

К. Ф. Гейспиц

РЕАКЦИЯ МОНОВОЛЬТИННЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ (LEPIDOPTERA)
НА ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ДНЯ

ВВЕДЕНИЕ

Без разностороннего изучения условий, регулирующих развитие насекомых, невозможно как понимание циклов развития вредных видов в природных условиях, так и активное управление развитием полезных форм.

Приспособление насекомых к сезонному ритму средних широт сводится либо к изменению числа поколений в течение года (поливольтинные виды), либо к возникновению моновольтинизма, при котором цикл развития насекомых полностью совпадает со сменой сезонных условий. В обоих случаях в регуляции циклов большую роль играет диапауза как состояние, приспособленное к перенесению неблагоприятных периодов года.

В отношении поливольтинных видов имеется много данных о зависимости их цикла развития и диапаузы от внешних условий, главным образом от температуры, влажности (Кожанчиков, 1948) и отчасти кормового режима (Золотарев, 1938; Штейнберг и Каменский, 1936).

В последнее время установлено, что мощным фактором, влияющим на циклы поливольтинных видов, является световой режим (Андрианова, 1948; Данилевский, 1948; Данилевский и Гейспиц, 1948; Комарова, 1949; Dickson, 1949; Way and Hopkins, 1950).

Непрерывное развитие без диапаузы наблюдается лишь в условиях длинного летнего дня. В ответ на сезонные изменения продолжительности дня насекомые реагируют физиологической перестройкой организма, в результате которой к началу холодов и окончанию вегетации кормовых растений возникает приспособленное к зимовке состояние — диапауза; иными словами, изменение длины дня является сигналом о приближении неблагоприятных условий.

Вопрос о влиянии света на развитие интересен и в теоретическом отношении, так как этот фактор определяет циклические процессы у очень различных групп организмов, как, например, млекопитающих, птиц, клещей, насекомых, а также играет общеизвестную роль у растений при прохождении световой стадии.

Большая часть исследований по фотопериодизму насекомых относится к поливольтинным видам. Что же касается моновольтинных насекомых, то в литературе нет ясных данных о причинах, обуславливающих их сезонные циклы. До недавнего времени господствовало представление, что у таких форм диапауза стала наследственно закрепленной особенностью их развития, в значительной мере независимой от внешних усло-

вий, и что цикл их может быть нарушен лишь крайними воздействиями. Однако факты, накопившиеся за последнее время, говорят о возможности регулирования цикла в природных условиях под влиянием воздействий внешней среды.

Настоящая работа посвящена исследованию особенностей реакции некоторых моновольтинных видов на сезонные изменения длины дня.

Опыты проводились в течение 1948—1951 гг. в Лаборатории энтомологии Ленинградского Государственного университета и в заповеднике «Лес на Ворскле» в Курской области. В качестве основных объектов были использованы сосновый шелкопряд — *Dendrolimus pini* L. (сем. *Lasio-campidae*) и ряд видов сем. *Orgyidae*: желтогузка — *Euproctis similis* Fuessly, златогузка — *Euproctis chrysorrhoea* L. и ивовая волнянка — *Leucoma salicis* L. Сосновый шелкопряд собран в окрестностях Ленинграда, желтогузка и ивовая волнянка — в Курской области, златогузка получена из района Уральска. Дополнительный материал по желтогузке и ивовой волнянке был собран в Ленинграде.

Все указанные виды моновольтинны, зимуют гусеницей в состоянии диапаузы, но степень закрепленности диапаузы у них различна. Желтогузка обычно не дает в природе двух поколений, но в отдельных случаях наблюдается частичный выход второго поколения (Кожанчиков, 1950); для златогузки такие указания единичны (Новопольская, 1948), для ивовой волнянки вообще не известны. Такой подбор объектов был удобен для получения сравнительного материала по типам приспособительных реакций к сезонным изменениям среды.

