

ЦИРКАДИАННЫЙ РИТМ АКТИВНОСТИ ЧЕРНОТЕЛКИ *BLAPS FAUSTII* (COLEOPTERA, TENEBRIONIDAE) ИЗ ПУСТЫНИ КАРАКУМЫ (ТУРКМЕНИСТАН)

© 1998 г. В. А. Зотов, В. Б. Чернышев

Московский государственный университет, биологический факультет, Москва 119899

Поступила в редакцию 08.12.97 г.

Для жуков *Blaps faustii* характерен четкий циркадианный ритм активности с длительной сумеречно-рассветной активностью. Этот ритм является эндогенным, так как сохраняется при постоянной температуре в темноте. Внешним датчиком времени для ритма являются суточные изменения освещенности. Температура влияет на активность *B. faustii*, но только в то время суток, когда эндогенный ритм допускает активность жуков, т.е. температура усиливает или ослабляет проявление эндогенного ритма, но не влияет на его фазу. У жуков в течение суток меняется реакция на свет, и эти изменения также находятся под контролем эндогенного ритма. Независимо от условий в середине дня жуки уходят в укрытия. Циркадианный ритм активности *B. faustii* надежно страхует жуков от губительного воздействия высоких дневных температур и позволяет жукам быть активными на поверхности в широком диапазоне времени. Циркадианный ритм *B. faustii* способствует активности жуков с ранней весны до поздней осени в аридных условиях.

Blaps faustii Seidlitz – один из наиболее массовых видов чернотелок среднеазиатской пустыни Каракумы (Туркменистан), хорошо приспособленный к существованию в аридных условиях и отличающийся большой продолжительностью жизни имаго (Непесова, 1980). Он относится к эврисезонным видам. Жуки активны с весны до поздней осени благодаря наличию разных морфологических, физиологических и поведенческих адаптации. К таковым относятся: крупные размеры тела (до 50 мм) и его черная окраска; длинноноготь; наличие субэлитральной полости; детритофитофагия (т.е. отсутствие зависимости от наличия зеленой растительности); приуроченность к определенному биотопу (закрепленные пески); накопление в теле большого количества жировых запасов; использование в период покоя укрытий и т.д. (Медведев, 1970; Непесова, 1980).

К важнейшим адаптивным признакам многие авторы относят и наличие у пустынных насекомых четкого циркадианного ритма активности (Зотов, Алпатов, 1996; Чернышев, 1984; Cloudsley-Thompson, Constantinou, 1980; Ergbeling, Paarmann, 1985 и др.). Однако сведения по циркадианной ритмике жуков *B. faustii* противоречивы. Одни авторы относят их к сумеречным и ночным видам (Медведев, 1970), другие – к сумеречным и дневным (Непесова, 1961), третьи предполагают, что в целом *B. faustii* характеризуется круглосуточной активностью с максимумами в утренние и вечерние часы (Кузнецов, 1970; Атамурадов, 1981). Неизвестна также ни природа ритма *B. faustii* (экзогенная или эндогенная), ни основ-

ные закономерности его регуляции факторами среды, ни его адаптивное значение.

Целью наших исследований было выяснение 1) типа циркадианного ритма активности *B. faustii* и его природы; 2) фактора среды, который служит для ритма внешним сигналом времени и 3) роли ритма в приспособительной стратегии жуков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Жуки *B. faustii* были отловлены в окрестностях Репетекского биосферного заповедника АН Туркменистана (Юго-восточные Каракумы) в мае 1996 г.

Исследования проводили в Москве в два этапа. На первом с помощью визуальных наблюдений за поведением жуков мы определяли, является ли в природе уход жуков в укрытия простой экзогенной реакцией на наступление неблагоприятных условий или он контролируется эндогенным ритмом. На втором этапе проводили автоматическую регистрацию подвижности жуков в актографах при разных свето-температурных режимах с целью определения типа и природы ритма, а также факторов среды, являющихся внешними сигналами времени.

