

М. А. Рябов

ТИПЫ ГОДИЧНЫХ ЦИКЛОВ ЗЕМЛЯНЫХ ПОДГРЫЗАЮЩИХ
СОВОК (LEPIDOPTERA, AGROTIDAE)[M. A. RJABOV. TYPES OF ANNUAL LIFE-CYCLES IN CUT-WORMS (LEPIDOPTERA,
AGROTIDAE)]

СОВРЕМЕННЫЕ ТИПЫ ЦИКЛОВ РАЗВИТИЯ

Несмотря на большое экономическое значение земляных подгрызающих совок, циклы их развития известны для немногих видов фауны СССР. К настоящему времени достаточно подробно выяснен годичный цикл озимой совки, притом в разных широтах, менее детально — совки ипсилон и восклицательной; более или менее известны циклы пшеничной совки (*Euxoa tritici* L.), *Euxoa aquilina* Schiff., а также совки табачной. Остальные виды вредных подгрызающих совок, с биологической точки зрения, у нас едва затронуты изучением.

Имеющиеся данные сконцентрированы главным образом в литературе прикладного характера. Что касается основной массы видов и родов земляных подгрызающих совок европейской фауны, то сведения по их развитию, в большинстве случаев самые общие, имеются лишь в западноевропейской литературе, откуда частично проникли и в наши руководства.

С 1940 г. я заинтересовался гусеницами подгрызающих совок кавказской фауны независимо от их вредности. В процессе воспитания гусениц из яиц, отложенных в неволе точно определенными самками (иной путь здесь мало надежен), постепенно выявились и годичные циклы ряда видов, во многом отличающиеся от известных. Дополнительный материал доставили сбор гусениц и прямые наблюдения в природе. Исследованием было охвачено свыше 20 видов земляных подгрызающих совок (и примерно столько же видов подсем. *Triphaeninae*). Использованы также довольно многочисленные и часто весьма интересные данные, разбросанные в литературе по систематике, касающиеся преимущественно европейских видов.

Местом моей стационарной работы явился г. Махачкала в Дагестане (43° сев. шир.). Полупустынная прикаспийская равнина смыкается в его окрестностях с лесостепью по предгорьям. Дикая травянистая растительность к июлю (а часто и ранее) в большей своей части выгорает и возобновляется только во второй половине сентября, реже ранее; дальнейший рост ее приостанавливается зимними холодами, отчасти и снегом, с тем, чтобы примерно с марта продолжаться до наступления засухи. В целом мы имеем здесь климат, довольно близкий к климату двух сезонов, с относительно короткой и малоснежной зимой, разделяющей период осадков

на осенний и весенний отрезки. Такова, в нескольких словах, природная обстановка в месте моих наблюдений.

Годичные циклы развития изучавшихся мною видов (опуская детали, присущие почти каждому из них) легко укладываются в две основные группы, общим для которых на данной широте будет наличие зимней остановки в развитии, свойственной подавляющему большинству насекомых умеренного пояса.

Помимо этой общей обеим группам особенности, первая группа циклов, включающая всего один тип, характеризуется непрерывным развитием в течение всего теплого времени года. Сюда относятся некоторые виды рода *Agrotis*, отличающиеся высокой вредоносностью, такие, как

A. segetum Schiff., *A. exclamationis* L., *A. ypsilon* Rott. (рис. 1). Число поколений у них в равнинном Дагестане — два или более в год (у озимой совки три поколения), зимовка происходит в фазе гусеницы. Осенне-зимнее воспитание при температуре 18—22° полностью снимает у этих видов зимовку. В более южных широтах, где зимы отсутствуют, *A. ypsilon* Rott. и *A. segetum* Schiff., как известно, и в естественных условиях дают непрерывное развитие, в более же северных широтах генерация у них одногодичная.

Вторая группа циклов включает виды, в наших условиях имеющие летнюю диапаузу и одногодичную генерацию. Остановка в развитии может иметь место в фазе имагинальной, в предкулольном состоянии и в состоянии еще непитавшейся гусенички. Соответственно этому мы имеем здесь три типа циклов развития.

Первый тип — с летней диапаузой в фазе взрослого насекомого (Рябов, 1952).

Рис. 1. Примерный цикл развития мезофильных *Agrotis* (*A. segetum* Schiff., *A. ypsilon* Rott., *A. exclamationis* L.) в умеренном поясе.

1 — яйцо и имаго; 2 — гусеница; 3 — куколка; 4 — диапауза; 5 — зимовка. I—XII месяцы.

