

А. В. Ликвентов

СУТОЧНЫЕ И СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ТЕМПЕРАТУРНОГО ПРЕФЕРЕНДУМА ЖУКОВ *PSEUDOPHONUS PUBESCENS* MÜLL.

Исследования температурного преферендума жуков *Pseudophonus pubescens* Mill. были начаты в 1946 г. в связи с разработкой вопроса о конструировании притягивающих приманок для борьбы с зерноядными жужелицами на посевах злаков, поставленного лабораторией приманочных методов борьбы Всесоюзного Института защиты растений под руководством проф. В. Н. Старка.

Принцип притягивающих приманок заключается в том, что на очень малых участках, рассеянных по обрабатываемой площади, создаются условия, наиболее привлекающие тех вредных насекомых, в отношении которых проводится мероприятие. Передвигаясь по территории, эти насекомые встречают такие участки и на них задерживаются. В результате вся площадь освобождается от вредителя, а скопившиеся на ничтожной ее части под приманками насекомые могут быть уничтожены с затратой минимального количества средств.

Имеющиеся данные показывают, что концентрирующее свойство приманок тем выше, чем большее количество факторов, определяющих распределение насекомых, создается в благоприятном соотношении под приманками.

Одним из таких факторов является температура. Ряд исследований, посвященных изучению реакции животных на температуру, свидетельствует о том, что у насекомых существует способность активно выбирать определенные температуры при наличии температурного градиента. Избираемые в таких условиях температуры получили название „температурного преферендума“ (или термопреферендума, преферендума, термотактического оптимума и т. п.). Последний в некоторых случаях берется в основу для объяснения поведения насекомых. Беклемишев (1934) считает, что в природе животные (в том числе и насекомые) живут в условиях, приближающихся к оптимуму и более или менее постоянных, уходя от крайних отклонений температуры и влажности и выбирая наиболее благоприятные. В своих выводах этот автор исходит из предположения об относительном постоянстве температурного преферендума. Более ясно идея постоянства преферендума выражена Граевским (1946), работавшим с водными беспозвоночными (брюхоногими моллюсками и насекомыми), который в отношении исследованных видов считает термопреферендум видовым признаком, не зависящим даже от сезонных изменений.

Исследования других авторов приводят их к противоположным заключениям о большой зависимости температурного преферендума от условий предварительного содержания насекомых. Гертер (Herter, 1925), Боден-

геймер и Шенкин (Bodenheimer u. Schenkin, 1928) говорят о непостоянстве преферентума и зависимости его от предварительного воздействия внешних факторов. Подобные выводы делает и Рубцов (1935). Относительно исследованных им 8 видов саранчевых он даже высказывает предположение, что „... у саранчевых нет никакого преферентума“, считая, что в пределах нормальных колебаний (12—38°) влияние температуры перекрывается другими факторами, такими, как влажность, свет, голод и т. п.

Существенным недостатком упомянутых исследований является недоучет фактора времени. В изложении материалов ни один из авторов не указывает часы суток, когда ставился опыт. Эта ошибка приводит к односторонним выводам: либо к утверждению постоянства температурного преферентума, либо к полному его отрицанию. В настоящее время имеются данные, свидетельствующие о наличии суточной ритмики в реакции ряда видов на температуру. Нашиваненко (1938) установил, что личинки *Telebrio molitor* L. и *Chironomus plumosus* L. лучше переносят высокие температуры в дневные часы, чем в утренние и вечерние. По отношению к температуре он делит организмы на ритмические и аритмические.

Все это привело к заключению о необходимости, прежде чем практически решать вопрос о создании определенного температурного режима под приманками, установить наличие температурного преферентума у изучаемого объекта (зерновой жучелицы), абсолютное значение избираемых температур и степень изменчивости отношения жуков к температуре в суточном и сезонном разрезе. С этой целью была проведена серия лабораторных опытов по распределению температурного преферентума жуков.

Преферентум определялся в термограде, который представлял собой деревянный ящик длиной 110 см и шириной 14 см. Высота стенок равнялась 13 см. Дно термограда изготовлено из медной пластины, которая с обоих узких концов выступала наружу. Один наружный конец пластины имел электрический нагрев, а противоположный погружался в железный бачок со льдом. Благодаря толстой пробковой изоляции, покрывавшей снаружи весь термоград, на медном дне создавался равномерный спад температуры от 35—40° до 5—6°C. Стенки изнутри были выложены стеклянными пластинками, благодаря чему жучелицы могли располагаться в термограде только по дну. Двойная остекленная крышка термограда затемнялась плотной бумагой, чем исключалась возможность влияния неравномерного освещения.