Опыты велись в течение круглого года. Сосновый шелкопряд зимой и летом выкармливался хвоей сосны; ивовая волнянка весной и летом развивалась на тополе, зимой — на почках ивы; желтогузка и златогузка летом — на листьях яблони и терна, зимой — на листьях брусники.

Дополнительные опыты были проведены с моновольтинным видом, имеющим куколочную диапаузу, — краснохвостом (*Dasychira pudibunda* L.).

В опытах использовался естественный и электрический свет. Регулирование длительности освещения осуществлялось вручную или при помощи специального переключателя. Температурные условия опытов приводятся по мере изложения материала. В часы затемнения и освещения температура в камерах отличалась не более чем на 0,5° С.

УСЛОВИЯ, РЕГУЛИРУЮЩИЕ ЦИКЛ РАЗВИТИЯ ИССЛЕДОВАННЫХ ВИДОВ

В табл. 1 приведены данные о зависимости цикла развития желтогузки, златогузки и ивовой волнянки от условий воспитания гусениц при разном световом режиме. Опыты проводились при температуре 20—22° С.

Приведенные данные показывают, что все три вида дали достаточно четкую реакцию на изменение продолжительности дня. При 12 час. света, так же как и при естественном освещении, в диапаузу впало 100% гусениц, в то время как длинный день (20 час. света) вызвал развитие, хотя и в разной для разных видов степени. Желтогузка на длинном дне дала 100% развития гусениц, процент развития у ивовой волнянки оказался наименьшим, златогузка заняла промежуточное положение.

Фотопериодический эффект получен нами, кроме видов, указанных в таблице, также для соснового шелкопряда и *Dasychira pudibunda* L. Особенности реакций этих видов будут разобраны ниже.

Следует отметить почти полное отсутствие смертности гусениц в опытных условиях. Гусеницы, не вставшие в диапаузу, нормально развивались,

Таблица 1

Влияние длительности освещения на развитие гусениц моновольтинных чешуекрылых

№ варианта	Число часов света в сутки	<i>Euproctis similis</i> Fssl.		<i>Euproctis chrysorrhoea</i> L.		<i>Leucoma salicis</i> L.	
		% развития	% диапаузы	% развития	% диапаузы	% развития	% диапаузы
1	20	100	0	63.5	36.5	46.6	53.4
2	12	0	100	0	100	0	100
3	Естественное освещение	0	100	0	100	0	100

окуклились и давали бабочек. В то же время известно, что предотвратить диапаузу температурными воздействиями очень трудно и это лишь частично удастся применением высоких температур, приводящих к чрезвычайно большой смертности (Кожанчиков, 1948). Против непосредственного влияния понижения температуры на формирование диапаузы у исследованных видов говорит тот факт, что прекращение питания происходит у них в природе задолго до наступления холодов.

В литературе имеются указания на зависимость диапаузы от пищевого режима. В отношении златогузки Гризон (Grison, 1947) указывает, что выкармливание гусениц молодым растущим листом приводит к бездиапаузному развитию.

С целью проверки этой зависимости нами были проведены опыты с сосновым шелкопрядом, желтогузкой и ивовой волнянкой в различные сезоны года на соответственно различном по физиологическому состоянию корме. Для соснового шелкопряда на летней и зимней хвое эффект получен одинаковый, т. е. в обоих случаях на длинном дне было развитие, на коротком — наступала диапауза; для желтогузки аналогичные данные приведены в табл. 2.

Таблица 2

Фотопериодическая реакция желтогузки (*Euproctis similis* Fssl.) при выкармливании на летнем и осеннем корме

Число часов света в сутки	Июль		Сентябрь	
	% диапаузы	количество гусениц в опыте	% диапаузы	количество гусениц в опыте
20	0	219	0	18
12	100	208	100	15

С ивовой волнянкой опыты по влиянию сезонного состояния корма на фотопериодическую реакцию были проведены в августе—сентябре 1951 г. Гусеницы выкармливались листьями поросли черного тополя: 1) едва распускающимися, еще липкими, 2) вполне сформировавшимися и 3) уже огрубевшими, кончающимися развитием (табл. 3).