Для визуальных наблюдений было отобрано 6 самцов и 6 самок. Жуков помещали в отдельные садки размерами 20 × 13 × 13 см. Треть садка по объему занимало укрытие из черной фотобумаги, т.е. жукам была предоставлена возможность свободного выбора между освещенной и темной

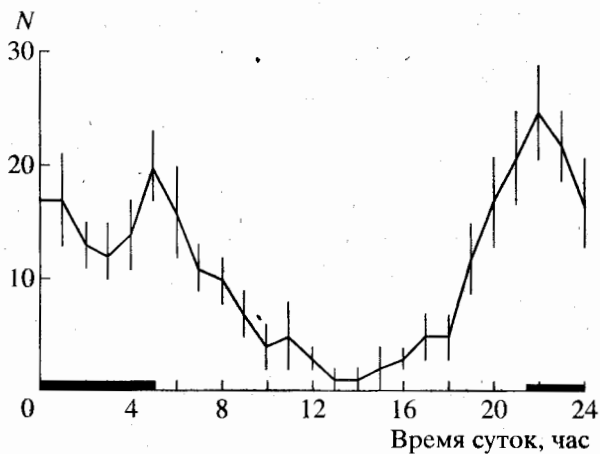


Рис. 1. Суточные изменения реакции на свет у жуков *Blaps faustii*. N – доля жуков, находившихся вне укрытий в данное время суток (в среднем, %). Здесь и на рис. 2 черной панелью обозначена скотофаза (освещенность <1 лк) свето-темнового цикла.

частями камеры. На дно садка был насыпан песок и в качестве корма – овсяные хлопья (геркулес). Наблюдения проводили при естественном ходе свето-темнового и температурного циклов, но амплитуда этих циклов по сравнению с той, которая наблюдается в пустыне, была резко сглажена. Освещенность в опыте не превышала 5000 лк, а температура колебалась от 18 до 22°C, т.е. она не достигала губительных для жуков значений.

Проведено 3 серии 3-суточных наблюдений, в течение которых каждый 60 мин отмечали количество жуков, находившихся вне укрытий. Ночью наблюдения проводили при слабом красном свете.

Для автоматической регистрации ритма подвижности жуков мы использовали актографы, снабженные парой геркон – магнит, которая последовательно была включена в цепь: источник постоянного тока (24 в) – регистрирующее устройство – 10-канальный самопишущий прибор Н-358. Принцип регистрации основан на том, что при приближении геркона к магниту в нем замыкается контакт и на ленте самописца отмечается импульс. Каждый актограф представлял собой камеру из оргстекла, размерами 25 × 8 × 8 см. Посередине камеры по всей ее ширине на тонкой оси висела легкая прозрачная шторка из оргстекла, которая на 1 см не доходила до дна камеры. К торцу шторки был прикреплен миниатюрный геркон, а напротив него в стенке камеры по бокам от шторки (на расстоянии 0.5 см) были смонтированы маленькие магниты. Любое даже незначительное отклонение шторки в ту или иную сторону приводило к замыканию контакта геркона. В одном конце камеры из черной фотобумаги было сделано убежище для жуков, занимавшее по объему приблизительно четвертую часть ка-

меры. В другом конце камеры помещали корм для жуков (овсяные хлопья).

Актографы с жуками (в каждой камере по одному жуку) помещали в термостат с водным охлаждением марки Ц-1241. Изнутри в дверь термостата были вмонтированы 3 люминесцентные 30-ватные лампы. Необходимые световые и температурные циклы в термостате задавали автоматически с помощью реле времени 2РВМ.

При каждом свето-температурном режиме ритм одновременно регистрировали у 8 жуков (4 самцов и 4 самок) не менее 10 суток.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты визуальных наблюдений представлены на рис. 1. Мы не обнаружили существенных индивидуальных различий в поведении жуков, поэтому приведены средние значения исследованного параметра по всем 12 жукам за 9 суток наблюдений. Из рис. 1 видно, что в середине дня практически все жуки прячутся в укрытия несмотря на то, что условия в опыте были вполне благоприятны для их активности. В тех редких случаях, когда в середине дня жуки оставались вне укрытий, они были неподвижны. Следовательно, уход жуков в норы в середине дня не является реакцией на наступление неблагоприятных условий, а контролируется эндогенным ритмом, т.е. для имаго *B. faustii* характерен циркадианный ритм фотопреферендума.

Автоматическая регистрация также не выявила существенных различий в ритме подвижности *B. faustii*, связанных с полом или индивидуальными особенностями жуков, поэтому мы приводим усредненные графики по всем 8 жукам за все 10 суток регистрации.