Сюда относится несколько видов земляных подгрызающих совков, из которых назову чернопятнистую (*Ogygia flammatra* Schiff.), дику (*Euxoa conspiciua* Hb.) и *Phleboeis fugax* Tr. (рис. 2 и 3).¹ За исключением *Euxoa conspiciua* Hb., сохраняющей и здесь свои родовые черты (зимовка гусенички в яйцевой оболочке), остальные виды² имеют крайне сходный годичный цикл развития. Осенью, после летней диапаузы, происходит яйцекладка. Осенью же начинают развиваться и гусеницы, зимующие в различных средних возрастах; они оканчивают свое развитие и окукляются весной. Бабочки быстро выходят из куколок, летают, питаются, но до летней диапаузы остаются с неразвитыми половыми продуктами. Яйца созревают (скорее всего в итоге весеннего питания) в период диапаузы, и осенью бабочки готовы к спариванию и яйцекладке (рис. 4).

У видов этой группы (кроме *Euxoa conspiciua* Hb., относительно которой см. далее)³ зимовка гусениц легко снимается воспитанием при комнатных температурах.

¹ Из подсем. *Triphaeninae* имагинальной диапаузой в дагестанских условиях обладают *Triphaena pronuba* L., *T. comes* F., *T. janthina* Schiff., *T. ravidia* Schiff. и *Caradrina simulans* Hfn. В более влажном климате Западной Европы для *T. pronuba* L. и *T. comes* F. указываются два поколения, повидимому, с полным основанием.

² А также перечисленные в предыдущей сноске виды *Triphaeninae*.

³ Включая виды *Triphaeninae*.

Второй тип — с летней диапаузой в предкуколочном состоянии. Сюда относятся виды, лёт и яйцекладка которых приходится на осень. Из них полнее других в отношении цикла развития известны виды рода *Agrotis* — травяная и табачная совки и *A. vestigialis* Rott. Их гусеницы начинают питание осенью на свежей растительности, появляющейся после выпадения первых осенних осадков (преимущественно злаки), зимуют в 4—6-м возрастах и заканчивают питание весной (рис. 5).

К этому же типу принадлежат циклы многих видов рода *Euxoa* — пшеничная совка (*E. tritici* L.), *E. temera* Hb., *E. distinguenda distincta* Stgr., *E. daghestana mihi in litt.*, *E. deserta* Stgr., *E. cos* Hb. Однако здесь после осеннего лёта бабочек и яйцекладки (в почву) вполне сформировавшаяся гусеничка, как и вообще у *Euxoa*, не покидает яйцевой обо-

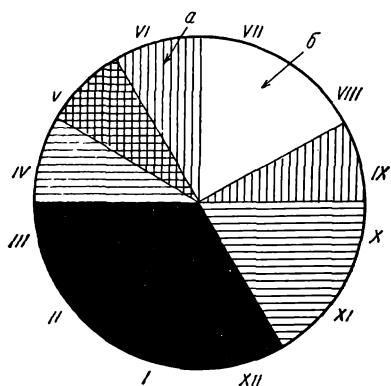


Рис. 2. Цикл развития *Ogygia flammatra* Schiff. и *Phleboeis fugax* Tr. *a* — лёт неполовозрелого насекомого; *b* — диапауза имаго. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

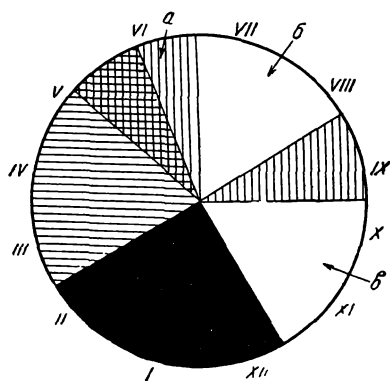


Рис. 3. Цикл развития *Euxoa conspicua* Hb. *a* — лёт неполовозрелого насекомого; *b* — диапауза имаго; *в* — диапауза гусеничек, не покинувших яйцевой оболочки. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

лочки до весны, для названных видов — примерно, до наступления температуры 9—10°. В дальнейшем гусеничка быстро вырастает за счет разнообразной весенней растительности (рис. 6).

В род *Euxoa*, включая дику совку (*E. conspicua* Hb.) и *E. aquilina* Schiff., входят практически важнейшие в дагестанских условиях виды. Гусеницы их, начиная с 3-го возраста, развиваются в период, когда на полях культурные растения, прежде всего пропашные, находятся в виде всходов или молодых растений.

Наконец тот же тип цикла развития имеют и отдельные представители рода *Dichagyris*, имаго которых летает осенью, как, например, у *D. eureteocles* Brsn.¹ (рис. 7).

У видов *Agrotis*, входящих в эту группу, зимовка без всякого труда снимается воспитанием гусениц при комнатной температуре.

Третий тип — с летней диапаузой в фазе непитавшейся гусенички, в земле (рис. 8). Здесь мы имеем три варианта решения одной и той же биологической проблемы.