Подопытные жуки вне термограда во всех случаях содержались в чашках Коха, дно которых покрывалось увлажненной фильтровальной бумагой. В качестве корма давались в избытке сухие зерна пшеницы.

Опыты с *Pseudophoxus pubescens* Müll., поставленные в 1946 г., показали, что жуки выбирают определенную зону температур. Основная масса их располагалась в пределах 20—30°. Максимальная температура, до которой доходили отдельные особи, равнялась 37°. Наряду с этим выяснилось, что преферентум жуков не является постоянным, а обнаруживает большие колебания в продолжение суток.

Детальные круглосуточные наблюдения за изменением температурного преферентума проводились в 1947 г. В каждом отдельном случае жуки собирались на поле в день, предшествовавший опыту. Ночью насекомые находились в чашках Коха при комнатной температуре, а на следующее утро помещались в термоград за 2—3 часа до первого учета. Учеты проводились через каждые 3 часа. Последний учет по времени соответствовал первому (проведенному сутки назад) и служил для него контролем.

Рис. 1 иллюстрирует распределение жуков в термограде в различные часы суток, установленное круглосуточными опытами в течение 22—24 июля.

Рассматривая картину распределения жуков по часам учета, легко убедиться, что температурный преферендум в течение суток претерпевает большие изменения. Происходит сжатие и расширение диапазона избираемых температур с ритмической последовательностью. У самок в дневные часы диапазон ограничен температурами от 20.5 до 30°; у самцов — от 18.3 до 28°, а ночью как те, так и другие рассеиваются преимущественно в сторону низких температур до минимума шкалы термограда. При этом область максимальных температур у самок несколько выше, чем у самцов.

Приведенные на рис. 1 средние избираемые температуры полностью отражают суточную динамику преферендума. Наиболее высокие температуры падают на дневные часы, достигая 25.3° у самок и 24.4° у самцов и соответствуют периоду скучивания, а минимум, отмеченный в 4 часа ночи, отражает момент рассеивания по температурной шкале и составляет соответственно 16 и 17.5°.

Результаты круглосуточных определений преферендума, полученные на протяжении сезона, показывают, что в различные периоды активной жизни жуков значительно изменяется как суточная динамика температурного преферендума, так и его абсолютная величина (рис. 3).

Весной после выхода жуков из зимовки изменения преферендума самцов дают лишь слабый намек на суточный ритм, обнаруживая незначительное повышение в 10 и 13 часов. Большую четкость ритм приобретает месяц спустя (20 VI), в период созревания половых продуктов, и наиболее отчетливо выражен кривой, полученной 2 VII с наступлением половой зрелости (начало спаривания и яйцекладки). Динамика преферендума молодых самцов, собранных 19 VIII, свидетельствует о наличии такого же ритма, но несколько искаженного резким подъемом в час ночи. Сходная картина получена и для самок, показавших соответствующее увеличение четкости кривой преферендума, причем в августе суточная ритмичность еще полностью сохраняется. Следует иметь в виду, что августовские опыты с самками, как и все предыдущие, были поставлены с перезимовавшими жуками, в то время как самцы в августе были взяты молодые, отродившиеся незадолго до опытов, и, безусловно, значительно отличались от старых по своему физиологическому состоянию.

Помимо указанных изменений суточной динамики, приведенные данные свидетельствуют о сезонной изменчивости абсолютных величин преферендума. Последнее легко установить по средней избираемой температуре в час дня, установленной в различные сроки весенне-летнего сезона. Указанный час был выбран для определений потому, что он соответствовал периоду максимального скучивания жуков, когда преферендум выражен наиболее отчетливо. Полученные результаты графически изображены на рис. 4.

Наиболее высокие температуры, о чем свидетельствует график, жуки выбирали в конце июня — начале июля. Преферендум самцов достиг максимума 20 VI, самок 2 VII. В дальнейшем последовало неуклонное падение кривых для обоих полов.

Эти сезонные изменения обнаруживают большое соответствие метеорологическим условиям мест обитания, в частности, изменения температуры воздуха. На рис. 4 столбиками показаны средние декадные температуры воздуха на одном из близких участков, которые дают общую характеристику температурного режима, сложившегося летом 1947 г. в прилежащих к Ленинграду районах. Нарастание величины преферендума

идет вслед за подъемом температуры в природе. В той же последовательности происходит и спад.

Таким образом устанавливается определенная зависимость температурного преферендума жуков от температуры среды обитания. Для уточнения этой зависимости были поставлены лабораторные опыты.