Приведенные опыты показывают, что для соснового шелкопряда и желтогузки не удалось доказать зависимость фотопериодической реакции

Таблица 3

Зависимость развития гусениц ивовой волнянки (*Leucoma salicis* L.) от сезонного изменения корма

Длина дня	№ опыта	Молодой лист		Созревший лист		Стареющий лист	
		количество гусениц	% диапаузирующих гусениц	количество гусениц	% диапаузирующих гусениц	количество гусениц	% диапаузирующих гусениц
20 час. света . . . Естественное освещение	1	191	15.7	137	43.0	171	36.2
	2	85	9.4	78	53.1	75	30.1
	1	47	0	47	0	43	0

от сезонного изменения корма. У ивовой волнянки состав корма может отражаться на развитии, однако у этого вида в формировании диапаузы свет является ведущим фактором, а пищевой режим имеет подчиненное значение.

Итак, мы видим, что в смысле условий, определяющих возникновение диапаузы, нет принципиальных отличий поливольтинных видов от изученных моновольтинных. В обоих случаях, являясь приспособительной реакцией на изменение природных условий, диапауза может регулироваться световым фактором. Однако у моновольтинных форм фотопериодическая реакция имеет ряд особенностей, важных для понимания их развития в природе. Разбору этих особенностей и посвящены последующие разделы работы.

ОПТИМАЛЬНЫЕ ДЛЯ РАЗВИТИЯ СВЕТОВЫЕ УСЛОВИЯ

Чтобы выявить более полно реакцию на изменение продолжительности дня биологически различных форм, было прослежено развитие гусениц в разных световых условиях, начиная от полной темноты до круглосуточного освещения (рис. 1).

Из поливольтинных видов были взяты капустная белянка *Pieris brassicae* L. и капустная совка *Barathra brassicae* L. Оба эти вида диапаузируют в фазе куколки. Реакция на длину дня у обоих видов оказалась совершенно однотипной, так что на рисунке приводится кривая только для капустной белянки.

Возникновение или отсутствие диапаузы в данном случае определяется условиями освещения в период развития гусениц. Анализ кривой I показывает, что для белянки характерен резко выраженный порог длины дня, лежащий при 22—24° С около 15 час. света в сутки. При более коротком дне возникает полная диапауза, с удлинением дня — полное развитие. Особенно важно подчеркнуть, что отсутствие диапаузы имеет место в пределах всего интервала — от порога до круглосуточного освещения. Очень характерно, что у таких видов при полном отсутствии света также наблюдается бездиапаузное развитие. Аналогичные данные получены Данилевским (1948) для совки *Acronycta rumicis* L. Самым существенным в этом типе реакции является то, что при нем довольно широки возможности развития и относительно узки возможности возникновения диапаузы.

Иная зависимость обнаружена у исследованных моновольтинных видов. Анализируя кривые развития ивовой волнянки (рис. 1, 3) и желтогузки (рис. 1, 2), мы видим, что их развитие без диапаузы при 22—24° С может осуществляться только в условиях определенной оптимальной длины дня, лежащей примерно в пределах 18—20 час. света в сутки. Особенно резко это выступает в случае ивовой волнянки, у которой развитие удалось получить только при 20 час. света в сутки. При отклонении от этого оптимума в сторону более коротких фотопериодов и полной темноты, так же как и более длительного и круглосуточного освещения, возникает диапауза. Иными словами, у таких форм, по сравнению с поливольтинными видами, очень ограничены возможности активного развития. Как увидим дальше, эти особенности имеют значение для понимания циклов в природных условиях.

