка к углеводной пище вызывает рост, развитие и нормальное созревание яичников. Жуки свекловичного долгоносика созревают лишь после дополнительного полноценного питания всходами свеклы. Самки гороховой зерновки созревают также лишь после дополнительного питания во взрослой фазе пылью гороха и некоторых других бобовых (Васильев, 1941), и т. д.

Хищные и паразитические насекомые в отношении групп питания также не представляют исключения. Оводы при афагии взрослой фазы развивают за счет ранее накопленных резервов свыше 600 личинок (Порчинский, 1913). Слепни же, хищничающие в фазе личинки и сосущие кровь животных во взрослой фазе, без кровососания не созревают и яиц не откладывают (Олсуфьев, 1940). То же самое установлено для мошек (Рубцов, 1936) и комаров (Беклемишев, 1944). У мухи-жигалки нормальное созревание и яйцекладка протекают только при питании имагинальной фазы кровью коров и лошадей (Glaser, 1923). Известно, что у раз-

личных групп комаров переход к хищному образу жизни личинок связан с нектарным питанием взрослых особей и, наоборот, кровососание самок обусловлено переходом на растительноядность их личинок. Все это является следствием потребности у комаров в высококачественном белке, необходимом для созревания (Мончадский, 1937). Жуки *Aleochara bilineata* Gull., личинки которых паразитируют в ложнококонах капустной мухи, а взрослые хищничают за счет личинок последней, созревают после питания имагинальной фазы (Зорин, 1927). Из важнейшего значения белковых веществ для созревания насекомых с неизбежностью вытекает обязательное содержание их в пищевом рационе. Это подтверждается рядом фактов. Яблочная плодожорка и рябиновая моль внедряются в семенную коробочку плода и выедают зерна. Это можно рассматривать как стремление покрыть дефицит белка в результате питания мякотью плода, богатой углеводами, но бедной белками. Опыты Успенской (1936) с плодожоркой подтверждают это предположение. Для сосущих насекомых белковые вещества являются главным источником питания. Значительная часть углеводов при прохождении через кишечник не усваивается и выделяется наружу. Доказано также, что плодовитость тлей, червецов и трипсов возрастает при увеличении содержания азотистых веществ в соках растений.

Из приведенных фактов видно, какая тесная связь существует между созреванием насекомых и их белковым питанием. Ясно вырисовывается следующее обобщение.

1. Насекомые, имагинальная фаза которых приспособлена к усвоению только углеводной пищи, созревают за счет питательных резервов, в том числе и белковых, накопленных личинкой. Питание имагинальной фазы является дополнением, но не всегда обязательным, к основному личиночному питанию.

2. Насекомые, имагинальная фаза которых приспособлена к усвоению белковой или азотистой пищи, созревают за счет непосредственного ее потребления. У них питание личиночной фазы является первоначальным и требует полноценного белкового питания взрослых особей.

Первый тип питания и созревания является, повидимому, более совершенным, чем второй. Из числа трех подотделов Neoptera, согласно классификации Мартынова (1938), второй тип питания и созревания характерен для более примитивных Polyneoptera и Paraneoptera. Так, например, саранча созревает после длительного периода питания имагинальной фазы (Поспелов, 1925). Тараканы (*Blattella germanica* L. и *Periplaneta americana* L.) всеядны как в личиночной, так и в имагинальной фазах, и яйцекладка у них начинается после дополнительного питания (Wille, 1920). Доказано, что яичники у некоторых прямокрылых становятся способными к усвоению питательных веществ только с превращением этих насекомых в имагинальную фазу (Иванов и Мещерская, 1935). Черепашка и другие хлебные клопы после окрыления длительно питаются, зимуют и снова питаются весной и лишь после этого приступают к яйцекладке. По данным Тепляковой (1947), вредная черепашка также созревает лишь весной следующего года.

В отделе Palaoptera второй способ питания и созревания характерен для стрекоз. Стрекозы, хищничающие в личиночной и половозрелой фазах, вылетают из воды с неразвитой гонадой и созревают после питания имагинальной фазы (Якобсон и Бианки, 1905). Вообще, как правило, у Hemimetabola состав пищи взрослой особи не отличается от состава пищи преимагинальных фаз и всегда содержит белковые вещества. Насколько можно судить по имеющимся в литературе скудным данным,

созревание обусловлено именно питанием половозрелой фазы. Можно допустить, что указанный тип питания и созревания является первоначальным и исходным для всех насекомых. Он до последнего времени сохранился без изменений в основном у более примитивных групп насекомых, хотя и для них не исключена возможность разграничения функций ювенальных и дефинитивных фаз (поденки и веснянки).