Задачей первого эксперимента явилось выяснение степени закрепленности суточного ритма преферендума жуков *Pseudophonus pubescens* Müll. Для этого самцы, показавшие наиболее четкий ритм 2 VII, были помещены в условия постоянной температуры (20—21°) и полного отсутствия света. Последующие определения суточной динамики температурного преферендума произведены через 9, 16 и 30 дней после начала опыта. Полученные результаты, представленные на рис. 2, показывают, что суточный ритм сохраняется длительное время. Как на 9-й, так и на 16-й

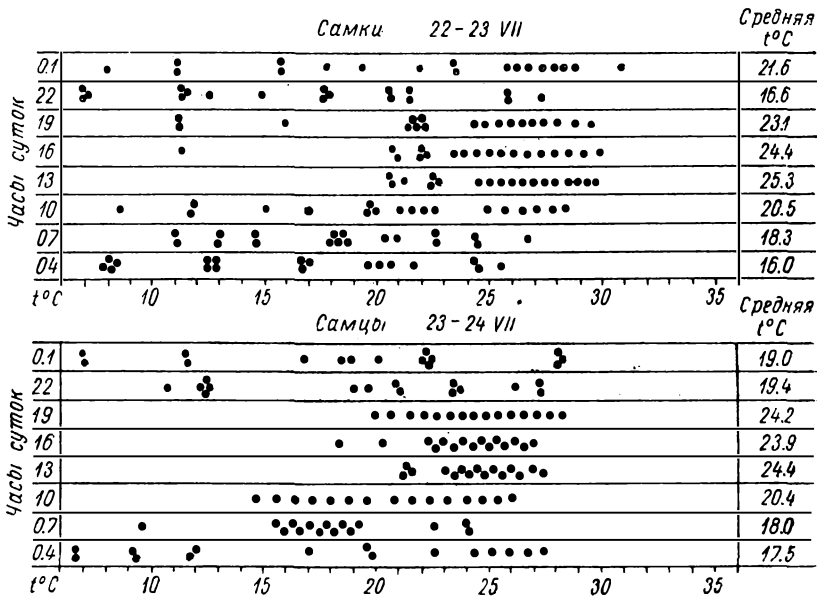


Рис. 1. Распределение жуков *Pseudophonus pubescens* Müll. в термограде в различные часы суток.

день минимальная температура наблюдалась в час ночи, хотя общая конфигурация кривых уже значительно отличалась от исходной. Кривая же, полученная месяц спустя после помещения жуков в константные условия, свидетельствует о более глубоком нарушении ритма. Ясно видны два минимума, разделенные между собой промежутком времени, равным 12 часам. Следовательно, потребовалось около месяца для того, чтобы полностью нарушить естественно сложившийся ритм преферендума.

Вторым экспериментом решался вопрос о том, какова должна быть продолжительность воздействия температур, чтобы вызвать изменения абсолютной величины преферендума. Для этого жуки (самцы), содержавшиеся в лаборатории при температуре 16—18°, после предварительного определения температурного преферендума в 16 часов 4 X были разделены на две партии по 15 особей и помещены в контрастные температуры. Одна группа жуков находилась в камере политермостата с температурой 8—10°, а вторая — 30—32°. Дальнейшие определения производились также в дневные часы (таблица).

Влияние условий предварительного содержания на абсолютную величину температурного преферендума самок *Pseudophonus pubescens* Müll.

Дата учета	Продолжи- тельность в днях	Средняя температура, избираемая жука- ми, содержавшимися при температуре				Примечание
		8—10°		30—32°		
		час учета	темпера- тура °C	час учета	темпера- тура °C	
11 X	7	14.30	21.8	16.00	21.4	Исходная величина пре- ферендума определена 4 X в 16 часов и соста- вила 23.8°
16 X	12	13.00	15.0	15.00	23.3	
17 X	13	15.00	14.4	13.00	23.0	
25 X	21	12.30	14.5	14.30	22.7	

Семидневное содержание в контрастных условиях не вызвало различий в величине избираемых температур, но уже на 12-й день разница была резко выражена. Преферендум жуков, содержащихся при температуре 8—10°, оказался ниже более чем на 8°. Достигнутое различие продолжало сохраняться и в следующие сроки, что позволяет его рассматривать как установившееся.

