

Г. А. Пантюхов

О ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОЙ РЕАКЦИИ ХИЛОКОРУСА CHILOCORUS RENIPUSTULATUS SCRIBA (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE)

(G. A. PANTJUKHOV. ON PHOTOPERIODIC REACTION ON CHILOCORUS
RENIPUSTULATUS SCRIBA (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE))

Chilocorus renipustulatus Scriba развивается на различных диаспиновых щитовках (*Diaspididae*). Особенно значительна его роль в уничтожении калифорнийской щитовки (*Quadraspidoetus perniciosus* Comst.), являющейся серьезным вредителем плодовых в Молдавии, Ставропольском и Краснодарском краях, в Западной Украине.

Биология и экология этого вида, а также возможность хозяйственного использования его в борьбе с вредными щитовками изучалась рядом исследователей (Теленга, 1937, 1938, 1948; Попова, 1938; Пантюхов, 1965, и др.). Однако, несмотря на относительно хорошую изученность вида, влияние длины дня на *Chilocorus renipustulatus* не подвергалось исследованию, хотя выяснение этого вопроса имеет не только теоретическое, но и практическое значение.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исходным материалом служили жуки, собранные летом 1961 г. в Майкопском районе Краснодарского края и в окрестностях Ленинграда. С октября по январь они содержались в холодильнике при 1—4°, а затем были размещены в фотокамеры. Все развитие новых поколений проходило в тех же световых режимах, в которых были получены яйца от исходного материала. Опыты по изучению влияния длины светового дня на развитие хилокоруса проведены на двух поколениях. Жуки воспитывались в больших банках, в которых можно было содержать 50 и более особей и запас веток явы и рябины, зараженных ивовой щитовкой (*Chionaspis salicis* L.), служившей им пищей. К концу каждого опыта оставалось по 20—55 особей.

Созревание самок контролировалось вскрытием, причем было обнаружено, что только в начале яйцекладки можно было определить число диапаузирующих и активных жуков. У диапаузирующих особей развитие яичников полностью останавливается на определенном этапе, и такие жуки в эксперименте живут долго, до 4—4.5 месяцев. Судить о количестве диапаузирующих и активных жуков по вскрытию, скажем, в середине их развития будет ошибочно, так как в это время яичники почти у всех развиты одинаково, и только на 19—21 сутки часть жуков созревает и откладывает яйца, тогда как другая остается с неразвитыми яичниками (Пантюхов, 1965).

Для определения числа диапаузирующих жуков в опыте, а также наблюдений за дальнейшим их поведением они во втором лабораторном поколении воспитывались парно. Через месяц с начала опыта диапаузирующие особи подвергались охлаждению, после чего жуки снова ставились на длинный день. Это дало возможность выяснить дальнейшую судьбу диапаузирующих особей.

В связи с тем, что диапаузирующие жуки в эксперименте питаются и обладают значительной подвижностью, что установлено также у *Ch. bipustulatus* L. и *Ch. geminus* Zasl. (Заславский и Богданова, 1965), мы изучили у них в сравнении с недиапаузирующими интенсивность дыхания и жировой обмен. Жир экстрагировался серным эфиром в микроаппаратах Сокслета; интенсивность дыхания определялась в микрореспирометре Баркрофта—Крога.

Камеры освещались люминесцентными лампами ДС-20, создававшими освещенность около 200 лк. Опыты проводились при 20 и 25°. Освещение и заданная температура в камерах регулировались автоматически.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Имагинальная диапауза у кокцинеллид описана давно (Добрянский, 1922). Главной особенностью ее является отсутствие оогенеза и наличие хорошо развитого жирового тела. Этим же характеризуется имагинальная диапауза у *Ch. renipustulatus*. Она является обязательным явлением в жизненном цикле хилокоруса. В состоянии диапаузы жуки переносят неблагоприятные условия осенне-зимнего периода. Здесь следует также отметить интересную особенность, состоящую в том, что наряду с диапаузирующими жуками с зачаточным развитием яичников в любом поколении встречаются и такие особи, у которых яичники не содержат фолликулов. Они составляют примерно 7% от числа диапаузирующих (Пантюхов, 1965). Такие жуки в природе живут, по-видимому, дольше, чем остальные диапаузирующие особи, и представляют собой постоянный резерв на случай гибели популяции при неблагоприятных условиях развития. В лабораторных условиях они также на 1—2 месяца живут дольше других диапаузирующих жуков.

