

А. С. Данилевский

ОБ УСЛОВИЯХ МНОГОЛЕТНЕЙ ДИАПАУЗЫ У ЧЕШУЕКРЫЛЫХ

Известно, что куколки некоторых чешуекрылых могут оставаться в покоящемся состоянии в течение ряда лет. Это явление часто наблюдается в естественных условиях у *Saturnia spini* Schiff. и *S. pavonia* L., большая часть куколок которых развивается только после двух-трехкратной зимовки. Для *Rotschildia jorula* установлены случаи восьмилетнего диапаузирования (Rowley, 1923). Шестилетняя диапауза отмечена для *Eriogaster lanestris* L., *Biston alpina* Sulz. и других (Standfuss, 1896). Штандфусс в цитированной работе приводит длинный список форм, у которых он наблюдал отдельные случаи двукратной зимовки. Число таких примеров может быть значительно увеличено. Характерно, что тенденция к многолетнему покою особенно выражена в некоторых систематических группах, в частности среди *Attacidae*, *Notodontidae*, в определенных родах *Lasiolepididae*.

Биологический смысл этого явления недостаточно ясен. Вероятно, оно должно играть известную роль при наступлении длительных периодов с неблагоприятными для развития условиями; здесь необходимы специальные исследования.

Многолетняя диапауза интересна и со стороны ее физиологического механизма, однако литературные данные в этом направлении отсутствуют.

При исследовании действия температуры на диапаузирующих насекомых мне удавалось экспериментально вызывать (в зависимости от вида и температурных условий) различное удлинение периода покоя, против нормальных сроков, от нескольких месяцев до двух и более лет. У большинства видов длительная задержка развития сопровождалась патологическими явлениями и заканчивалась гибелью. Возможность нормальной реактивации сохранялась лишь у немногих форм.

В настоящей работе приведены результаты наблюдений над динамикой веса в различных температурных условиях куколок *Smerinthus ocellatus* L. и *Phalera bucephala* L. Они позволяют обсудить вопрос об условиях, определяющих способность вида к длительному диапаузированию.

Материал и методы

Диапаузирующие куколки *Smerinthus ocellatus* L. получены в лаборатории из яиц от двух самок, собранных в Петродворце (Ленинградская область) летом 1940 г. Гусеницы выкармливались ивой; окукливание в конце августа и начале сентября. До экспериментов куколки содержались при температуре 12—15°. Куколки *Phalera bucephala* L. получены из гусениц, собранных на дубе в заповеднике Ленинградского университета — «Лес на Ворскле» (Курская область). Окукливание в сентябре. До экспери-

мента куколки содержались в непостоянных условиях, с охлаждением в последние две недели до 8—10°. Все эксперименты начаты 15 октября 1940 г. Материал содержался при 76—80%-й относительной влажности (над NaCl), в камерах политермостата. Отклонения температуры достигали 1—1.5° от средней. С 1 марта 1941 г. материал из температуры 5—12° был перенесен в 18°; остальные серии сохранились в первоначальных условиях до 4 июля, когда эксперимент был прекращен; в дальнейшем проведены лишь отдельные наблюдения.

Результаты экспериментов

В реакциях диапаузирующих куколок *Phalera* и *Smerinthus* на термические условия зимовки обнаружено много общих черт. Куколки отличаются высокой устойчивостью к температуре; в течение первых пяти месяцев эксперимента смертность во всех сериях отсутствовала полностью. Прекращение диапаузы у обоих видов наблюдалось только после длительного воздействия пониженных температур.

Порогом, выше которого невозможна реактивация для *Phalera bucephala* L., является 12—13° (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Реакция диапаузирующих куколок *Phalera bucephala* L. на температурные условия зимовки

Температура зимовки (в °C)	Число развившихся			Число диапаузировавших		Общее число погибших к исходному количеству (в %)			
	Число особей	числечество	в %	числечество	в %	20 IV	10 VI	4 VII	1 XI
3—5	18	18	100	0	0.0	—	—	—	—
10	18	18	100	0	0.0	—	—	—	—
12	17	8	47.0	8	47.0	5.5	0	0	0
18	18	1	5.5	17	94.5	0	0	0	0
22	18	2	11.0	16	89.0	0	0	0	0
25	18	2	11.0	15	89.0	0	5.5	5.5	
27	18	1	5.5	16	89.0	5.5	16.5	27.5	

Время, необходимое для нарушения диапаузы, тем короче, чем ниже действующая температура (исследовано действие лишь температуры выше 0°).