Своеобразной оказалась фотопериодическая реакция соснового шелкопряда (*Dendrolimus pini* L.). У этого вида в условиях опыта наблюдается развитие гусениц, помимо оптимальных световых условий, при круглосуточном освещении и в полной темноте; диапауза возникает в условиях короткого дня. Сосновый шелкопряд не может быть причислен к типичным моновольтинным формам, так как годовую генерацию он дает только в южных частях ареала; в северных районах наблюдается двукратная зимовка гусениц. В связи с этим здесь нет такой строгой приуроченности фаз развития к сезонам, чем, возможно, и объясняется сходство фотопериодической реакции этого вида с реакцией поливольтинных форм.

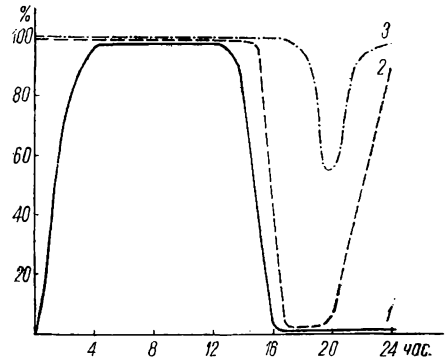


Рис. 1. Влияние фотопериодических условий на развитие моновольтинных и поливольтинных видов. Ордината — процент диапаузирующих особей, абсцисса — число часов света в сутки.

Кривые: 1 — *Pieris brassicae* L.; 2 — *Euproctis similis* Fssl.; 3 — *Leucoma salicis* L.

ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ РАЗНЫХ ВОЗРАСТОВ ГУСЕНИЦ К СВЕТОВЫМ УСЛОВИЯМ И СМЕЩЕНИЕ ДИАПАУЗЫ ПО ФАЗАМ

Вопрос о постоянстве сезонного цикла и степени закрепленности диапаузы в цикле может иметь и теоретическое значение. В литературе распространен взгляд, что диапауза насекомых всегда строго приурочена к определенной для каждого вида фазе развития. Кожанчиков (1948) считает, что основным отличием диапаузы от спячки является то, что спячка может многократно повторяться, а диапауза возникает в процессе индивидуального развития насекомого лишь один раз. Золотарев (1950) рассматривает диапаузу как обязательную стадию развития. В связи с этим интересно проследить степень постоянства индивидуального цикла и возможности его изменения у разных видов.

Степень приуроченности диапаузы к определенному возрасту гусеницы не одинакова у разных видов. Случаи зимовки гусениц в различных возрастах хорошо известны для соснового шелкопряда (Серебrenиков, 1901; Шишкин, 1914); реже это наблюдается у других видов. В зимних гнездах златогузки иногда встречаются особи, резко различные по размерам тела и головной капсулы, что свидетельствует о их разном возрасте. Об этом же говорит находка зимой 1949 г. в трещинах коры нескольких гусениц иво-

вой волнянки, зимовавших в V возрасте, при нормальной зимовке этого вида во II или III возрасте, и ряд других фактов, наблюдавшихся нами в природных условиях. Зимовка в разных возрастах отмечена также Золотаревым (1950) для гусениц боярышницы.

Проведенные эксперименты подтвердили возможность формирования диапаузы на различных возрастах. Первые опыты в этом направлении были поставлены в 1948—1949 гг. и частично опубликованы в предварительном сообщении по сосновому шелкопряду (Гейсниц, 1949). Схема опыта сводилась к тому, что гусеницы, первоначально воспитывавшиеся

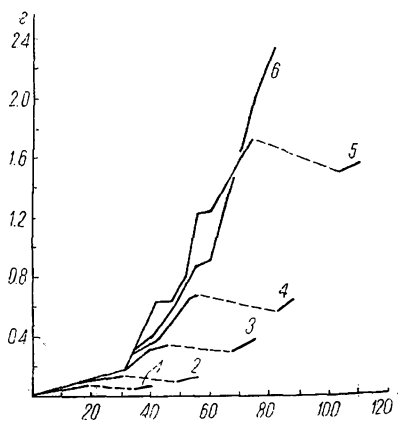


Рис. 2. Диапауза и изменение веса гусениц *Dendrolimus pini* L. в зависимости от начала воздействия коротким днем. Ордината — вес гусениц (в г), абсцисса — дни развития гусениц.