В первой серии опытов мы определяли тип ритма активности имаго *B. faustii* при свето-темновом (СТ) цикле 15 : 9 ч и суточном температурном цикле (ТЦ) 20 : 30°C. Свет включался в 6.00, а выключался в 21.00. Здесь, а также во всех других экспериментах освещенность в фотофазе СТ-цикла равнялась 2000 лк. Термофаза ТЦ была синхронизирована с фотофазой СТ-цикла. Из рис. 2а видно, что жуки имеют два пика активности – утром и вечером, причем их активность продолжается и в темноте. В середине дня жуки были пассивны.

Во второй серии при СТ 15 : 9 мы смоделировали ТЦ, характерный для пустыни Каракумы в начале-середине мая, когда жуки проявляют в природе наибольшую активность. Самые низкие значения температуры (12–13°C) приходились на утренние часы (7.00–9.00), после чего температура повышалась до 25°C. Такой ТЦ практически не повлиял на фазу ритма жуков. Ритм также имел утренний и вечерний максимумы и актив-

ность продолжалась в темноте даже при низкой температуре (рис. 2б). В середине дня жуки снова были пассивны.

В третьей серии мы инвертировали ТЦ по отношению к СТ-циклу, т.е. во время фотофазы СТ-цикла температура была минимальной (20°C), а во время скотофазы – максимальной (30°C). В середине дня жуки снова были пассивны, но их ночная активность была хорошо выражена и не имела спада в середине ночи (рис. 2в). Таким образом, высокая температура стимулировала ночную активность жуков.

В четвертой серии ритм жуков регистрировали при СТ 15 : 9 и постоянной температуре, равной 23°C. Как видно из рис. 2г постоянная температура не оказала влияния на ритм.

В пятой серии ритм жуков сначала регистрировали при СТ 15 : 9, а далее в течение 14 суток при постоянной темноте (ТТ), потом снова при СТ 15 : 9, а затем резко сдвигали (инвертировали) фазу СТ-цикла, так что свет включался в 18:00 и выключался в 9:00. Температура была постоянной, равной 23°C. На рис. 3 представлены наиболее типичные актограммы данного эксперимента. Жуки сохраняли четкий ритм подвижности при ТТ, с периодом, близким к 24 ч (рис. 3а), а инвертирование СТ-цикла приводило к аналогичному сдвигу фазы активности ритма, но не сразу, а через 2–3 транзитных цикла (рис. 3б).

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные исследования показывают, что для жуков *B. faustii* характерен очень четкий циркадианный ритм активности с максимумами в утренние и вечерние часы, при этом активность не прерывается и ночью, особенно при благоприятной температуре. По классификации Чернышева (1963) такой тип ритма активности может быть определен как ритм с длительной сумеречно-расветной активностью.

Ритм имеет эндогенную природу, так как длительное время сохраняется при ТТ и постоянной температуре, т.е. при отсутствии внешних сигналов времени. Важнейшим датчиком времени для ритма является свет, так как сдвиг фазы СТ-цикла вызывал соответствующий сдвиг фазы ритма, но не сразу, а в течение нескольких транзитных циклов. Наличие этих транзитных циклов свидетельствует о том, что свет является датчиком времени, а не маскирующим фактором, который сразу вызывает непосредственную экзогенную реакцию организма (Ашофф, 1964).

Температура влияет на активность *B. faustii*, но только в то время суток, когда эндогенный ритм допускает активность жуков. Другими словами, температура только усиливает или ослабляет

