

УДК 632.78

© Ю. Б. Аханаев, М. Н. Берим, С. Я. Резник,  
А. Х. Саулич и А. Н. Фролов

**О ТЕРМОТОЛЕРАНТНОСТИ ДИАПАУЗИРУЮЩИХ  
ПРОНИМФ ЛУГОВОГО МОТЫЛЬКА *LOXOSTEGE STICTICALIS* L.  
(LEPIDOPTERA, PYRALOIDEA: CRAMBIDAE)**

[Yu. B. AKHANAEV, M. N. BERIM, S. Ya. REZNIK, A. Kh. SAULICH  
a. A. N. FROLOV. ON THE THERMOTOLERANCE OF DIAPAUSING PRONYMPHAE  
OF THE BEET WEBWORM, *LOXOSTEGE STICTICALIS* L.  
(LEPIDOPTERA, PYRALOIDEA: CRAMBIDAE)]

В списке особо опасных сельскохозяйственных вредителей луговой мотылек *Loxostege sticticalis* L. (Lepidoptera, Pyraloidea: Crambidae) по праву делит первые места со стадными саранчовыми. Вспышки массового размножения этого насекомого, которые время от времени происходят в Евразии, могут в одной лишь Российской Федерации охватывать площади в несколько миллионов гектаров. Важной экологической особенностью лугового мотылька является исключительно высокая пространственно-временная динамика плотности популяций, решающее значение в детерминации которой принадлежит климатическим факторам в первую очередь теплу и влаге (Знаменский, 1932; Пятницкий, 1936; Кожанчиков, 1941; Алехин, 2002; Фролов и др., 2010; Кнор, 2011; Фролов, 2012).

Область распространения лугового мотылька в России охватывает лесостепную, степную и юг таежной зоны. В условиях сухих степей, которые, судя по имеющимся данным, являются «резерватами, откуда идут экспансионистские миграционные волны имаго» (Кнорр, 2011), для развития этого вредителя благоприятны влажное прохладное лето и сухие осень и зима (Пятницкий, 1936; Кожанчиков, 1941; Алехин, 2002). Способность имаго перемещаться с воздушными потоками к дальним к центрам циклонических депрессий, где обилие осадков обеспечит гусениц необходимым кормом, вероятно, является адаптацией к ускользанию от засух, свойственных степным местообитаниям и особенно частых во второй половине лета.

Альтернативным миграции способом ухода от неблагоприятных условий среды у лугового мотылька, возможно, является ранняя диапауза, наступающая в середине лета и переходящая в зимнюю. Диапауза такого типа была впервые обнаружена при изучении сезонного развития лугового мотылька в природных условиях Белгородской обл. (Саулич и др, 1983; Саулич, 1999). В лабораторных опытах диапауза у этого вида обычно отмечалась у подавляющего большинства пронимф только в короткодневных условиях и рассматривалась как типичная зимняя диапауза; при длинном дне диапаузу формировали лишь единичные особи (Данилевский, 1961; Горышин и др.,

1980; Саулич, 1999; Саулич, Волкович, 2004; Huang et al., 2009; Аханаев и др., 2013).

Возникновение ранней диапаузы у насекомых в природных условиях — явление, вероятно, не редкое, поскольку каждая природная популяция характеризуется той или иной степенью гетерогенности по разным признакам, в том числе и по вольтинизму. В качестве внешних индукторов ранней диапаузы могут выступать различные факторы: температура, влажность, пища и т. д. У лугового мотылька диапаузирующие прониимфы появлялись уже в первой половине июля, и доля их достигала почти 80 %. Возникают вопросы: как прониимфы лугового мотылька, имеющие непрочную диапаузу, переживают неблагоприятные для покоящихся насекомых летние условия, длительно подвергаясь действию высоких температур? Насколько негативно сказывается несоответствие условий внешней среды требованиям диапаузирующих стадий? Когда начинается реактивация в случае преждевременной диапаузы и необходимо ли для нее действие низких (околонулевых) положительных температур, обычно обязательных для терминации зимней диапаузы у насекомых?