Пределы и время для реактивации диапаузирующих куколок *Smerinthus ocellatus* L. сходны с найденными для *Phalera* (табл. 2).

Несмотря на значительное сходство в реакции исследованных видов на термические условия зимовки, дальнейшая судьба неактивированных особей оказалась различной. Длительное пребывание при температурах выше порога реактивации вызвало среди куколок *Smerinthus* резкое увеличение смертности. К началу июля (т. е. после семи месяцев экспериментального воздействия) большая часть, а к 1 октября все диапаузирующие куколки погибли. Гибели предшествовало прекращение диапаузы, и куколки содержали сформированных, нередко пигментированных бабочек.

Иначе реагирует *Phalera*. Неактивированные особи этого вида оказались очень устойчивыми к температуре и сохраняли полную жизнеспособность в течение длительных сроков. Только при 27° к концу эксперимента

Т а б л и ц а 2

Реакция диапаузирующих куколок *Smerinthus ocellatus* L. на температурные условия зимовки

Температура зимовки (в °C)	Число особей	Число развившихся		Число диапаузировавших		Общее число погибших к исходному количеству (в %)			
		количество	в %	количество	в %	20 IV	10 VI	4 VII	1 XI
2—5	40	35	87.5	5	12.5	0	12.5	12.5	12.5
10	25	18	72.0	7	28.0	0	24.0	28.0	28.0
18	25	1	4.0	24	96.0	0	32.0	64.0	96.0
25	25	1	4.0	24	96.0	0	32.0	88.0	96.0

(начало июля) началось отмирание. В отличие от *Smerinthus* куколки *Phalera* погибли в ранних стадиях развития, повидимому, без прекращения диапаузы.

С 4 июля 1941 г. весь материал сохранялся в неотапливаемом помещении, с отрицательными температурами зимой до -10° . В конце февраля 1942 г. куколки были внесены в помещение с температурой около $+18^{\circ}$ и дали вылет нормальных по внешности и плодовитости бабочек. Часть куколок, однако, продолжала диапаузировать до мая 1942 г., т. е. в течение двадцати месяцев с момента окукления; с этого времени наблюдения за ними были прекращены.

Таким образом, зимовка в температурах выше порога активации приводит к гибели куколок *Smerinthus*, в то время как куколки *Phalera* способны длительно переносить эти условия, не теряя способности к реактивации и нормальному развитию, при помещении их в соответствующие условия.

Динамика веса диапаузирующих куколок в разных температурах показана на рис. 1 и 2.

Кривые для куколок *Smerinthus* (рис. 1) сходны между собой, различаясь лишь абсолютными величинами.

Скорость потери веса (в $\frac{0}{100}$ за сутки) вначале постепенно уменьшается, а затем быстро возрастает. Это увеличение весовых потерь совпадало с прекращением диапаузы, а в высоких температурах предшествовало гибели. Наибольшие величины потери веса в период диапаузирования наблюдались при 18° .

Значительно разнообразнее кривые для куколок *Phalera* (рис. 2). В зависимости от условий зимовки наблюдалось четыре типа реакций. В низких (активирующих) температурах ($5-12^{\circ}$) потери веса были очень малы ($10-30\frac{0}{100}$) и почти постоянны; резкий подъем кривых совпал с прекращением диапаузы. При 18° наблюдалось постепенное снижение весовых потерь и к концу эксперимента скорость падения веса оказалась в два раза меньшей чем в начале ($84.1-40.8\frac{0}{100}$ за сутки). Очень своеобразна реакция куколок на умеренно высокие температуры ($22-25^{\circ}$). В первый месяц эксперимента процент потери веса за сутки был максимальным ($130\frac{0}{100}$ при 25° и $89\frac{0}{100}$ при 22°), но затем очень резко снизился (в два раза при 22° и в четыре раза при 25°), почти достигнув величин, наблюдавшихся в активирующих температурах. Некоторый подъем вновь обнаружился при 25° в последний месяц эксперимента. Наконец, в условиях, близких к верхнему термическому пределу (27°), величины весовых потерь оказались

сравнительно небольшими (65.9—56.1‰) и почти постоянными в течение всего периода.