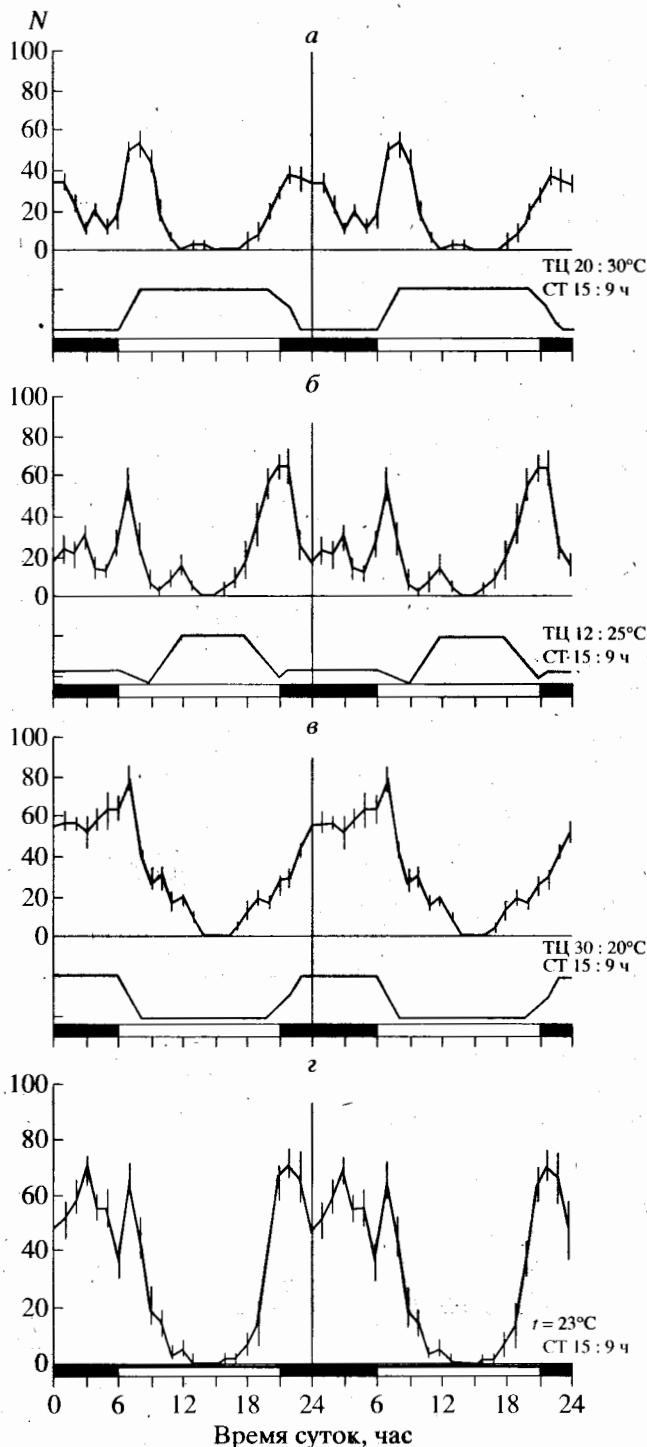


Рис. 2. Циркадианный ритм активности жуков *B. faustii* при разных свето-темновых (СТ) и температурных (ТЦ) циклах: N – доля жуков, подвижных в данное время суток (в среднем, %); а–г – пояснения в тексте.

проявление эндогенного ритма, но не влияет на его фазу.

Для *B. faustii* характерен четкий циркадианный ритм фотопреферендума, который коррелирует с