Ответы на эти вопросы важны как для анализа и моделирования динамики популяций *L. sticticalis*, так и для понимания факторов, детерминирующих южные границы его ареала (Афонин и др., 2013). Поэтому нами было предпринято специальное исследование, посвященное влиянию разных температур на выживаемость диапаузирующих прониимф лугового мотылька и успешность их реактивации в случае возникновения ранней диапаузы.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В опыте было использовано потомство особей, собранных в окрестностях Слободка в Краснодарском крае. Насекомых разводили в Лаборатории фитосанитарной диагностики и прогнозов Всероссийского НИИ защиты растений. Имаго содержали в термостатах при температуре 25 °С и длине дня 16 ч. Полученные кладки (по 10—15 яиц) помещали в чашки Петри. Гусениц выращивали в контейнерах емкостью 0.8 л, заполненных опилками, при условиях, способствующих индукции диапаузы: температура 20—22 °С, длина дня 12 ч (Данилевский, 1961; Горышин и др., 1980; Саулич и др., 1983; Саулич, 1999). В качестве корма использовали листья мари белой (*Chenopodium album* L.) и полыни обыкновенной (*Artemisia vulgaris* L.). После завершения питания гусениц контейнеры с диапаузирующими прониимфами (всего 30 контейнеров, от 10 до 25 особей в каждом) были случайным образом распределены по 5 вариантам опыта, проведенного в термостатированных камерах Лаборатории экспериментальной энтомологии Зоологического института РАН.

В соответствии с целью работы различия между 5 режимами заключались в температуре во время первых 30 дней экспозиции диапаузирующих прониимф: 5, 10, 15, 20 или 25 °С, при этом длина дня (12 ч) была одинакова во всех вариантах на протяжении всего опыта. Затем была проведена первая «проба на реактивацию», для этого все контейнеры 30 дней хранили при 20 °С, после чего был проведен первый учет вылетевших имаго (рис. 1). Далее наступил этап «зимовки» (весь материал был на 30 дней перенесен в 5 °С), затем проводили вторую «пробу на реактивацию» (еще 30 дней экспозиции при 20 °С), по завершении которой был проведен второй (окончательный) учет, когда были подсчитаны не только вылетевшие имаго, но и находящиеся в грунте живые и мертвые куколки и прониимфы.

Во избежание эффекта псевдорепликаций единицей обработки данных служил контейнер ( $n = 6$  для всех вариантов опыта). Для каждого контейнера определяли процентную долю имаго, вылетевших к моменту первого и второго учета, а также долю живых и погибших куколок и прониимф, отмеченных во время второго учета (живые куколки считались активно развивающимися особями, а живые прониимфы — диапаузирующими). Для статистической обработки (диспер-

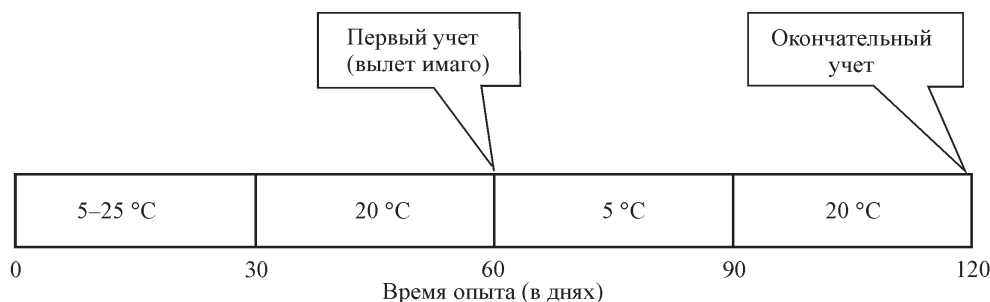


Рис. 1. Схема проведения опыта.

По оси абсцисс — время опыта, дни.

сионный анализ и тест Тьюки) данные были трансформированы (арксинус квадратного корня), на рисунках приведены нетрансформированные процентные доли (медианы и квантили).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Дисперсионный анализ показал, что совокупная доля живых и активно развивающихся особей (куколок и имаго) не зависела от варианта опыта ( $df = 4$ ,  $F = 1.5$ ,  $n = 30$ ,  $p = 0.229$ ). Однако размеры фракций имаго, вылетевших к моменту первого учета и между первым и вторым учетами, не сильно, но статистически достоверно зависели от температурного режима ( $df = 4$ ,  $F = 2.8$ ,  $n = 30$ ,  $p = 0.048$  и  $df = 4$ ,  $F = 3.2$ ,  $n = 30$ ,  $p = 0.032$  для первого и второго учетов соответственно). Как видно на рис. 2, оба показателя были выше у особей, на протяжении первого месяца опыта содержавшихся при 5 °C. Хотя попарные сравнения этого варианта с другими (тест Тьюки) не всегда выявляли достоверные различия, доля вылетевших имаго в варианте с 5 °C была достоверно больше, чем в сумме вариантов с температурами 10—25 °C, как ко времени первого учета ( $df = 1$ ,  $F = 5.8$ ,  $n = 30$ ,  $p = 0.023$ ), так и между первым и вторым учетами ( $df = 1$ ,  $F = 5.5$ ,  $n = 30$ ,  $p = 0.027$ ) и по общей процентной доле вылетевших имаго ( $df = 1$ ,  $F = 14.4$ ,  $n = 30$ ,  $p = 0.001$ ). Доля живых куколок, обнаруженных во время второго учета, после экспозиции при 5 °C, напротив, была меньше, чем в совокупности остальных вариантов ( $df = 1$ ,  $F = 26.2$ ,  $n = 30$ ,  $p < 0.001$ ). При этом различие в общей доле живых активно развивающихся особей между вариантом с 5 °C и совокупностью остальных вариантов не дифференцировалось при 5 %-ном уровне значимости ( $df = 1$ ,  $F = 1.2$ ,  $n = 30$ ,  $p = 0.290$ ).