1. Летовка в виде свободно живущей гусенички, как это имеет место у многих *Dichagyris*, летающих в период конца весны—начала лета и откладывающих яйца наземно: *D. melanura* Koll., *D. squalidior* Stgr.,

¹ Из *Triphaeninae* в эту обширную группу входит *Graphiphora xanthographa* Schiff.; подобно *Agrotis*, здесь зимуют полузрелые гусенички.

D. subsqualorum Kozh. (гусеницы этих видов в природе встречались только на полынях). Этот тип летовки пока, повидимому, никем не наблюдался.

2. Летовка в виде гусенички в тесном шелковом коконе, как это наблюдается у других *Dichagyris*, летающих также в весенне-летний период, но откладывающих яйца в землю: *D. forcipula* Schiff., *D. flavina* H. S., *D. renigera* Hb., *D. forcipula* Ev. Также ведут себя и гусенички *Dichagyris achthalensis* Kozh., хотя этот вид и откладывает яйца наземно. Для *D. forcipula* Schiff., *D. renigera* Hb. и *D. flavina* H. S.¹ летовка этого типа описана Драудтом (Draudt, 1935).

3. Летовка в виде гусенички в яйцевой оболочке, как это известно для *Euxoa aquilina* Schiff. (Сахаров, 1930; Рябов, 1931). Массовый лёт *E. aquilina* Schiff. приходится на конец июня—июль, но в целом лёт растягивается и на август. Яйца откладываются в почву в течение июля и августа; гусеничка полностью развивается за 7—10 дней, но яйцевой оболочки не покидает.

Во всех трех вариантах летовка непосредственно переходит в зимовку; гусенички становятся жизнедеятельными только весной (*Dichagyris* при 4—5° тепла, что в наших природных условиях приходится на конец февраля—март). Гусеницы *Dichagyris* заканчивают свое развитие в конце апреля—начале мая и через 25—30 дней дают бабочку. Гусеницы *Euxoa* держатся до июня; фаза куколки длится 20—25 дней.

Как у только что рассмотренных видов, так и у наших *Euxoa* в целом, сильное увлажнение (100%-я влажность) в соединении с температурой, повышенной по сравнению с природой, снимают зимовку, и развитие гусениц может полностью протекать в осенне-зимние месяцы при 18—24°. Подопытными объектами у меня были *Dichagyris renigera* Hb., *Euxoa aquilina* Schiff., *E. tritici* L., *E. distinguenda distincta* Stgr., *E. conspicua* Hb., *E. temera* Hb., *E. deserta* Stgr., и горный, летающий летом вид, — *E. heringi* f. *kuruschensis* Brsn. Более всего меня

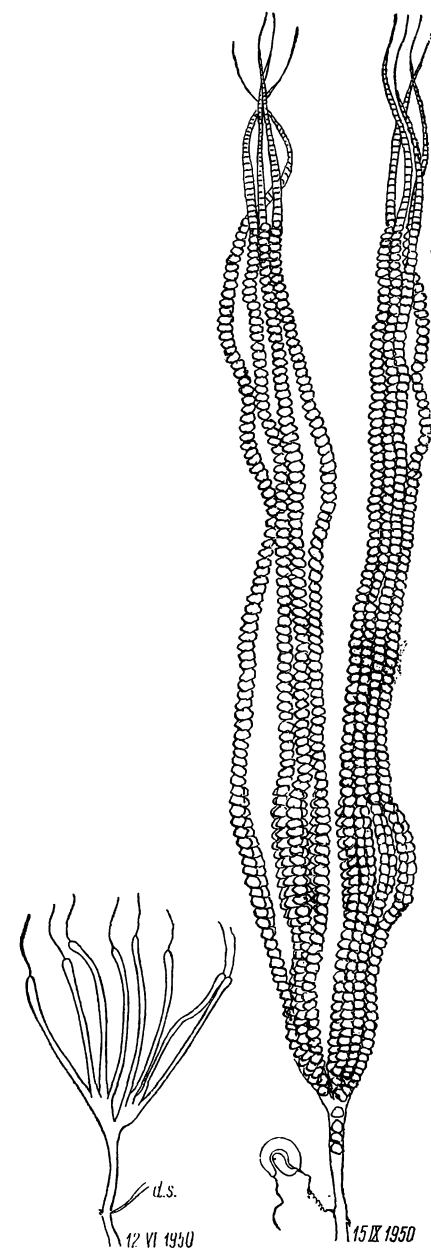


Рис. 4. Яйцевые трубки *Euxoa conspicua* Hb. до и после летней диапаузы (при одном и том же увеличении).