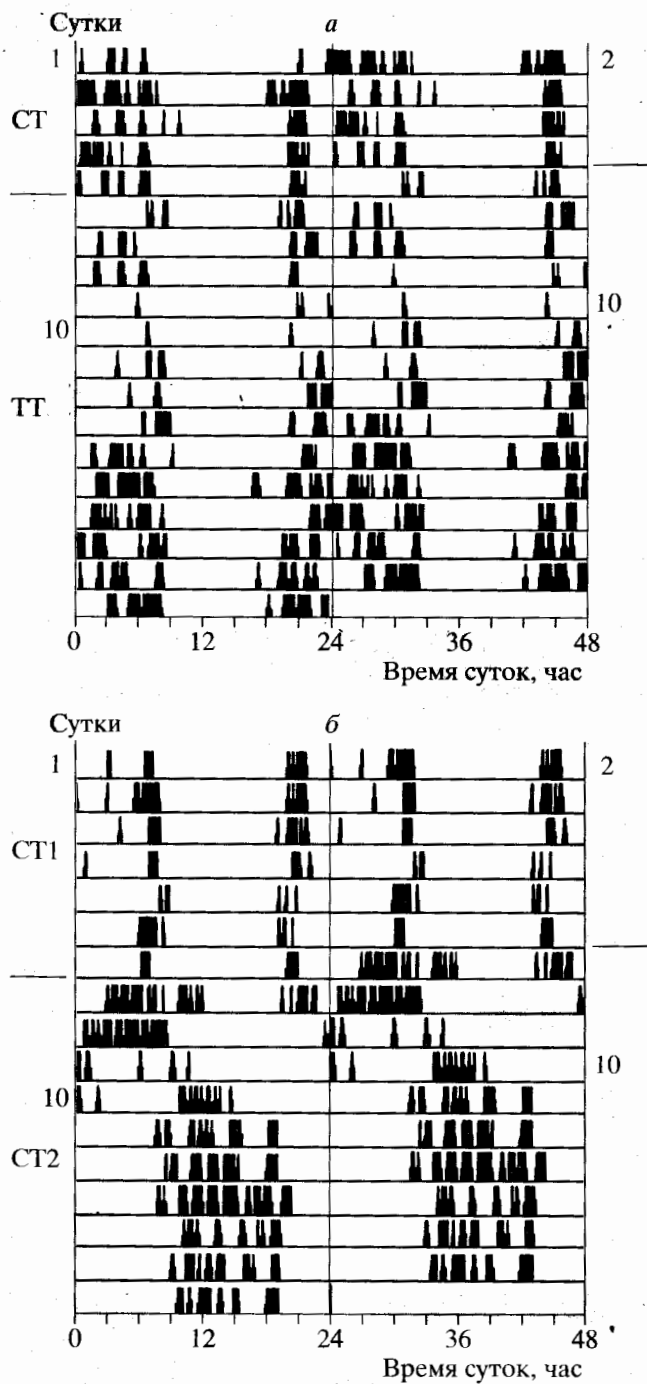


Рис. 3. Актограммы циркадианного ритма активности жуков *B. faustii* при: а – свето-темновом цикле (СТ, свет с 6.00 до 21.00) и постоянной темноте (ТТ); б – прямом (СТ1, свет с 6.00 до 21.00) и инвертированном (СТ2, свет с 21.00 до 6.00) свето-темновых циклах. Температура 23°C. Шкала времени удвоена.

ритмом активности – выход жуков из укрытий совпадает с началом активности, уход в укрытия – с ее окончанием. Суточные изменения реакции на свет зарегистрированы у многих насекомых (Чернышев, 1984) в том числе и у пустынных жу-

ков-чернотелок (Cloudsley-Thompson, 1963; Tshernyshev, 1970). Особенно подробно этот ритм был изучен Сироткиным (1980), который на примере пустынных чернотелок семи видов показал, что ритм фотопреферендума наиболее четко проявляют те чернотелки, которые в природе регулярно используют укрытия. С другой стороны, именно у насекомых, использующих в период покоя укрытия, и зарегистрированы четкие и устойчивые циркадианные ритмы активности (Чернышев, 1984). В лабораторных исследованиях часто не учитывается наличие у объекта циркадианного ритма фотопреферендума, при этом игнорируется тот факт, что отсутствие укрытий в актографах может являться одним из факторов, искажающих естественный ритм активности объекта самым непредсказуемым образом, как это, например, зарегистрировано у пустынной чернотелки *Trigonoscelis gigas* (Зотов, 1980; Alpatov et al., 1994).

В Восточных Каракумах сезонный размах температуры воздуха достигает 80, а суточный – 20–25°C (Справочник по климату СССР, 1967). Еще значительнее колебания температуры на поверхности почвы. В летний период они могут достигать 50–70°C (Слоним, 1971; Зотов, Алпатов, 1996). Для большинства исследованных видов жуков-чернотелок летальной является температура, равная 45°C (Киранова, 1952; Cloudsley-Thompson, 1962), т.е. температура, достаточно обычная на поверхности песка в середине дня летом. Жуки *B. faustii* не имеют копательных приспособлений на конечностях и не могут рыть норки в песке (Медведев, 1965). Жуки используют уже готовые укрытия (например, норы грызунов), поиск которых требует времени. Поэтому мы считаем, что циркадианные ритмы активности и фотопреферендума надежно страхуют жуков от губительного воздействия высоких температур, так как независимо от условий на поверхности днем активность жуков прерывается и они прячутся в норы. С другой стороны, ритмы допускают активность жуков при благоприятной температуре в достаточно широком диапазоне времени. У чернотелки *Trigonoscelis gigas*, обитающей в пустыне Каракумы вместе с *B. faustii* на закрепленных песках, совсем иной характер ритма активности. Жуки *T. gigas*, в отличие от *B. faustii*, не способны быть активными в темноте, поэтому независимо от сезона, погоды, пола и возраста, они встречаются на поверхности в активном состоянии только в два строго ограниченных интервала времени: утром сразу после восхода солнца и вечером перед закатом, когда температура благоприятна (или, по крайней мере, не губительна) для их жизнедеятельности (Зотов и др., 1996).