Кривые веса гусениц: 1 — при действии короткого дня, начиная с откладки яйца; 2 — то же, с I возраста гусениц; 3 — с III возраста; 4 — с IV возраста; 5 — с V возраста; 6 — при постоянном круглосуточном освещении. Кривые: 1—5 даны до момента выхода из диапаузы; пунктир — период диапаузы.

при круглосуточном освещении, по мере развития, с различных возрастов переводились в условия короткого девятичасового дня (рис. 2; табл. 4, варианты 1—5). Контролем служили варианты, содержащиеся с момента откладки яйца до окукливания при круглосуточном освещении (вариант 6) и при постоянном девятичасовом дне (вариант 1). В каждом варианте было по 10 гусениц, воспитывавшихся индивидуально и регулярно взвешивавшихся. На рисунке приведены кривые изменения веса в различных вариантах. На круглосуточном освещении гусеницы развивались без диапаузы, что выражалось непрерывным подъемом кривой веса. Кратковременные задержки в увеличении веса связаны с моментами линек (вариант 6). В условиях короткого дня всегда наступала диапауза, что выражалось в прекращении питания и уходе гусениц в подстилку. Во время диапаузы наблюдалась остановка роста гусениц и некоторое падение их веса (варианты 1—5).

В приведенном опыте диапаузу удалось получить в пяти различных возрастах (со II по VI включительно). Чем раньше начиналось влияние короткого дня, тем в более раннем возрасте наступала диапауза (табл. 4).

В соответствии с возрастом различается и средний вес диапаузирующих гусениц.

Таким образом, у соснового шелкопряда нет строгой приуроченности диапаузы к какому-либо возрасту гусениц. Диапауза может возникать в любом возрасте в зависимости от начала воздействия коротким днем. Интересно отметить, что для возникновения диапаузы необходимо получение в предшествующий период определенного числа коротких дней (в данном случае 30—31 день); заметные отклонения наблюдались только в крайних вариантах (1, 6), что, вероятно, связано с более редкой зимовкой гусениц в этих возрастах в природных условиях. Однако эти отклонения, так же как и различия в сроках диапаузы, показывают, что фотопериодическая реакция проявляется различно в зависимости от физиологического состояния насекомого.

Сдвиг диапаузы по возрастам оказался возможным и для типичных моновольтинных видов. Для желтогузки опыты по сдвигу диапаузы

Таблица 4

Влияние короткого дня на проявление диапаузы у гусениц соснового шелкопряда (*Dendrolimus pini* L.)

№ варианта	Начало воздействия коротким днем	Число коротких дней до начала диапаузы (средние колебания)	Диапаузирующий возраст	Средний вес гусениц к моменту диапаузы (в мг)	Длительность диапаузы (средняя и пределы)
1	С откладки яйца	36 (32—39)	II	48	14 (7—18)
2	С I возраста	30 (30—30)	III	107	16 (7—19)
3	С III возраста	31 (30—33)	IV	341	20 (14—29)
4	С IV возраста	30 (30—31)	V	666	26 (17—33)
5	С V возраста	36 (31—48)	VI	1731	28 (22—46)
6	Все возрасты, круглосуточно	Диапаузы нет	—	—	—

были проведены в декабре 1950 г. (табл. 5). Гусеницы воспитывались индивидуально, точно учитывались сроки впадения в диапаузу, вес гусениц к этому моменту и диапаузирующий возраст. Условия освещения были подобраны таким образом, что в каждом варианте возникала диапауза, хотя и в различных процентах. Короткий двенадцатичасовой день, как обычно, вызывал полное впадение в диапаузу; на круглосуточном освещении диапаузировала большая часть гусениц; при 22 час. света в сутки (условия, близкие к оптимальным для развития) процент диапаузы был наименьшим.