Полученный результат показывает, что для появления изменений в выборе температур достаточно нахождения жуков в новых условиях в течение 10—12 дней. Наряду с этим обращает внимание тот факт, что преферендум жуков, находившихся при

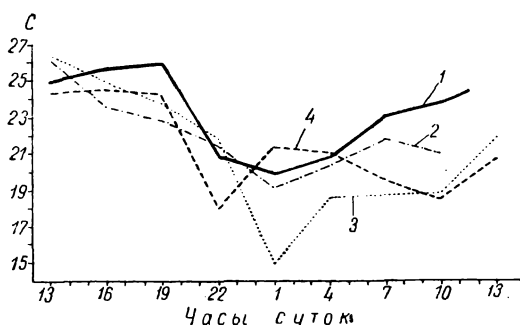


Рис. 2. Изменение суточной динамики температурного преферендума жуков *Pseudophonus pubescens* Müll. под воздействием константных условий (постоянная темнота и температура 20—21°).

Кривые: 1—преферендум жуков, собранных в поле 2 VII; 2—преферендум жуков через 9 дней—11 VII; 3—через 16 дней—18 VII; 4—через 30 дней—1 VIII.

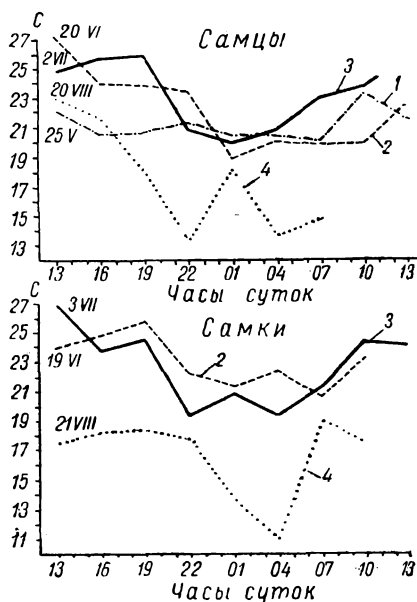


Рис. 3. Сезонные изменения суточной динамики преферендума жуков *Pseudophonus pubescens* Müll.

Кривые: 1—преферендум жуков в период весеннего питания; 2—в период полового созревания; 3—в период спаривания и яйцекладки; 4—в период подготовки к зимовке.

повышенной температуре (30—32°), не превысил исходной величины.

До последнего времени в исследованиях температурного преферендума не ставился вопрос о возможности существования более или менее постоянных суточных колебаний в отношении насекомых к температуре. В одних случаях преферендум, установленный в какой-либо час суток, принимался за постоянную величину, в других — изменения преферендума

объяснялись различными сроками воздействия внешней среды. В этом отношении показательные выводы делают Боденгеймер и Шенкин (1928). Перемещения жуков *Tribolium confusum* Duv. в термограде в продолжение 5—8 часов авторы объясняют только влиянием голода.

Исследования показывают, что перемещения могут также явиться результатом суточной динамики преферендума. На рис. 1 и 2 видно, что в течение 8 часов происходят весьма значительные изменения в выборе температур, причем эти изменения совершаются с ритмической последовательностью. Жуки, рассеявшиеся по дну термограда в ночные часы, с наступлением следующего дня вновь передвигались в теплую сторону, концентрируясь на все более ограниченном отрезке температурной шкалы.

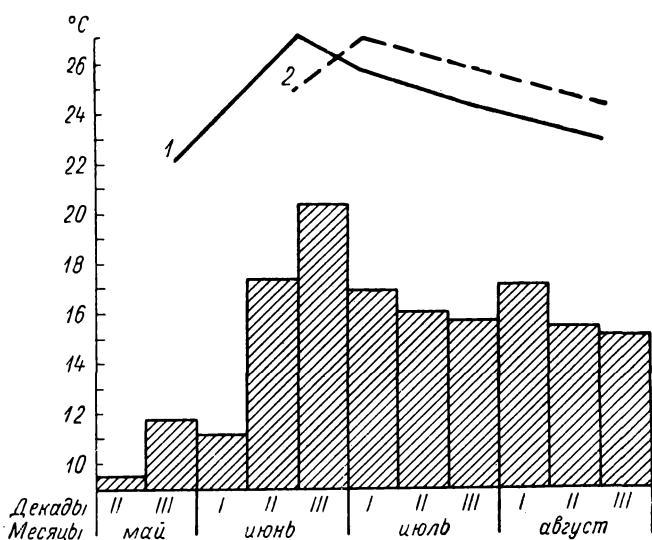


Рис. 4. Сезонная динамика температурного преферендума жуков *Pseudophonus rubescens* Müll. (по определениям в 13 часов).

Кривые: 1—преферендум самцов; 2—преферендум самок; штриховкой показана средняя за декаду температура воздуха.