Как видно из рис. 3, не зависела от температурного режима и доля особей, погибших на стадии прониимфы или куколки ( $df = 4$ ,  $F = 1.0$ ,  $n = 30$ ,  $p = 0.430$ ). Что же касается доли живых прониимф, не вышедших из состояния диапаузы к моменту второго учета, то по результатам дисперсионного анализа зависимость этого показателя от варианта опыта также статистически достоверно доказать не удалось ( $df = 4$ ,  $F = 1.5$ ,  $n = 30$ ,  $p = 0.226$ ). Впрочем, в совокупности «низкотемпературных» вариантов 5, 10 и 15 °C доля диапаузирующих особей была достоверно ( $df = 1$ ,  $F = 6.4$ ,  $n = 30$ ,  $p = 0.017$ ) ниже, чем в совокупности «высокотемпературных» вариантов 20 и 25 °C (рис. 3).

Анализируя полученные результаты, во-первых, следует отметить, что наши опыты показали чрезвычайно высокую термотолерантность диапаузирующих прониимф лугового мотылька, хотя, как и следовало ожи-

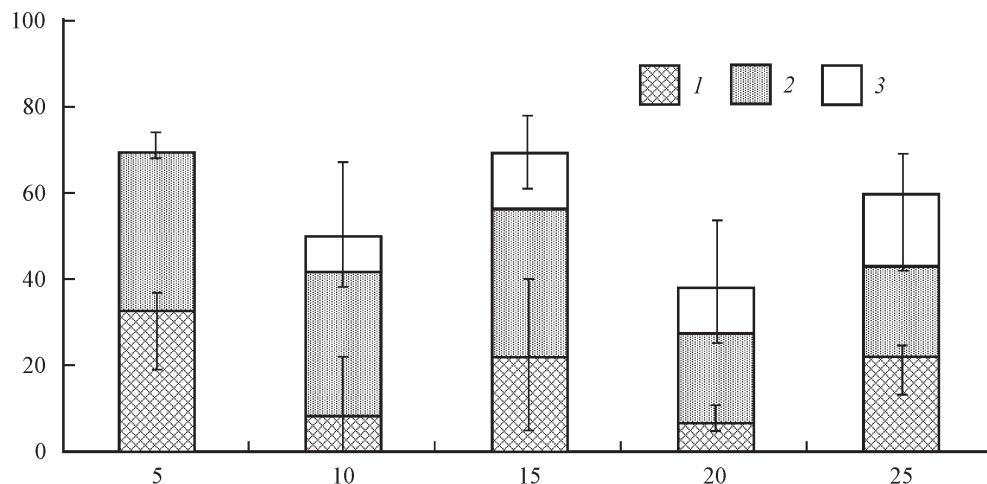


Рис. 2. Влияние температурного режима на окукливание и вылет имаго *Loxostege sticticalis* L. По оси абсцисс — температура во время первой экспозиции, °С. По оси ординат: 1 — доля имаго, вылетевших к моменту первого учета, %, медианы и квартили; 2 — доля имаго, вылетевших за период между первым и вторым учета, %, медианы и квартили; 3 — доля особей, окуклившихся, но не вылетевших к моменту второго учета, %, медианы и квартили.

дать (Саулич, 1999; Jiang et al., 2010), наиболее дружная реактивация была отмечена при 5 °С. Даже очень значительные отклонения от этой температуры не снижали долю особей, выходящих из диапаузы к концу опыта, и не приводили к достоверному росту смертности. Впрочем, и по данным недавнего исследования (Jiang et al., 2010), температуры +20 .. +25° не блокируют, а лишь несколько растягивают и замедляют реактивацию.