В Майкопском районе почковидный хилокорус имеет две генерации; при благоприятных условиях бывает частично третья. Под Ленинградом жуки имеют только одно поколение. Вот почему интересно было проследить влияние длины дня на развитие популяций этого вида.

Результаты исследований фотопериодической реакции жуков из разных географических популяций приводятся в табл. 1.

Таблица 1

Фотопериодическая реакция географических популяций
Chilocorus renipustulatus

	Температура (в °С)	Фотопериод (в час.)											
		0 (темнота)	4	8	11	12	13	14	15	18	20	22	24
Майкоп	25	100	100	100	100	89.0	58.0	47.7	12.0	16.8	19.3	18.0	17.7
	20	100	100	100	100	93.8	61.0	51.0	14.6	19.2	19.9	18.7	18.6
Ленинград	25	100	100	100	100	100	100	95.4	59.9	28.7	46.4	52.2	58.9
	20	100	100	100	100	100	100	92.7	65.5	33.8	47.6	51.9	64.1

Сравнительное изучение влияния длины светового дня показало, что около 11% жуков майкопской популяции активны при 12-часовом дне и откладывают яйца, тогда как жуки ленинградской популяции при этом световом режиме полностью диапаузируют. 4.6% ленинградских жуков начинают откладывать яйца только при 14-часовом световом дне. Следовательно, у них разный критический световой порог, отличающийся на два часа, причем эта разница наблюдается при 20 и 25°. Остальные жуки, в отличие от дубовой блошки *Haltica saliceti* Ws. (Кузнецова, 1955) и колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Горышин, 1958), довольно подвижны, питаются, но остаются с неразвитыми яичниками, имеют значительные жировые резервы и живут долго, что характерно также для *Ch. bipustulatus* и *Ch. geminus* (Заславский и Богданова, 1965). В темноте при 4, 8, 11 час. света майкопские жуки, а ленинградские и при 12 и 13 час. света в сутки находятся в диапаузе и живут до естественной смерти.

Самый высокий процент активных жуков в эксперименте среди майкопских наблюдается при 15 час. света в сутки (88%), а среди ленинградских — при 18—20 час. (71.3—53.6). Эту особенность можно поставить, по-видимому, в связь с тем, что в местах постоянного обитания их — это самый длинный день, когда среди жуков майкопской и ленинградской популя-

ций может появляться максимум активных особей. Здесь же следует отметить, что в наших опытах при двух температурных режимах никогда не наблюдалось 100% активных жуков. Среди майкопских жуков при 25° было не менее 12% диапаузирующих, среди ленинградских — 28.7—46.4 (в среднем 37.5%). Как видно из данных табл. 1, критический световой порог у них не изменился и процент диапаузирующих жуков, развивавшихся при 20 и 25°, также почти равен, что является особенностью этого вида, отличающегося от изученных в этом плане кокциnellид (Hodek a. Cerkasov, 1961; Hodek, 1962) и других насекомых (Данилевский, 1961), у которых с повышением температуры критический световой порог сдвигается в сторону снижения длины дня.

Минимальный процент диапаузы у этого вида проявляется только в узком отрезке светового дня, что сближает его с реакцией на длину дня моновольтинных видов, например, *Euproctis chrysorrhoea* L., *Leucota salicis* L. (Гейспиз, 1953), а также с северными формами полициклических видов, таких, как *Acronycta rumicis* L., *Spilosoma menthastri* Esp. (Данилевский, 1961) и *Laspeyresia pomonella* L. (Шельдешова, 1962), и др.