У *Oligoneoptera* (*Holometabola*) наблюдается иная картина.

Почти все представители отряда бабочек приспособились к созреванию за счет питания только одной личиночной фазы. Специализация зашла здесь так далеко, что в некоторых семействах имагинальная фаза вообще не питается. Все остальные отряды высших насекомых стоят как бы на разных ступенях развития процесса превращения одной личиночной фазы в «фазу питания» и накопления пластических веществ.

По типу питания к бабочкам примыкают близко стоящие к ним ручейники. Двукрылые, а особенно перепончатокрылые, по количеству видов, питающихся нектаром, также стоят близко к бабочкам. Значительно меньше таких видов у жесткокрылых. Однако и среди них есть случаи полной афагии взрослой фазы (например заболонники). Еще меньше подобных примеров у облигатных хищников — сетчатокрылых, скорпионовых мух, верблюдок и других. Но и у тех *Holometabola*, которые сохранили первичный тип питания и созревания, питание личиночной фазы все же до некоторой степени отражается на плодовитости самок. Так, у симферобиуса питание молодых фаз яйцами червеца Комстока уменьшает яйцепродукцию самок сравнительно с контролем. У криптолемуса это снижение еще более заметно. Питание личинок симферобиуса личинками червеца имеет тенденцию повышать половую продукцию хищника; то же самое наблюдается и у криптолемуса.

Известны примеры, правда, сравнительно редкие, когда созревание насекомых идет в равной мере и за счет личиночных резервов, и за счет питания имагинальной фазы. По данным Маркович (1941), у самок *Anopheles bifurcatus* L. (в отличие от других видов этого рода) первая партия яиц созревает автогенно, без принятия крови, за счет личиночных резервов. Созревание следующей партии яиц без принятия крови невозможно. Обыкновенный комар *Culex pipiens* L. представлен двумя формами, отличающимися, кроме биологических и морфологических особенностей, типом созревания. *Culex pipiens pipiens* L. требует для созревания крови, а *Culex pipiens modestus* Fic. может откладывать яйца без питания кровью, хотя он охотно нападает на людей и птиц (Jobling, 1938). Среди других видов кровососущих комаров, кроме *Culex pipiens* L., к созреванию без кровососания, за счет питания на фазе личинки, способны *Stegomyia scutellaris* Walker, *Aedes concolor* Taylor, *Theobaldia subochrea* Edw. (Маркович, 1941).

Следовательно, наряду с установлением двух основных типов созревания современных насекомых существует еще третий — переходный тип, доказанный на примере комаров. Такие переходные формы несомненно существуют и у других насекомых, однако для них этот вопрос менее разработан.

Характерной особенностью этих форм является тенденция к переходу от созревания за счет питания имагинальной фазы насекомого к созреванию за счет питания в фазе личинки, а не наоборот. Так, у *Culex pipiens* L. выделяется форма, способная к нормальному развитию личинок без кровососания; одновременно факультативное кровососание, хотя бы у некоторых поколений, все же сохраняется. У *Anopheles bifurcatus* L. процесс перехода от кровососания к нектарному питанию нахо-

дится на более ранней ступени, так как одна и та же самка для созревания первой и последующей партии яиц требует личиночных резервов и кровососания имагинальной фазы. У большинства других кровососущих комаров ни одна кладка самок не происходит без питания кровью.

Смещение функции основного питания с половозрелой фазы на фазу личинки является для вида биологически более выгодным, ибо освобожденная от функции питания взрослая фаза более совершенно выполняет основную функцию размножения. На личинку же в связи с этим ложится дополнительная функция — накопления резервов для созревания и в конечном итоге даже функция поддержания жизни взрослой особи. Существование среди групп насекомых с первичным типом питания и созревания (относящихся к растительноядным, хищным и паразитическим видам) форм с афагией взрослой фазы или с одним углеводным питанием, а также наличие в настоящее время переходных форм от первичного типа питания и созревания к вторичному, указывает на то, что эволюция и этих видов может идти (а в некоторых случаях идет сейчас) в направлении превращения взрослой фазы только в фазу размножения и расселения.