Таблица 5

Влияние длительности освещения на развитие гусениц желтогузки (*Euproctis similis* Fssl.)

№ варианта	Число часов света в сутки	Начало воздействия коротким днем	Число гусениц в опыте	Процент диапаузы	Процент развития	Срок от момента выхода гусениц до впадения в диапаузу (среднее и колебания)	Диапаузирующий возраст (в %)				Вес при впадении в диапаузу (в мг)
							V	VI	VII	VIII	
1	24	С яйца	24	75.0	25.0	42 (29—45)	12.50	18.75	43.75	25.00	55
2	22	То же	24	12.5	87.5	42 (41—44)	0	0	66.7	33.3	53
3	12	» »	25	100	0	25 (22—33)	72.0	28.0	0	0	22
4	12	С момента выхода гусениц	14	100	0	29 (24—35)	50.0	50.0	0	0	27

Анализ данных таблицы показывает, что при воспитании гусениц на коротком дне от яйца (вариант 3) диапауза возникает в среднем через 25 дней, в основном в V и, частично, в VI возрастах. Средний вес гусениц

к этому моменту достигает 22 мг. Это соответствует весу гусениц, впадающих в диапаузу в природных условиях. При более позднем воздействии коротким днем (вариант 4) процент гусениц, диапаузирующих в VI возрасте, значительно возрастает. Соответственно увеличивается их средний вес (до 27 мг) и несколько возрастает срок подготовки к диапаузе (до 29 дней), вероятно за счет исключения воздействия коротким днем в эмбриональный период.

Эти данные принципиально не отличаются от приведенных выше для гусениц соснового шелкопряда. Однако дальнейший разбор данных таблицы показывает, что сдвиг диапаузы по возрастам зависит не только от момента воздействия коротким днем, но и от самого режима освещения. По сравнению с короткодневным вариантом (3) процесс возникновения диапаузы в вариантах 1 и 2 идет различно. На круглосуточном освещении диапауза возникает на 16 дней позднее, чем на коротком дне, причем только около 30% гусениц диапаузируют в V и VI возрастах. Основная масса их зимует в VII и даже в VIII (последнем) возрасте диапаузируют 25% гусениц. При 20-часовом дне диапауза формируется еще медленнее и полностью приходится на VII и VIII возрасты.

Для златогузки сдвиги диапаузы по возрастам точно не учтены, так как гусеницы воспитывались совместно, но изменение среднего веса при впадении в диапаузу и сроков до начала плетения колыбелек говорит за то, что и у данного вида диапауза может возникать в различных гусеничных возрастах (табл. 6).

Т а б л и ц а 6

Фотопериодическая реакция златогузки (*Euproctis chrysorrhoea* L.)

№ варианта	Число часов света в сутки	Число гусениц в опыте	Процент диапаузы	Срок до впадения в диапаузу (в днях)	Средний вес при впадении в диапаузу (в мг)
1	24	40	100	32	5.9
2	20	100	36.5	52	7.4
3	12	30	100	26	4.4

Изложенные данные позволяют предположить, что наблюдающаяся в природе разновозрастность зимующих гусениц определяется световыми условиями. В связи с различиями в сроках откладки яиц, гусеницы из отдельных кладок к моменту наступления критической длины дня оказываются в разных возрастах.

Другим важным вопросом является повторение диапаузы в течение индивидуального развития гусеницы, что характерно для соснового шелкопряда в северных частях ареала в связи с двукратной зимовкой. Опыты, проведенные зимой 1948 г., выяснили зависимость этого явления от световых условий. Результаты представлены кривой изменения среднего веса гусениц (рис. 3). Опыт был проведен на 12 гусеницах, которые после диапаузы, вызванной в III возрасте, были помещены в условия круглосуточного освещения, где развивались до V возраста. С V возраста освещение вновь было сокращено до 12 час. в сутки (короткий день). Ровно через 30 дней, т. е. через тот же срок, что и при первом воздействии, наступила повторная диапауза в VI возрасте.