Таким образом, циркадианный ритм активности играет важную роль в приспособительных

стратегиях эврисезонных видов чернотелок, способствуя активности жуков с ранней весны до поздней осени в экстремальных аридных условиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атамуратов Х.И., 1981. Эколого-фаунистическая характеристика чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Бадхыза // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. № 6. С. 53–60.

Ашофф Ю., 1964. Экзогенные и эндогенные компоненты циркадных ритмов // Биологические часы. М.: Мир. С. 27–59.

Зотов В.А., 1980. Суточный ритм активности жука *Trigonoscelis gigas* Reitter в природе и закономерности его изменения в постоянных условиях // Журн. общ. биол. Т. 41. № 5. С. 706–712.

Зотов В.А., Алпатов А.М., 1996. Ключевая роль циркадианного ритма в приспособительной стратегии пустынного жука-чернотелки *Trigonoscelis gigas* Reitter // Вестн. Моск. Ун-та. Сер. 16. Биология. № 4. С. 50–55.

Зотов В.А., Чернышев В.Б., Алпатов А.М., Афонина В.М., Ритвельд В., 1996. Циркадианный ритм активности пустынной чернотелки *Trigonoscelis gigas* (Coleoptera, Tenebrionidae) и его адаптивное значение // Зоол. журн. Т. 75. Вып. 6. С. 864–873.

Киранова Д.М., 1952. Поведение чернотелок в связи с условиями обитания в пустыне Каракумы // Тр. Среднеаз. гос. ун-та. Нов. серия. Вып. 32. Биол. науки. № 2. С. 61–90.

Кузнецов В.И., 1970. К экологии чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) юго-восточных Каракумов // Физиологические механизмы адаптации животных в условиях засушливых и аридных зон. Новосибирск. Наука. С. 186–193.

Медведев Г.С., 1965. Типы адаптаций строения ног пустынных чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) // Энтомол. обозрение. Т. 44. № 4. С. 803–826. – 1970. Эколого-морфологические типы жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Средней Азии // Фау-

на и экология насекомых Средней Азии. Душанбе: Ирфон. С. 26–44.

Ненесова М.Г., 1961. К экологии некоторых видов чернотелок Репетекского заповедника // Тр. ин-та зоологии и паразитологии АН ТССР. Т. 7. С. 122–129. – 1980. Жуки-чернотелки Туркмении. Ашхабад: Ёлым. 211 с.

Сироткин А.Л., 1980. Ритм фотопреферендума пустынных чернотелок // Зоол. журн. Т. 59. Вып. 12. С. 1800–1804.

Слоним А.Д., 1971. Экологическая физиология животных. М.: Высшая школа. 448 с.

Справочник по климату СССР. 1967. Температура воздуха и почвы. Л.: Гидрометеиздат. Т. 22. № 1. 243 с.

Чернышев В.В., 1963. Типы суточных ритмов активности насекомых // Зоол. журн. Т. 42. Вып. 4. С. 525–534. – 1984. Суточные ритмы активности насекомых. М.: Изд-во МГУ. 216 с.

Alpatov A.M., Rietveld W.J., Oryntaeva L.B., Putilov A.A., 1994. Properties of the two-peak free running circadian rhythm of locomotor activity of the sand desert beetle *Trigonoscelis gigas* Reitt // J. Interdiscip. Cycle Res. V. 25. № 2. P. 1–15.

Cloudsley-Thompson J.L., 1962. Lethal temperature of some desert arthropods and the mechanism of heat death // Entomol. exp. appl. V. 5. P. 270–280. – 1963. Light responses and diurnal rhythms in desert Tenebrionidae // Entomol. exp. appl. V. 6. P. 75–78.

Cloudsley-Thomson J.L., Constantinou C., 1980. Effects of light and temperature on the circadian rhythm of locomotor activity of *Pimelia grandis* Klug (Col., Tenebrionidae) from Sudan // J. Arid. Environ. V. 4. P. 131–136.

Erbeling L., Paarmann W., 1985. Diel activity patterns of the desert carabid beetle *Thermophilum* (= *Anthia*) *sexmaculatum* F. (Col.: Carabidae) // J. Arid Environ. V. 8. № 2. P. 141–155.

Tshernyshev W.B., 1970. Effect of external disturbance and time of day on the light reactions of some insects // Ann. Ent. Finn. V. 36. № 1. P. 30–35.