интересовало поведение видов рода *Euxoa*, из которых большинство исследованных является вредными. Выяснилось, что здесь, кроме увлаж-

¹ У Драудта — *D. ochrina* Stgr.

нения (и без него), зимовка легко снимается также механическим повреждением яйцевой оболочки, разумеется легким, не задевающим гусеницы. Как при увлажнении; так и при механическом повреждении вы-

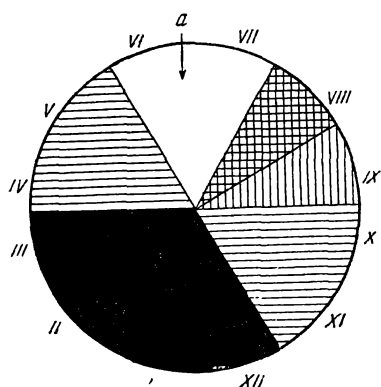


Рис. 5. Цикл развития ксерофильных *Agrotis* (*A. crassa* Tr., *A. obesa* B., *A. vestigialis* Rott.).

a — диапауза окончившей питание гусеницы. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

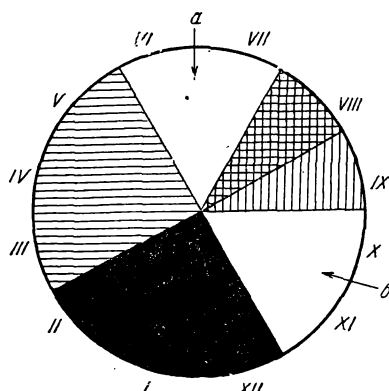


Рис. 6. Цикл развития осенних видов *Euxoa*.

a — диапауза окончившей питание гусеницы; *б* — диапауза гусенички, не покинувшей яйцевой оболочки. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

ход гусеничек *Euxoa* происходит большей частью на 2—3-й день опыта, реже затягивается до 6—10 дней; процент выходящих гусеничек большой, а при механическом повреждении яйцевой оболочки — полный (и, кроме того, быстрый — на 1—2-й день).

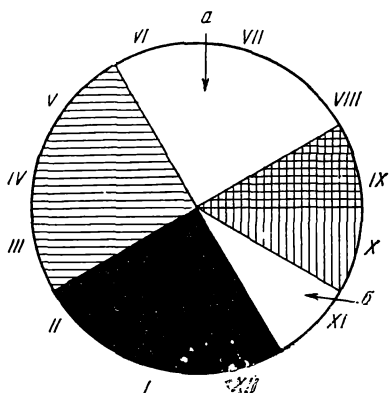


Рис. 7. Цикл развития осеннего вида *Dichagyris* (*D. euretteocles* Brsn.).

a — диапауза окончившей питание гусеницы; *б* — диапауза еще непитавшейся гусенички. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

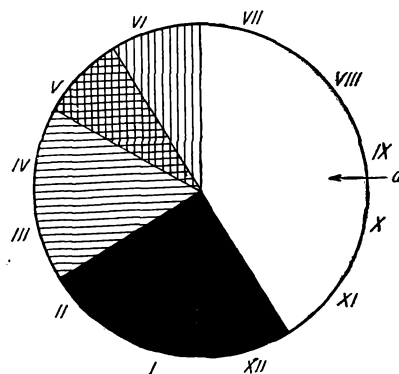


Рис. 8. Цикл развития весенне-летних видов *Dichagyris* и *Euxoa aquilina* Schiff. (4-й современный этап). *a* — диапауза еще непитавшейся гусенички (открыто, в шелковом коконе, в яйцевой оболочке). Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

В естественных условиях выход гусеничек *Euxoa* из яиц с поврежденной оболочкой имеет место, хотя бы в небольшом проценте, при обработке почвы; такой преждевременный выход является для гусеничек несомненно губительным.

Несколько иначе обстоит дело со снятием зимовки у *Dichagyris*. Гусенички *Dichagyris*, летующие и зимующие в коконах, осенью, в насыщенной влагой атмосфере, при температуре в среднем 20—22°, в конце концов покидают свои коконы, вслед за чем приступают к питанию и быстро развиваются, достигая полного роста. По крайней мере так вела себя в моих опытах осеннего выкармливания *D. renigera* Hb. Процент выхода из коконов при этом был высоким: 16 из 20 коконов были покинуты гусеничками, но первая из них вышла на свет только через месяц, а последняя — на 56-й день опыта. Подвергавшиеся одновременно подобному же воздействию 40 коконов близкого вида — *D. flavina* H. S. — на 45-й день опыта дали всего одну гусеничку, впоследствии случайно погибшую до питания.¹

Интересно отметить, что ни одна из многих гусеничек этих двух видов *Dichagyris*, насильственно вынутых из кокончика, при прочих равных условиях опыта, не притронулась к корму, хотя жили они еще долго (оставаясь неподвижными) и погибали постепенно, повидимому все-таки главным образом от высыхания.² У Драудта (Draudt, 1935) имеются указания на поврежденный выход гусеничек этих же двух видов *Dichagyris*, а также *D. forcipula* Schiff. При осеннем увлажнении коконов, однако, далее 3-го возраста автору воспитать гусеничек не удалось.