Наблюдения за жуками в природе показали, что часы рассеивания их в термограде соответствуют периоду повышения активности в естественной обстановке. Будучи отрицательно фототропичны, жуки появлялись на поверхности только в ночные часы, поскольку ночные температуры летних месяцев (июнь—июль) достаточно высоки, а порог активности жуков, установленный в лаборатории, находится около 6° .

Совершенно иная картина наблюдалась весной. До последних чисел мая минимальная температура воздуха не превышала 4.7° и только 3 дня — 26, 28 и 29 числа — была выше 6.4° . Оставаясь ночью неподвижными, пробудившиеся после зимовки жуки выходили на поверхность в различные часы суток при благоприятном сочетании температуры и освещения. Так, например, появление их на поверхности было отмечено в следующие сроки: 27 V в 16 часов (при температуре воздуха 18.5° и сплошной облачности), 28 V в 10 часов (при низкой облачности и 16°) и в 22 часа (14°) и, наконец, 29 V в 1 час 30 мин. ночи при 10.5° . Естественно, что о каком-либо ритме активности в этот период не могло быть и речи.

Отсутствие ритма полностью отразилось на кривой преферендума, полученной для самцов 25—26 V (рис. 3).

Лабораторный эксперимент по выяснению степени закрепленности суточного ритма преферендума самцов *Pseudophonus pubescens* Müll. (рис. 2) позволил установить два момента. Во-первых, что суточный ритм не подвержен кратковременному (случайному) изменению условий среды (так как на девятый день опыта он еще полностью сохранился) и, во-вторых, что он одновременно не является постоянным свойством организма, а отражает существующую в природе суточную периодичность смены внешних факторов, обуславливающих соответствующее поведение насекомого. Второе приводит к сезонным изменениям суточной динамики температурного преферендума.

В такой же зависимости от условий среды находится и абсолютная величина избираемых температур, которые достигают максимума в наиболее жаркий период лета (рис. 4), следуя в своих изменениях за ходом средних декадных температур. Таблица свидетельствует о том, что десятидневного срока для изменения преферендума вполне достаточно.

Одновременно следует учитывать физиологическое состояние жуков. В опыте, поставленном в октябре с жуками, готовившимися к зимовке, нам не удалось получить повышения преферендума помещением их в камеру с температурой 30—32° (таблица), тогда как у того же вида в период половой активности (июль) температурный преферендум достигал 27° (рис. 3 и 4). Этот факт говорит о том, что внешние условия своеобразно преломляются в организме, в зависимости от его физиологического состояния, и не всегда вызывают одну и ту же реакцию.

Выводы

1. У жуков *Pseudophonus pubescens* Müll. ясно выражена избирательная способность по отношению к температуре. Наиболее предпочитаемая зона температур лежит в пределах 20—30° С.

2. Температурный преферендум вида в течение суток не остается постоянным. Его изменения совершаются с ритмичной последовательностью, обуславливая четкую концентрацию на узком отрезке температурной шкалы днем и расселение в сторону низких температур ночью.

3. Суточный ритм преферендума и абсолютная величина избираемых температур значительно изменяются в течение периода активной жизни жуков, приобретая максимальное выражение в летние месяцы.

4. Температурный преферендум жуков является отражением в организме внешних условий среды обитания, причем характер отражения зависит от физиологического состояния жуков на разных этапах их развития.

5. Температурный преферендум необходимо изучать с учетом суточной и сезонной изменчивости физиологического состояния организмов, а отдельные определения должны производиться строго в определенное время суток.

ЛИТЕРАТУРА

Беклемишев В. Н. 1934. Суточные миграции беспозвоночных в комплексе наземных биоценозов. Тр. Пермск. биол. н.-иссл. инст., VI, 3—4: 119—108. — Граевский Э. Я. 1946. Термопреферендум и температурный оптимум пресноводных моллюсков и членистоногих. Журн. общ. биол., VII, 6: 455—472. — Нашиваненко Г. Г.

1938. Ритмические изменения в чувствительности организмов к высокой температуре и температурная адаптация. Бюлл. эксп. биол. и мед. VI, 1: 72—75. — Рубцов И. А. 1935. О предпочитаемых температурах у саранчевых. Защ. раст., 3: 33—38. — Bodenheimer F. S. und D. Schenkin. 1928. Über die Temperaturabhängigkeit von Insekten. Über die Vorzugstemperatur einiger Insekten. Ztschr. f. vergl. Physiol., 8, 1; 1—15. — Herter K. 1925. Temperaturoptimum und relative Luftfeuchtigkeit bei *Formica rufa* L. Ztschr. vergl. Physiol., 2: 226—233.

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