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В. Н. 1944. Экология малярийного комара. М., Медгиз: 1—299. — Б р я н ц е в Б. А. 1925. К биологии капустной белянки *Pieris brassicae* L. в Ленинградской губернии. Защита раст. от вред., II, 3—4: 237—241. — В а с и л ь е в И. В., 1941. Гороховая зерновка (*Bruchus pisorum* L.). Вестн. зап. раст., I: 27—35. — Г р е з е Н. С. 1926. К вопросу о возобновительном питании у малого соснового лубоеда (*Blastophagus minor* Hering). Тр. по лесн. оп. делу Украины, 5: 3—31. — Д а н и л е в с к и й А. С. 1935. Роль питающих растений в биологии лугового мотылька. Энт. обзор., XXVI, 1—4: 91—110. — Д е р б е н е в а - У х о в а В. П. 1935. Влияние питания имаго на развитие личинок *Musca domestica* L. Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, IV, 5: 394—403. — Е ж и к о в И. И. 1929. К сравнительной экологии общественных насекомых. Тр. отд. экол. Гос. Тимир. н.-иссл. инст., (I), IV, 3: 1—112. — Е м ч у к Е. М. 1937. Про варіювання плідності великого воскового молю (*Galleria melonella* L.). Тр. Инст. зоол. та екол. АН УССР, IX: 157—167. — З о р и н П. В. 1927. Наблюдение над жуком *Aleochara bilineata* Gull. Защита раст. от вред., 4, 1: 9—12. — И в а н о в П. и К. М е щ е р с к а я. 1935. Физиологические отличия половозрелых личинок насекомых от неполовозрелых и циклические изменения их свойств. Арх. биол. наук, XXXVII, 3: 757—785. — К о ж а н ч и к о в И. В. 1937. Плодовитость чешуекрылых в зависимости от экологических условий. Зоол. журн., XVI, 4: 643—663. — К о ж а н ч и к о в И. В., Т. М и х а й л о в а, Ю. Р ж е г и ц к а я и Г. В о л о д и н а. 1936. Влияние питающего растения на развитие гусениц озимой совки. Итоги н.-иссл. раб. Всес. Инст. зап. раст. за 1935 г.: 51—52. — Л а р ч е н к о К. И. 1936. Влияние температуры и влажности на развитие жирового тела у лугового мотылька и его роль в формировании половых продуктов. Итоги н.-иссл. раб. Инст. зап. раст. за 1935 г.: 58—59. — Л а р ч е н к о К. И. 1937а. Анатомо-гистологические исследования процесса созревания и плодовитости лугового мотылька. Итоги н.-иссл. раб. Инст. зап. раст. за 1936 г., II: 313—318. — Л а р ч е н к о К. И. 1937б. Цикл развития жирового тела лугового мотылька и озимой совки и его связь с соревнованием и плодовитостью. Энт. обзор., XXVII, 1—2: 29—75. — Л а р ч е н к о К. И. 1940а. Эколого-гистологическое исследование плодовитости лугового мотылька. Зоол. журн., XIX, 6: 842—859. — Л а р ч е н к о К. И. 1940б. Специализация клеток крови насекомых как экологическая основа их развития и размножения. Вестн. зап. раст., 4: 23—32. — Л е в и т т М. 1935. Змінність лялечок та плідність метеликів прядки-недопарки (*Porthetria dispar*). Збірн. праць Сект. екол. наземн. твар. Інст. зоол. і біол. АН УССР, 2: 135—170. — М а р к о в и ч Н. Я. 1941. Новые данные по биологии *Anopheles bifurcatus* L. Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, X, 1: 9—24. — М а р т ы н о в А. В. 1938. Очерки геологической истории и филогении отрядов насекомых, ч. I, Тр. Палеонт. инст., VII, 4: 7—142. — М о н ч а д с к и й А. С. 1937. Эволюция личинок и ее связь с эволюцией взрослых комаров в пределах сем. Culici ae. Изв. АН СССР, сер. биол., 4: 1329—1351. — О л с у ф ь е в Н. Г. 1940. Двойственный характер питания и половой цикл у самок слепней (*Dir-*