Dichagyris, гусенички которых зимуют открыто, без защиты, уходят глубоко в землю. Предельная глубина почвенного слоя в моих банках была 10—12 см, и я наблюдал проползание гусеничек до самого дна, но и там они далеко не сразу успокаивались. В естественных условиях они имеют полную возможность по трещинам почвы проникнуть значительно глубже. Осенние опыты снятия зимовки путем сильного увлажнения и ежедневной дачи свежего корма, несмотря на многократные попытки в разные годы и с разными видами *Dichagyris*, в отношении гусеничек, зимующих открыто, успеха почти не имели. Только в случае *D. euretteocles* Brsn. путем многократного извлечения гусеничек из складок листа, куда они упорно забирались, и дачи все новых и новых листьев *Lavathera* в качестве корма удалось в одном из опытов побудить к питанию двух гусеничек (из нескольких десятков) и довести одну из них до 3-го, а другую до 2-го возраста.³

Выше изложены известные циклы развития продолжительностью не более года, однако в немногих, точно установленных случаях усложнение цикла развития вызывается его замедлением. Так, для *Agrotis fatidica* Hb. имеются данные (Bergmann, 1931) о двукратной зимовке в природе в фазе гусеницы — в молодых возрастах (но уже после начала питания) и в последних. Вид этот встречается в горах Скандинавии, в Альпах Европы и у нас на Кавказе, на высотах около 3000 м. Причиной растянутости развития на 2 года, очевидно, является пониженная летняя температура этих высот. Не исключена возможность, что подобная же задержка в развитии свойственна и другим видам подгрызающих совок альпийской зоны, как специфичных для нее, так и широко распространенных и достигающих в горах больших высот; в отношении альпийских видов кавказской фауны необходимо отметить полное отсутствие каких бы то ни было данных по их биологии.

¹ Опыт продолжался 3 месяца. На остаток зимы кокончики *D. flavina* H. S. были оставлены между рамами, без ухода, ввиду отъезда. Почти все они дали гусеничек, очевидно весной, в нормальное для них время.

² Несмотря на продолжавшееся регулярное увлажнение атмосферы.

³ Из *Triphaeninae*, обладающая совершенно сходным с *D. euretteocles* Brsn. циклом развития, «*Agrotis*» *depuncta* L. дала несколько лучшую картину: из 50 гусеничек 12 после 10—15 дней опыта принялись за еду, достигли полного роста и окуклились.

ГЕНЕЗИС ЦИКЛОВ РАЗВИТИЯ ПОДГРЫЗАЮЩИХ СОВОК

На фоне материала, изложенного выше, небезынтересно представить себе основные причины различий в современных циклах развития столь однородной группы ночниц, как подгрызающие совки. Говорить о причинах явления в данном случае равнозначно попытке воссоздания истории развития группы, так как циклы развития, вероятно, в наибольшей мере, чем что-либо иное, отражают ход геологических событий и соответственное историческое изменение среды.

Из сделанного обзора циклов видно, что основных моментов, формирующих тот или иной тип развития, во внешней среде два: зимнее похолодание и высокие летние температуры в сочетании с сопутствующей им сухостью. При этом температурные условия влияют как непосредственно, так и косвенно, воздействуя на пищу, прежде всего на пищу гусеничной фазы (осеннее увядание, летнее выгорание). Влияние это выражается остановкой в развитии. Действительно, в любом типе циклов основные его отличия обусловлены прежде всего типом остановки в развитии. Не вдаваясь в классификацию различных типов диапаузы (в отношении которых трактовки явления чрезвычайно разнообразны и, возможно, во многих случаях излишне усложнены), я рассматриваю остановку в развитии (в данном случае в пределах относительно тесной группы заведомо родственных насекомых) как общую реакцию организма на изменения условий среды, в конечном итоге на изменение ее главнейшего климатического фактора — температуры — в неблагоприятную сторону, следовательно, как реакцию, носящую несомненно защитный характер.