Во-вторых, наши результаты хорошо согласуются и с данными наблюдений в природе, где нередко отмечается ранняя (уже в первом поколении), но обеспечивающая нормальную зимовку диапауза (Поляков и др., 1978; Саулич и др., 1983; Саулич, 1999). Как уже указывалось выше, эта диапауза на-

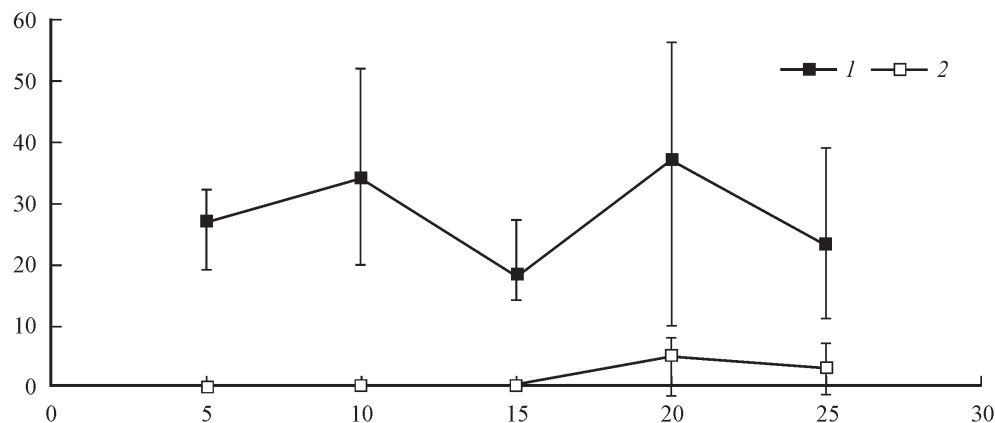


Рис. 3. Влияние температурного режима на смертность и долю диапаузирующих прониmf *Loxostege sticticalis* L.

По оси абсцисс — температура во время первой экспозиции, °С. По оси ординат: 1 — доля погибших особей; 2 — доля диапаузирующих особей, %, медианы и квартили по данным второго учета.

ступает раньше сроков, прогнозируемых на основании лабораторных опытов, и, следовательно, индуцируется не только фототермическими реакциями, но и какими-то иными эндо- или экзогенными факторами. Следует заметить, что невысокая достоверность большинства выявленных различий помимо относительно небольших объемов выборок объясняется и чрезвычайно высокой изменчивостью всех показателей, наблюдающейся и в пределах одного варианта опыта: разброс квартилей в большинстве случаев примерно равен 20 % или даже превышает это значение (рис. 2, 3). Подобная «летне-осенне-зимняя» диапауза, весьма изменчивая и пластичная, обычно свойственная не всем особям, но лишь относительно небольшой фракции популяции, нередко встречается у насекомых, обитающих в условиях малопредсказуемого климата с периодическими летними засухами, например, у колорадского картофельного жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Ушатинская, 1981; Горышин и др., 1986) и у амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Виноградова, 1988). Будучи основой стратегии «распределения риска» такая диапауза не только позволяет сохранить часть популяции в условиях летней жары и засухи, но способствует и распространению вида или отдельных его популяций за пределы исходного ареала.

Возвращаясь к цели исследования, можно заключить, что полученные нами материалы свидетельствуют о том, что южная граница ареала лугового мотылька детерминирована, скорее всего, не высокими зимними температурами, а иными факторами, например, низким уровнем увлажнения (Афонин и др., 2013) и, вероятно, высокими летними температурами (Luo Li-zhi, Li Guang-bo, 1993).

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 12-04-91174-ГФЕН\_а «Изучение экологических аспектов диапаузы и миграций лугового мотылька *Loxostege sticticalis* в приграничном регионе России и Китая»).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алехин В. Т. Луговой мотылек // Защита и карантин растений. 2002. № 6. С. 50—71.
- Афонин А. Н., Аханаев Ю. Б., Фролов А. Н. Ареал лугового мотылька *Loxostege sticticalis* L. (Lepidoptera, Pyraloidea: Crambidae) на территории бывшего СССР и его районирование по числу генераций в сезоне // Энтомол. обозр. 2013. Т. 92, вып. 4. С. 693—716.
- Аханаев Ю. Б., Берим М. Н., Дзян Синьфу, Кучеров Д. А., Луо Личжи, Малыш Ю. М., Резник С. Я., Саулич А. Х., Соболев В. А., Токарев Ю. С., Фролов А. Н., Чжан Лей. Фотопериодическая реакция популяций лугового мотылька *Loxostege sticticalis* L. (Lepidoptera, Pyraloidea: Crambidae) из восточных и западных частей ареала вредителя в Евразии // Энтомол. обозр. 2013. Т. 92, вып. 2. С. 234—240.
- Виноградова Е. Б. Особенности репродукции и формы имагинальной диапаузы у амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) // Энтомол. обозр. 1988. Т. 67, вып. 3. С. 468—479.
- Горышин Н. И., Саулич А. Х., Волкович Т. А., Абдель-Хамид М. А. Роль температуры и фотопериода в регуляции развития и диапаузы лугового мотылька (*Loxostege sticticalis*) // Зоол. журн. 1980. Т. 59, вып. 4. С. 533—545.