Следовательно, ни длительное воздействие температуры 25°, ни длинный день на фоне температур 20 и 25° у некоторых жуков, даже южной популяции, не снимают диапаузы. Сюда в первую очередь относятся, по-видимому, те жуки, у которых яичники совсем не содержат фолликулов и которые в каждом поколении составляют около 7% от числа диапаузирующих. Поэтому представляло интерес выяснить дальнейшую судьбу таких жуков. С этой целью диапаузирующие особи из серии опытов с попарным воспитанием через месяц с начала эксперимента охлаждались при плюс 4 — минус 2°. Одна часть жуков охлаждалась в течение пяти, другая — восьми и третья — десяти недель. В результате опытов выяснилось, что все жуки ленинградской популяции после пятинедельного охлаждения продолжали диапаузировать, среди майкопских диапаузировало 58%. Восьминедельное охлаждение полностью сняло диапаузу у майкопских жуков, тогда как среди ленинградских продолжало еще диапаузировать 41%. После охлаждения в течение 2.5 мес. среди ленинградских жуков в диапаузе оставалось еще 13%. Эти жуки уже после месячного развития на длинном дне при температуре 25° были вскрыты; оказалось, что яичники у них оставались неразвитыми. Судя по тому, что с увеличением длительности охлаждения количество диапаузирующих жуков уменьшалось, можно думать, что более продолжительное охлаждение снимет диапаузу и у ленинградских жуков, в том числе и у тех диапаузирующих особей, у которых в яичниках отсутствуют фолликулы и которые встречаются в любом поколении.

Как уже было отмечено ранее, диапаузирующие жуки хилокоруса при температуре 20 и 25° подвижны, активны и питаются. Ни одна особь, подобно дубовой блошке, в эксперименте не опускается на дно банки в сухие листья. В связи с этой особенностью интересно было сравнить интенсивность дыхания диапаузирующих и недиапаузирующих жуков, так как по дыханию можно судить об уровне обмена веществ. С этой целью интенсивность дыхания определялась у обеих групп жуков, взятых из серии опытов с попарным воспитанием.

Результаты определений уровня дыхания у жуков приводятся в табл. 2.

Как видно из материалов табл. 2, количество кислорода, поглощаемого диапаузирующими жуками, примерно в два раза ниже по сравнению с яйцекладущими. Однако эти цифры сравнительно высоки, так как хорошо известно, что другие диапаузирующие насекомые потребляют кислорода десятки раз меньше, чем активные. В этом отношении наш вид отличается от других. Это объясняется, как уже сказано, подвижностью жуков, а последняя требует значительных энергетических затрат, которые постоянно восполняются у них питанием. Сравнительно высокая интенсив-

Таблица 2

Интенсивность дыхания диапаузирующих и яйцекладущих жуков
Chilocorus renipustulatus (температура 25°, среднее из трех определений)

Состояние жуков	Возраст жуков в сутках			
	21	30	40	50
	потребление O ₂ в мм ³ на 1 г жирового веса в 1 час			
Активные яйцекладущие	1104.4	1251.1	1115.3	951.6
Диапаузирующие . . .	502.3	600.6	524.4	434.1

ность дыхания у диапаузирующих жуков указывает на высокий уровень обмена веществ у них в условиях лабораторного эксперимента.

Ранее уже было отмечено, что диапаузирующие жуки имеют заметно больше жировых резервов, чем яйцекладущие. Для нахождения количественных различий в его содержании мы определяли жир у диапаузирующих жуков (табл. 3).

Таблица 3

Динамика накопления и расходования жировых запасов у жуков
Chilocorus renipustulatus

Состояние жуков	Возраст жуков в сутках				
	21	30	40	50	75
	содержание жира в процентах на сухой вес				
Яйцекладущие	19.4	19.8	20.2	19.0	14.4
Диапаузирующие	23.1	24.2	24.7	23.8	20.6

Количество жира у диапаузирующих жуков выше по сравнению с яйцекладущими, несмотря на подвижность, которая требует значительных энергетических затрат.