По представлениям Кожанчикова (1937), мною вполне разделяемым, подгрызающие совки являются группой древней, существовавшей уже в начале третичного периода или даже ранее. Современное их распределение говорит за то, что вся группа в целом является дериватом какого-то первоначального комплекса, носившего по меньшей мере мезофильный характер и развивавшегося скорее всего при температурах, относительно высоких, какие и были свойственны в прошлом не только экваториальному, но и большей части умеренных поясов Земного шара. В настоящее время группа подгрызающих совок — это прежде всего группа сухолюбив, развивающаяся как при высоких температурах безлесных равнин и предгорий, так и при низких температурах больших высот и высоких широт с их физиологической сухостью. Однако немногие виды с особо широкими ареалами и сейчас обитают в теплом и влажном климате экваториальных широт, где ведут себя в отношении цикла развития так же, как и бесчисленные представители гигрофильных насекомых этих широт с их непрерывным развитием в течение круглого года. Именно этот тип цикла следует представлять себе скорее всего как исходный в группе подгрызающих совок (рис. 9).

Климатические события третичного времени и голоцена в основном шли в двух направлениях: установление в ряде областей Земного шара климата двух сезонов с общей ксерофитизацией растительности этих мест и неизбежным развитием травянистого покрова, во-первых, и постепенное понижение температуры, достигшее максимума в геологически весьма короткий отрезок ледниковой эпохи, во-вторых. Последнее сопровождалось в умеренных широтах появлением более или менее устойчивого снежного покрова в период соответствующего положения земли по отношению к солнцу, т. е. появлением зим со всеми их последствиями для животного и растительного мира этих широт. Примерно с середины третичного периода интенсивная тектоническая деятельность — образование альпийской складчатости — также повлекла за собой ухудшение климата на обширных пространствах и прежде всего на самих под-

нимающихся массивах. Это — третий могучий фактор воздействия на жизнь животных и растений, сказавшийся на эволюции циклов развития интересующей нас группы совок, прежде всего путем изменения местного климата также в сторону похолодания.

Последствием установления климата двух сезонов для непрерывного цикла развития подгрызающих совок было вначале замедление, а позднее и полная остановка в развитии в сухое время года. В разных ветвях этой возникающей ксерофильной группы подгрызающих совок летняя диапауза по тем или иным частным причинам постепенно оказалась приуроченной к двум фазам — гусеничной и имагинальной, а в гусеничной фазе к двум состояниям, обязательно сопровождавшимся отсутствием питания: гусеницы, еще не приступавшей к питанию, и гусеницы, уже за-

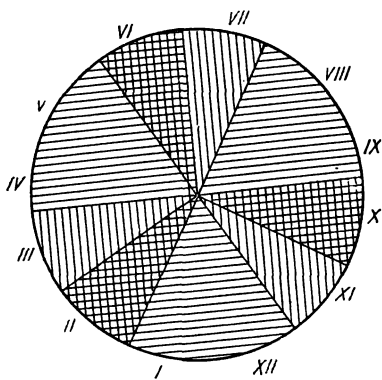


Рис. 9. Исходный мезо- или гигрофильный цикл развития *Agrotinae* (палеоген).

Обозначения те же, что на рис. 1.

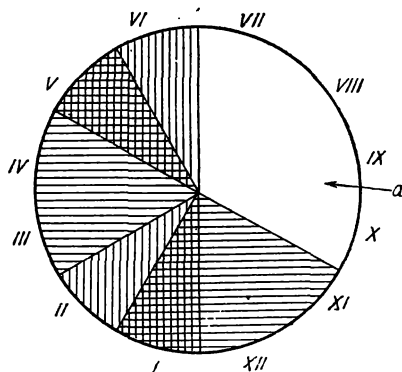


Рис. 10. Первичный цикл развития ксерофильной ветви (1-й этап).

a — диапауза в гусеничной или имагинальной фазе. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

кончившей питание; в равной мере и имагинальная диапауза, если она уже существовала, сопровождалась отсутствием питания (рис. 10). Таким образом, засухливость летнего периода и отсутствие питания в летующей фазе — явления сопряженные и потому понятные; остается непонятным, почему остановка в развитии не пришлась на куколочную фазу.

Многие другие *Trifinae* пустынного степного пояса из числа современных его обитателей проводят период летней засухи именно в куколочной фазе. Казалось бы, по своему строению и физиологии куколочная фаза, да еще проходящая в земле, наиболее приспособлена к перенесению таких неблагоприятных факторов, как сухость и высокие температуры. И, однако, мы наблюдаем у подгрызающих совок другое; особенно разительной представляется при этом диапауза непитавшейся еще гусенички, прежде всего гусенички, летующей (и зимующей) без всякой защиты. Только работа Гилярова (1949) приводит к пониманию тех защитных возможностей, какие находят для себя в почве—земле гусенички, едва отродившиеся из яйца. При этом на первый план здесь выступают их активность и возможность ухода в землю, практически, при их незначительной величине, на любую необходимую глубину. Поверхностно летовать в почве могут лишь виды, где молодая гусеничка защищена особыми покровами — шелковым кокончиком или оболочкой собственного яйца. Вместе с тем переход летовки непосредственно в зимовку у таких, например, весьма обильных в природе видов, как виноградная совка,