Температурный градиент динамики веса для разных моментов диапаузы показан на рис. 3 и 4.

Потеря веса куколками *Smerinthus* дает правильную одно-

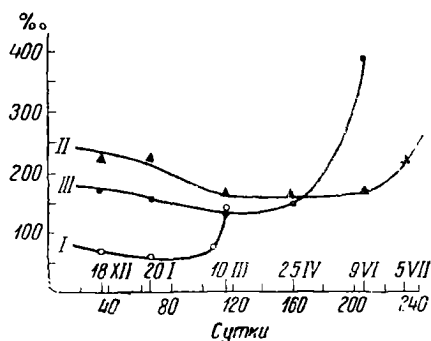


Рис. 1. Среднесуточное снижение веса диапаузирующих куколок *Smerinthus ocellatus* L. в течение зимовки при разных температурах.

Кривые: I — при 10°; II — при 18°; III — при 25°.

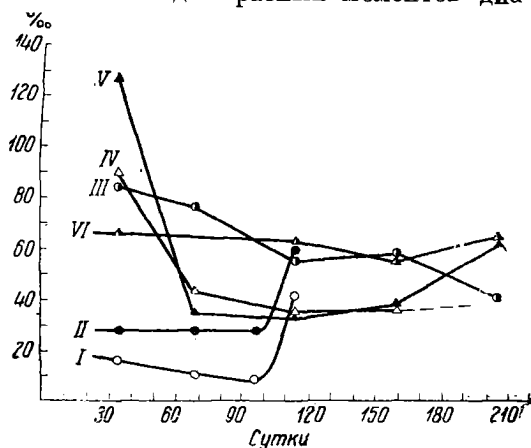


Рис. 2. Среднесуточное снижение веса диапаузирующих куколок *Phalera bucephala* L. в течение зимовки при разных температурах.

Кривые: I — при 10°; II — при 13°; III — при 18°; IV — при 22°; V — при 25°; VI — при 27°.

вершинную кривую, с максимумом 18° и значительным снижением в более высоких температурах. В течение всего периода диапаузы тип кривой сохранялся неизменным, обнаруживая лишь некоторое общее понижение. К концу зимовки (11 III)

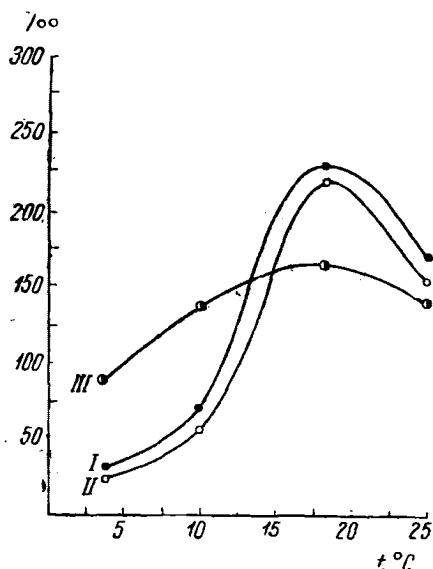


Рис. 3. Изменение реакции на температуру зимовки диапаузирующими куколками *Smerinthus ocellatus* L.

Кривые: средняя потеря веса (в ‰ за сутки): I — на 18 XII; II — 20 I; III — 10 III.

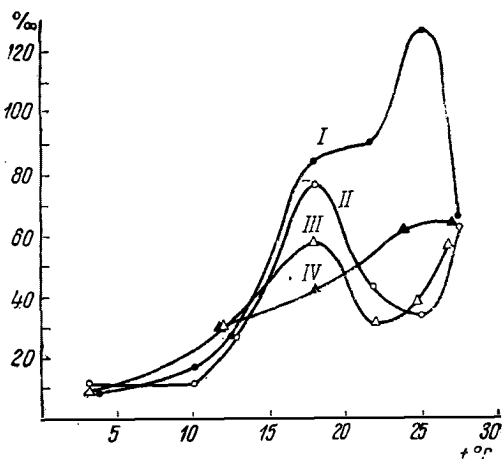


Рис. 4. Изменение реакции на температуру зимовки диапаузирующими куколками *Phalera bucephala* L.