Следовательно, диапауза у этого вида характеризуется только прекращением развития яичников, несколько большими по сравнению с яйцекладущими жуками жировыми резервами и сравнительно небольшим снижением обмена.

Сопоставляя экспериментальные данные с природной фенологией вида, можно отметить, что в Майкопском районе в 1962 г. жуки начали откладывать яйца во второй декаде апреля, и первое поколение появилось в середине июня при среднесуточной температуре 20.7° и самом длинном дне 15 ч. 34 м. Вскрытие жуков показало, что среди них яйцекладущих было 86.7%, что почти совпало с экспериментальными данными, полученными при попарном их воспитании в лаборатории при 20°. Жуки второго поколения отрождались в конце июля—начале августа при среднесуточной температуре 24.6° и длине дня 13 ч. 20 м., т. е. при коротком дне, когда в лабораторных условиях активных жуков было около 42%. В начале второй декады сентября при среднесуточной температуре 17.2° около 23% жуков второго поколения стали откладывать яйца, что было установлено вскрытием, но личинки частично третьего поколения погибли вследствие резкого похолодания, наступившего в конце сентября. Основная же масса жуков второго поколения ушла в зимовку.

В окрестностях Ленинграда жуки начали откладывать яйца в середине июня, и новое поколение появилось в начале августа, когда длина дня составляет здесь 14 ч. 17 м., но недостаток эффективного тепла препят-

ствует развитию даже частичного второго поколения, и все жуки в конце сентября ушли в зимовку.

С целью изучения поведения ленинградских жуков на юге, в начале мая 1961 г. около 500 особей было привезено в окрестности Майкопа, где они были размещены на деревьях в марлевых изоляторах. Появившиеся там в начале июля жуки нового поколения (длина дня 14 ч. 17 м.) почти в 80% ушли в зимовку, и только около 20% их дали начало второму поколению.

Следовательно, ленинградская популяция даже в условиях Северного Кавказа сохраняет склонность к моновольтинизму.

Изучение вопроса о чувствительной к свету стадии в жизненном цикле этого вида показало, что таковой являются молодые жуки.

ВЫВОДЫ

Установлено, что *Chilocorus renipustulatus* имеет четко выраженную фотопериодическую реакцию, и по этому признаку выделяются майкопская и ленинградская внутривидовые формы. Майкопская (южная) популяция имеет критический световой порог 12 час., ленинградская — 14 час. Наибольшее число активных жуков среди майкопских наблюдается при 15 час., а среди ленинградских — при 18—20 час. света. Это связано, по-видимому, с наиболее длинным днем в местах постоянного обитания жуков. При температурах 20 и 25° у жуков обеих популяций критический световой порог постоянный, и процент диапаузирующих жуков при этих условиях также близок. Даже на длинном дне на фоне этих температур 100%-го бездиапаузного развития у популяций не наблюдается. Среди майкопских жуков при таких условиях диапаузирует не менее 12%, среди ленинградских — в среднем 37.5%. При круглосуточном освещении количество диапаузирующих жуков увеличивается. По фотопериодической реакции почковидный хилокорус напоминает некоторые моноциклические виды. Диапаузирующие жуки при 20 и 25° на коротком дне живут до 4—4.5 мес. Ни длинный день, ни температура 20 и 25° не снимают диапаузу. Последняя снимается только охлаждением, причем для майкопских жуков необходимо охлаждение в течение 2, а для ленинградских — более 2.5 мес. Диапаузирующие жуки подвижны, активны, питаются, содержат больше жировых запасов, чем яйцекладущие активные жуки, но в продолжение всей диапаузы имеют неразвитые яичники. Интенсивность дыхания, а следовательно, и обмен веществ у диапаузирующих жуков сравнительно высоки, что связано с их значительной подвижностью. Среди диапаузирующих жуков в любом поколении имеется небольшой процент особей (около 7%), у которых в яичниках отсутствуют фолликулы. Такие жуки живут дольше остальных диапаузирующих особей.