- Горышин Н. И., Волкович Т. А., Саулич А. Х., Шахова Н. М. Экспериментальный анализ сезонного развития колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*) в лесостепной зоне. 2. Полевые опыты и фенологические наблюдения // Зоол. журн. 1986. Т. 65, вып. 4. С. 528—539.
- Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Изд-во ЛГУ, 1961. 243 с.
- Знаменский А. В. Погода и луговой мотылек // Сб. ВИЗР. 1932. № 2. С. 30—33.
- Кнорр И. Б. Луговой мотылек (*Loxostege sticticalis* L.) в Сибири. Новосибирск, 2011. 196 с.
- Кожанчиков И. В. Распространение и годовые изменения численности лугового мотылька в связи с условиями тепла и влажности // Зоол. журн. 1941. Т. 20, вып. 1. С. 30—45.
- Пятницкий Г. К. К вопросам экологии и теории массовых размножений лугового мотылька. Л.: ЦУЕГМС, 1936. 112 с.
- Саулич А. Х. Сезонное развитие насекомых и возможности их расселения. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 1999. 248 с.
- Саулич А. Х., Волкович Т. А. Экология фотопериодизма насекомых. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2004. 275 с.
- Саулич А. Х., Волкович Т. А., Горышин Н. И. Фотопериодический контроль развития лугового мотылька (*Loxostege sticticalis*) в природных условиях // Зоол. журн. 1983. Т. 62, вып. 11. С. 1663—1675.
- Ушатинская Р. С. Суточные и сезонные ритмы активности и покоя жука / Ушатинская Р. С. (ред.) // Колорадский картофельный жук, *Leptinotarsa decemlineata* Say. М.: Наука, 1981. С. 115—149.
- Фролов А. Н. Луговой мотылек угрожает сельскому хозяйству России // Картофель и овощи. 2012. № 4. С. 28—29.
- Фролов А. Н., Саулич М. И., Малыш Ю. М., Токарев Ю. С. Луговой мотылек: цикличность многолетней динамики численности // Защита и карантин растений. 2010. № 2. С. 49—53.
- Huang S. H., Jiang X. F., Luo L. Z. Effects of photoperiod and temperature on diapause induction in the beet webworm *Loxostege sticticalis* Linnaeus (Lepidoptera: Pyralidae) // Acta Entomol. Sin. 2009. Vol. 52, N 3. P. 274—280.
- Jiang X. F., Huang S. H., Luo L. Z., Liu Y., Zhang L. Diapause termination, post-diapause development and reproduction in the beet webworm, *Loxostege sticticalis* (Lepidoptera: Pyralidae) // J. Insect Physiol. 2010. Vol. 56, N 9. P. 1325—1331.
- Luo Li-zhi, Li Guang-bo. The threshold temperature, thermal constant and division of generation regions of meadow moth (*Loxostege sticticalis* L.) in China. // Acta Entomol. Sin. 1993. Vol. 36, N 3. P. 332—339.

Всероссийский НИИ защиты растений,  
Пушкин—Санкт-Петербург;  
Санкт-Петербургский государственный  
университет;  
Зоологический институт РАН,  
Санкт-Петербург.  
E-mail: andrei.n.frolov@gmail.com

Поступила 10 I 2014.

#### SUMMARY

The beet webworm, *Loxostege sticticalis* L. is a very dangerous polyphagous insect pest. The beet webworm overwinters at the pronymphal stage. In some individuals, the diapause can last from the first generation to the next spring. The influence of 30-days-long exposure at temperatures of +5, +10, +15, +20, and +25 °C on survival and subsequent reactivation of diapausing pronymphs of *L. sticticalis* has been investigated in laboratory conditions. The beet webworm was shown to be very thermotolerant: although the temperature of +5 °C, as expected, was optimal for reactivation, the other thermal re-

gimes did not cause a significant decrease in survival and in the proportion of individuals reactivated before the end of the experiment (in 120 days). These data suggest that the southern boundary of the geographical range of *L. sticticalis* is determined not by high winter temperatures, but rather by some other factors (possibly, by high summer temperatures).