Кривые: средняя потеря веса (в ‰ за сутки): I — на 18 XII; II — 21 I; III — 25 IV; IV — 9 VI.

кривая претерпевает заметное выравнивание, вызванное, с одной стороны, повышением обмена у куколок из низких температур, прекративших диапаузировать, с другой стороны, продолжающимся снижением обмена в температурах выше порога реактивации. Дальнейшая картина искажается начавшимся развитием и отмиранием куколок.

Данные для *Phalera* (рис. 4) обнаруживают у диапаузирующих куколок этого вида резкие изменения реакции на температуру в разные периоды времени. В течение первого месяца кривая была одновершинной с выраженным максимумом при 25° и глубоким снижением к 27°. Однако уже к следующему месяцу кривая резко меняется, приобретает волнообразный характер с двумя вершинами при 18 и 27° и сильным снижением в промежуточной области. В дальнейшем наблюдалось лишь общее снижение уровня кривой. Только к концу эксперимента (начало июня) градиент снова меняется и скорость потери веса приобретает почти прямолинейную зависимость от температуры.

Эти своеобразные кривые, не имеющие аналогий среди опубликованного материала, могут быть истолкованы лишь как результат регуляторной реакции организма на температурные влияния.

Различия в реакции куколок исследованных видов выражены не только в типе динамики веса, но и в абсолютных величинах весовых потерь.

Т а б л и ц а 3

Общая потеря в весе диапаузирующих куколок *Phalera bucephala* L. в разных термических условиях

Температура (в °C)	3—5	10	12	18	22	25	27
Средний начальный вес (в г)	0.853	1.131	0.844	0.883	0.959	1.085	0.889
Средняя потеря веса за 4 месяца (в %)	1.4	1.6	3.1	7.1	5.7	6.8	7.3
Средняя потеря веса за 7 месяцев (в %)	—	—	—	11.6	9.5	12.3	11.8

Среднесуточное снижение веса у *Phalera* во всех условиях было в 3—4 раза ниже, чем у *Smerinthus*. Общая потеря веса куколок *Phalera* за 4 месяца диапаузы, в условиях активизирующих температур (5—12°), составила всего 1.5—3% от исходного веса (табл. 3). В более высоких процентах потери колебался между 5.7—7.3%. К концу семи месяцев диапаузы снижение веса в температурах выше 12° составило примерно 10% от исходного.

Т а б л и ц а 4

Общая потеря в весе диапаузирующих куколок *Smerinthus ocellatus* L. в разных температурах

Температура (в °C)	10	18	25
Средний начальный вес (в г)	2.298	1.978	2.183
Средняя потеря в весе за 4 месяца (в %)	7.8	21.2	16.4
Средняя потеря в весе за 7 месяцев (в %)	—	31.6	32.6

Соответствующие данные для куколок *Smerinthus* (табл. 4) показывают для первого периода потерю веса от 8 до 21%. За семь месяцев неактивированные куколки потеряли более 30% своего веса. Столь большая убыль несомненно служит одной из причин неспособности этого вида к длительному диапаузированию.

Обсуждение результатов

Тормозящее влияние высокой температуры на процесс реактивации диапаузирующих стадий установлено для многих видов насекомых. Этот вопрос подробнее разобран автором в другом месте (Данилевский, 1949). Изложенные здесь данные показывают, что длительность диапаузы зависит от типа динамики веса. Последнее отнюдь не является результатом простого «высыхания» организма, но обусловлено интенсивностью обмена и расходом резервных веществ. Это видно из известных фактов повышения процента воды в тканях к концу диапаузы, снижения количества жира и т. д. Определение количества поглощаемого кислорода куколками *Phalera bucephala* L.¹ в условиях одной температуры показало, что потеря веса прямо пропорциональна интенсивности дыхания (табл. 5).

Т а б л и ц а 5

Поглощение кислорода куколками *Phalera bucephala* L. и динамика их веса при температуре 20°

№№ куколок	Исходный вес куколки (в г)	Среднесуточное поглощение 1—15 III (в мм ³ на 1 г веса)	Среднесуточная потеря веса 1—15 III (в ‰)	Общая потеря веса за 4 месяца (в %)
14	0.946	250.9	68	5.4
15	1.109	487.5	144	17.9
16	1.063	148.7	47	4.4

Сохраняется ли столь же строгая зависимость для разных температур — задача, требующая специальной работы. Все же можно принять, что полученные весовые данные в какой-то мере отражают уровень метаболизма в разных условиях.