Euxoa aquilina Schiff. (один из важнейших полевых вредителей на Кавказе), *Dichagyris forcipula* Schiff. и *D. melanura* Koll.,¹ где массовая яйцекладка приходится на конец июня—первую половину июля, создает общий период, длительностью до 8 месяцев, в течение которого молодая гусеничка не принимает пищи, перенося и засуху и холод. Если это и не рекордная, то во всяком случае близкая к ней выносливость. За счет чего же она создается? Выяснение этого вопроса — задача энтомологов-физиологов. Не физиолог может отметить здесь одно обстоятельство: один и тот же организм, по крайней мере внешне в одном и том же состоянии, последовательно переносит влияние высоких температур и сухости и вслед затем влияние низких температур и связанной с ними физиологической сухости; очевидно протекающие здесь реакции близки по своему типу, а общим фоном их является обезвоженность (пища, а следовательно, и вода, в организм не поступает).

Еще до значительного охлаждения климата умеренных широт северного полушария, наступившего в конце плейстоцена, часть подгрызающих совок подпала под влияние пониженных температур в результате развития альпийской складчатости. Имело место, безусловно, как прямое понижение температуры в результате роста хребтов в высоту для поднимающихся вместе с ними растений и животных, так и некоторое косвенное влияние растущих хребтов на температуру примыкающих равнин. Возможно, что задолго до ледниковой эпохи зимы и снега больших высот умеренного пояса уже формировали подгрызающих совок, весьма близких к современным по своим особенностям, в том числе и по особенностям развития. Однако ледниковой эпохе принадлежит несомненно первое место в ряде причин, окончательно сложивших современный видовой состав и особенности развития растений и животных умеренного пояса северного полушария.

К началу воздействия изменившихся температур и сопровождающей их сухости циклы подгрызающих совок во влажных южных местностях протекали, по моим представлениям, по исходному мезофильному, а скорее по гигрофильному типу, при котором поколения следовали одно за другим (рис. 9), или четкий ритм циклов не был выражен, но развитие тем не менее оставалось непрерывным (рис. 9).

Сложившийся в третичное время, в период господства климата двух сезонов, первичный тип цикла ксерофильной ветви подгрызающих совок, изображен на рис. 10. Вероятно в тех или иных пунктах приэкваториальных пустынь и полупустынь он свойствен некоторым и ныне живущим видам.

Похолодание конца плейстоцена и последующая ледниковая эпоха вызвали к жизни большее многообразие циклов, так как каждый из двух сложившихся к тому времени основных типов развития усложнился зимней остановкой в развитии. Такой, усложненный зимовкой, исходный цикл мы находим и у современных мезофильных *Agrotis* — озимой, воскликательной и ипсилон (рис. 1). Все остальные разности современных циклов приходятся на долю ксерофильной ветви подгрызающих совок. Некоторые из них также весьма сходны со своим третичным прообразом (рис. 10), отличаясь от него наличием зимовки. Таковы, например, циклы совки чернополосой (*Ogygia flammatrix* Schiff.) и *Phleboeïs fugax* Tr. (рис. 2), а также циклы ксерофильных видов рода *Agrotis* — травяной (*A. crassa* Tr.), табачной (*A. obesa* Bd.) и *A. vestigialis* Rott. (рис. 5). В такую простую схему не укладываются, однако, все циклы, включающие остановку в развитии в фазе непитавшейся еще гусенички, присущие родам *Dichagyris* и *Euxoa*. Как видно из рис. 3, 6—8, основное отличие годичных циклов развития

¹ Взяты все три варианта диапаузы и зимовки непитавшейся гусеницы

этих родов, по сравнению с рассмотренными циклами, заключается в отсутствии осеннего питания молодых гусеничек.

Мы видели, что имаго последнего поколения мезофильных подгрызающих совок рода *Agrotis* (рис. 7) и ксерофильных видов того же рода (рис. 5) летает и откладывает яйца одновременно с только что перечисленными *Euxoa* и *Dichagyris euretteocles* Brsn., и тем не менее их гусенички приступают к питанию осенью же (после выпадения первых осенних осадков и появления всходов или свежей листвы) и успевают достигнуть 4—5-го возраста, а у озимой совки даже закончить питание. Мы видели также, что в осеннее время, пока температура окружающей среды еще высока (18—20° и более), в лабораторных условиях путем усиления влажности с большей или меньшей быстротой достигается пробуждение гусе-

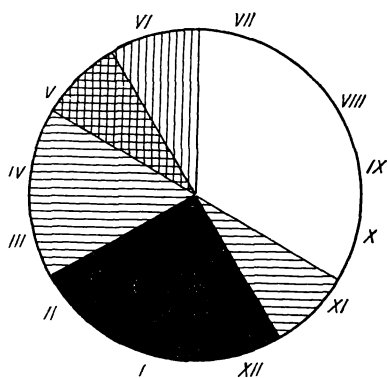


Рис. 11. Цикл развития ксерофильной ветви в период средней выраженности зим — конец плиоцена—начало квартера (2-й этап). Обозначения те же, что на рис. 1.