ЛИТЕРАТУРА

- Гейсниц К. Ф. 1953. Реакция мововольтинных чешуекрылых на продолжительность дня. Энтом. обзор., 33 : 17—31.
- Горышин Н. И. 1958. Влияние длины дня на формирование диапаузы у колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say). В сб.: Колорадский жук. Изд. АН СССР, М., 2 : 136—149.
- Данилевский А. С. 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Изд. Ленингр. унив. : 1—243.
- Добржанский Ф. Г. 1922. Имагинальная диапауза у божьих коровок. Изв. Отд. прикл. энт., 2 : 229—234.
- Заславский В. А. и Т. П. Богданова. 1965. Особенности имагинальной диапаузы у двух видов *Chilocorus* (Coleoptera, Coccinellidae). Тр. Зоолог. инст. АН СССР, 36 : 89—95.
- Кузнецова И. А. 1955. Об изменениях жировой ткани в связи с фотопериодической реакцией и диапаузой насекомых. Зоолог. журн., 34, 3 : 532—541.

- Пантюхов Г. А. 1965. Влияние температуры и влажности на развитие почковидного хилокоруса (*Chilocorus renipustulatus* Scriba). Тр. Зоолог. инст. АН СССР, 36 : 70—85.
- Попова Е. И. 1938. Выяснение влияния комплекса хищников (местные виды) и паразитов на динамику развития калифорнийской щитовки. Итоги научно-исслед. работ Всес. инст. защиты раст. за 1936 г., 3 : 51—52.
- Теленга Н. А. 1937. Об использовании хищных жуков кокциnellид (сем. Coccinellidae) для борьбы с вредителями. Тр. Всес. акад. сельскохоз. наук им. В. И. Ленина. (Работы IV пленума секции защиты растений) : 57—67.
- Теленга Н. А. 1948. Биологический метод борьбы с вредными насекомыми (хищные кокциnellиды и использование их в СССР). Изд. АН УССР : 1—119.
- Теленга Н. А. и М. В. Богусова. 1938. Применение хилокорусов для борьбы с калифорнийской щитовкой на Кавказе. Итоги научно-исслед. работ Всес. инст. защиты раст. за 1936 г., 3 : 52—54.
- Шельдешова Г. Г. 1962. Значение длины дня в регуляции числа поколений и диапаузы яблонной плодовой мушки *Laspeyresia pomonella* L. ДАН СССР, 147, 2 : 480—483.
- Нодек J. 1962. Experimental influencing of the imaginal diapause in *Coccinella septempunctata* L. (Col., Coccinellidae). 2 Part. Casopis Československe společnosti Entomologicke, 59, 4 : 297—313.
- Нодек J. а. J. Cerkasov. 1961. Prevention and artificial induction of imaginal diapause in *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera, Coccinellidae). Entomologia experimentalis et applicata, 4, 3 : 179—190.

Зоологический институт АН СССР,
Ленинград.

SUMMARY

Chilocorus renipustulatus Scriba was found to have a distinct photoperiodic reaction. Due to this we distinguish Maikop and Leningrad, infraspecific forms. In the Maikop (southern) and Leningrad populations the critical light threshold is 12 and 14 hours, respectively. In both populations the critical light threshold is equal at 20° and 25° C and the ratio of diapausing beetles is almost the same under these conditions. Even during a long day 100% diapause-lacking development in these populations was not observed at these temperatures. In the Maikop generation not less than 12% of all beetles enter diapause, in the Leningrad one — 37.5%. Neither long day, nor temperature 20° and 25° C prevent the diapause. The latter may be ceased only by cooling: the Maikop and Leningrad beetles need 2 and 2.5 months of cooling, respectively. Under experimental conditions diapausing beetles feed, are rather mobile and active. In this respect their diapausing rate is 2 times lower than is that in oviparous beetles. Diapausing individuals contain more fat reserves. The conclusion can be drawn that the diapausing beetles *Chilocorus renipustulatus* are characterized by the absence of oogenesis, the presence of fat reserves, lower respiration and metabolism rates.