В наших опытах куколки *Smerinthus* погибали при потере веса около 30% от исходного. Подобные же величины (30—35%) наблюдались автором на погибающих куколках *Amorpha populi* L. и *Pieris brassicae* L. Геллер (Heller, 1925) обнаружил, что диапаузирующие куколки *Deilephila euphorbiae* L. погибали, если потеря веса приближалась к 40%. По данным Л. К. Лозина-Лозинского, куколки хлопковой совки неизбежно гибнут при снижении веса на 30%. Очевидно, что этот предел истощения сходен у разных видов. Вместе с тем, видовые различия в скорости потери веса колеблются в очень широких пределах. Следующая таблица (табл. 6) из опытов 1945—1946 гг. показывает, что скорость потери веса у *Phalera* в несколько раз меньше, чем у видов *Smerinthus* и *Saturnia*.

Нередко наблюдаются и значительные индивидуальные различия в темпах потери веса. Характерный для каждой особи уровень обмена

¹ Из гусениц, собранных в окрестностях Ленинграда. Измерения производились в микрореспирометре Винтерштейна в начале марта 1946 г.

Т а б л и ц а 6

Потеря веса диапаузирующими куколками разных видов (при 10° и 76% относительной влажности)

Вид	Исходный вес куколки (в г) 16 X 1945	Среднесуточная потеря за 1 де- каду (в %)	Среднесуточная потеря веса за 3 месяца (в %)	Общая потеря веса за 85—89 дней (в %)
<i>Smerinthus ocellatus</i> L.	2.786	0.203	0.171	14.89
<i>Amorpha populi</i> L. .	2.513	0.192	0.174	15.2
<i>Saturnia pavonia</i> L. .	1.056	0.110	0.219	19.12
<i>Antheraea pernyi</i> G. M.	5.065	0.049	0.044	3.81
<i>Acronycta</i> sp.	0.581	—	0.039	3.39
<i>Phalera bucephala</i> L.	1.056	0.063	0.034	3.03
<i>Ph. bucephala</i> L. . .	0.674	0.049	0.022	1.92

поддерживается с удивительным постоянством в течение длительных периодов (табл. 5). На это обратил внимание и Геллер (Heller, 1925).

Очевидно, что большие различия в интенсивности обмена, при незначительных колебаниях в количестве энергетических ресурсов, являются одной из основных причин, определяющих видовые и индивидуальные различия в длительности диапаузирования.

Наряду с этим в способности к длительной диапаузе, вероятно, немалая роль принадлежит приспособительной реакции организма. В пользу этого говорит совпадение высокой устойчивости куколок *Phalera* к длительному действию неблагоприятных условий с наличием у них своеобразной регуляторной реакции. Регуляционные изменения обмена при температурных влияниях обнаружены Лозина-Лозинским (1943) у диапаузирующих гусениц плодовой гусеницы (*Carpocapsa pomonella* L.). Значение этих фактов остается еще неясным. Было бы важно выяснить, имеют ли они место и при действии отрицательных температур.

ЛИТЕРАТУРА

Данилевский А. С. 1949. Зависимость географического распространения насекомых от экологических особенностей их жизненных циклов. Энт. обозр., XXX, 3—4 : 194—207. — Лозина-Лозинский Л. К. 1943. Колебания интенсивности дыхания у насекомых в связи с температурой и развитием. Изв. АН СССР, Отд. биол. наук, 3 : 125—134. — Heller J. 1925. Untersuchungen über die Metamorphose der Insecten. I. Stoffwechsel und Entwicklungsdauer bei *Deilephila euphorbiae*. Arch. Ges. Physiol., 210 : 736—54. — Rowley R. R. 1923. Extended pupal duration. Canad. Entom., 55 : 198. — Standfuss M. 1896. Handbuch der Paläarktischen Gros-Schmetterlinge für Forscher und Sammler. Jena, 1—392.

Кафедра энтомологии
Ленинградского Государственного
университета.
им. А. А. Жданова