tera, Tabanidae). Зоол. журн., XIX, 3 : 445—455. — Платова А. Д. 1928. Влияние питания и темноты на плодовитость бабочек *Bombyx mori* L. Тр. Центр. шелководн. ст. РСФСР, III, 1—4 : 9—33. — Поспелов В. П. 1925. Физиологическая теория перелета саранч. Защ. раст. от вред., II, 7 : 423—435. — Порчинский И. А. 1913. Овечий овод (*Oestrus ovis* L.), его жизнь, свойства, меры борьбы и отношение его к человеку. Тр. Бюро по энтом., V, 3 : 1—63. — Поярков Э. Ф. 1929. Тутовый шелкопряд *Bombyx mori* L., т. I. Биология и разведение. Ташкент, Изд. Среднеаз. инст. шелков. : 1—512. — Рубцов И. А. 1936. К биологии и экологии мошек (*Simuliidae*) Восточной Сибири. Паразитол. сб. Зоол. инст. АН СССР : 169—200. — Руднев Д. Ф. 1926. К биологии короедов. Тр. по лесн. оп. делу Украины, 5 : 32—69. — Румянцев М. 1939. Изменение плодовитости самок кукурузного мотылька в различные годы и факторы, их определяющие. Вопр. экол. и биоценол., 5—6 : 219—227. — Скобло И. С. 1933. Питание и плодовитость лугового мотылька. Сб. ВИЗР, 7 : 30—39. — Скобло И. С. 1935а. Питание и плодовитость лугового мотылька. Сообщ. I. Изв. Н.-иссл. инст. им. Лесгафта, XIX, 1 : 163—210. — Скобло И. С. 1935б. Влияние перебегающего голодания на развитие гусениц лугового мотылька. Зоол. журн., XIV, 1 : 159—170. — Скобло И. С. 1937. О плодовитости и продолжительности жизни озимой совки. Итоги н.-иссл. раб. Инст. защ. раст. за 1936 г., 1 : 34—36. — Синицкий Н. И. и Ю. Б. Ратнер. 1934. Плодовитость бабочек лугового мотылька (*Loxostege sticticalis* L.) и выживаемость его гусениц в зависимости от качества пищи. Научн. зап. по сах. пром., 8—10, 4—5 : 96—113. — Старк В. Н. 1939. Использование сколий для борьбы с хрущами. Лесн. хоз., 6 : 61—62. — Старк В. Н. 1940. Использование сколий для борьбы с хрущами. Вестн. защ. раст., 1—2 : 120—142. — Теплякова М. Я. 1947. Постэмбриональное развитие внутренних органов размножения в годичном цикле вредной черепашки (*Eurygaster integriceps* Put.) на юге Европейской и Азиатской части СССР. Вредная черепашка. Изд. АН СССР, 1 : 81—115. — Трейман Ф. С. 1937. Деякі нові дані про виживалість гусениць і лялечок і про варіювання плідності метеликів непарного шовкопряда (*Porthetria dispar* L.) залежно від умов харчування гусениць у природі. Тр. Інст. зоол. та біол. АН УССР, IX : 127—156. — Успенская Н. П. 1936. Причины колебания численности плодоярки. Итоги н.-иссл. раб. Инст. защ. раст. за 1935 г. : 277—280. — Федотов Д. М. 1945. Постэмбриональное развитие и регресс у чехлоноски *Pachitelia unicolor* Hufn. Изв. АН СССР, сер. биол., 6 : 623—653. — Холодковский Н. 1909. Жизнь короедов по новейшим исследованиям. Лесн. журн., XXXIX, 4—5 : 429—452. — Чумакова-Сафронович Б. М. 1949. Влияние личиночного и имагинального питания на плодовитость хищных насекомых. Энтом. обозр., XXX, 3—4 : 225—234. — Штейнберг Д. М. 1932. Цикловой метод изучения половой системы и его применение у лугового мотылька. Сборн. ВИЗР, 4 : 81—86. — Штейнберг Д. М. 1935. Возможность размножения лугового мотылька (*Loxostege sticticalis* L.) в целинных степях Калмыцкой АССР. Тр. по защ. раст. (I) Энтом., 13 : 1—60. — Щербиневский Н. С. 1929. К вопросу о влиянии личиночной голодовки на половую продукцию имаго (*Malacosoma neustria* L.). Защ. раст. от вред., 3—5 : 124—126. — Якобсон Г. Г. и Л. В. Бианки. 1905. Прямокрылые и ложносетчатокрылые Российской империи и сопредельных стран. Пб. : 1—905. — Якобсон Г. Г. 1913. Термиты, их жизнь, приносимый ими вред и способы их уничтожения. Тр. Бюро энтом., X, 2 : 1—74. — Glaser R. W. 1923. The effect of food on longevity and reproduction in flies. Journ. Exp. Zool., 38, 3 : 383—412. — Hofmann Ch. 1934. Der Einfluss von Hunger und engem Lebensraum auf das Wachstum und die Fortpflanzung der Lepidopteren. Zeitschr. ang. Entom., 20 : 51—84. — Jobling B. 1938. On two subspecies of *Culex pipiens* L. (Diptera). Trans. Roy. Ent. Soc., London, 87 : 193—216. — Norris M. J. 1934. Contributions toward the study of insects fertility. Proc. Zool. Soc. London : 333—360. — Titschak E. 1926. Untersuchungen über das Wachstum des Nahrungsverbrauches und Eierzeugung, II. Zeitschr. wiss. Zool., 128 : 509—569. — Wille D. 1920. Biologie und Bekämpfung der deutschen Schabe (*Phyllodromia germanica* L.). Monogr. für angew. Ent., 5 : 1—140. —

Всесоюзный Институт защиты растений
Академии сельскохозяйственных наук
им. В. И. Ленина,
Ленинград