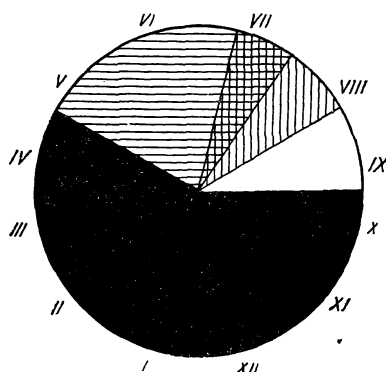


Рис. 12. Цикл развития ксерофильной ветви в период наибольшей выраженности зим (3-й этап). Обозначения те же, что на рис. 1.

нички, ее последующее питание и рост при всех трех типах летовки-зимовки молодой гусенички. Почему же в природных условиях неспособны развиваться осенью гусенички многих видов ксерофильной ветви подгрызающих совок? Как объяснить эти различия в столь тесной группе совок?

Мне представляется возможным объяснить факт отсутствия осеннего питания в родах *Dichagyris* и *Euxoa* в настоящее время следующим образом. В климате двух сезонов осеннее питание у этих видов (или, точнее, у их предшественников), как и у других подгрызающих совок, было; перенесшие засуху непитавшиеся гусенички с наступлением периода осадков пробуждались от своей летаргии, а необходимый им свежий корм — всходы различных растений — появлялся в это время года в изобилии. Однако похолодание и затем, с приближением ледниковой эпохи, появление более или менее стойкого снегового покрова все более и более давали себя знать и сопровождалось сначала кратковременными оцепенениями гусеничек, а позднее — длительной зимовкой. Таким образом если цикл ксерофильной ветви, к которой принадлежат оба названных рода, в третичном периоде (примерно в промежуток времени олигоцен—плиоцен) сложился таким, каким я его здесь представляю (рис. 10), то при средней выраженности зим в конце плиоцена—начале квартера или еще ранее на высотах слагавшихся альпийских поднятий этот цикл должен был принять иной вид (рис. 11). В период наивысшей выраженности зим положение должно было напоминать гипотетический цикл, представленный на рис. 12, когда все развитие единственного поколения (речь идет об уме-

ренных широтах — основном плацдарме становления и видообразования подгрызающих совок) укладывалось в короткий теплый период года или, подобно современному циклу альпийской *Agrotis fatidica* Нб., занимало два, а может быть и большее число сезонов. Сущность такого гипотетического цикла сводится к выпадению осеннего питания и к прямому переходу более короткой в этих климатических условиях, но сохранившейся диапаузы молодой непитавшейся гусенички в зимовку.

При дальнейшем смягчении климата положение в принципе осталось неизменным. Раз утраченная черта (по крайней мере в том же виде) не возвращается; изменилась относительная продолжительность диапаузы и зимовки, так сказать, их удельный вес во всем многомесячном перерыве в развитии, но осеннее питание не возобновилось (рис. 8).

Сказанным совершенно не исключается возможность изменения циклов развития при расширении ареалов, что, может быть, имеет место и в настоящее время для таких видов подгрызающих совок, как озимая и ипсилон.

ЛИТЕРАТУРА

- Г и л я р о в М. С. 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. Изд. АН СССР, М.—Л. : 1—279.
- К о ж а н ч и к о в И. В. 1937. Совки (подсем. Agrotinae). Фауна СССР, Чешуекрылые, XIII, 3 : 1—675.
- Р я б о в М. А. 1931. Главнейшие вредители хлопчатника в новых районах. Тр. прикл. бот., ген. и сел., XXVI, 5 : 3—81.
- Р я б о в М. А. 1952. Типы поведения имагинальной фазы подгрызающих совок. Энтомол. обозр., XXXII : 167—175.
- С а х а р о в Н. Л. 1930. Вредные совки и борьба с ними. Саратов.
- B e r g m a n n A. 1931. Beitrag zur Lebensgeschichte von *Agrotis (Euxoa) fatidica* Нб. Intern. Entomol. Ztschr., 25, 3 : 25—36.
- D r a u d t M. 1935. Beiträge zur Biologie einiger kleinasiatischer Heteroceren. Entomol. Rundschau, 52, 17 : 225—230.
-