Таким образом, при соответствующем световом режиме диапауза у соснового шелкопряда может быть вызвана дважды в течение индивидуального развития гусеницы, что вполне соответствует природной фенологии данного вида в северных частях ареала. Повторная диапауза может быть искусственно вызвана и у других видов, диапаузирующих в фазе гусеницы, хотя в природе этого у них никогда не бывает. Так, для гусениц златогузки повторную диапаузу удалось получить в IV, V и VI возрастах.

В одном из опытов группа гусениц, нормально прошедших зимовку, т. е. имевших уже однократную диапаузу, через несколько дней после начала питания была помещена в условия короткого дня. Через 42 дня гусеницы перестали питаться, сплели гнездо и впали в повторную диапаузу, выход из которой начался только через 68 дней.

Повторная диапауза получена также и для гусениц ивовой волнянки (через 2½ недели после начала воздействия коротким днем на гусениц, вышедших из зимовки).

Эти данные показывают относительно слабую закрепленность диапаузы за стадиями развития гусеницы: под влиянием световых условий она может возникать в разных возрастах. Возможность повторного диапаузирования гусениц сближает понятия спячки и диапаузы. Это свидетельствует также о чисто приспособительном значении диапаузы и относительной независимости ее от основных процессов развития.

Из опытов со сдвигом диапаузы и повторным ее получением можно сделать и общий вывод, а именно — чувствительный к свету период падает у исследованных видов не только на младшие, но и на старшие возрасты гусениц.

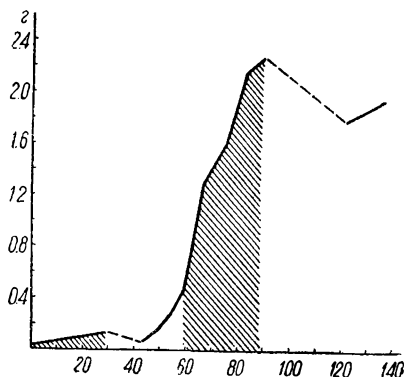


Рис. 3. Повторная диапауза *Dendrolimus pini* L. Ордината — вес гусениц (в г), абсцисса — дни развития гусениц.

Пунктир — период диапаузы; штриховка — время воздействия коротким днем.

ВЛИЯНИЕ СВЕТОВОГО РЕЖИМА НА ВЫХОД ИЗ ДИАПАУЗЫ

Большая часть исследованных видов зимует на деревьях в прозрачных гнездах или колыбельках, и гусеницы при этом доступны свету. В связи с этим возник вопрос о возможности влияния света на выход гусениц из диапаузы и главным образом на темп их роста в весенний период. В декабре 1949 г. для решения этого вопроса была проведена выкормка нескольких серий златогузки. Все опыты дали сходные результаты, поэтому приводим описание одного из них. Опыт сводился к воспитанию нескольких вариантов гусениц (взятых из одного зимнего гнезда) при одинаковых температурных условиях, но при различных световых режимах, начиная с 12-часового дня до круглосуточного освещения. Данные, приводимые в табл. 7, показывают, что оптимум развития гусениц златогузки в послезимовочный период в условиях опыта падает на длину дня около 20 час. света в сутки. При этом режиме освещения гусеницы скорее всего приступали к питанию и давали наибольший прирост веса (за 1½ месяца). Так как выкормка проводилась при низкой влажности, то наблюдался некоторый отсев гусениц, причем при оптимальном для развития световом режиме процент гибели был наименьшим (8).

Интересен также факт невозможности нормального завершения развития при продолжительности дня меньше 16 час. света, хотя гусеницы и приступили к питанию, так как к декабрю диапауза была уже закончена, но под влиянием короткого дня через некоторое время возникла повторная диапауза (варианты 5, 6 и 7).

Таблица 7

Световой порог златогузки (*Euproctis chrysorrhoea* L.) при выходе из диапаузы

№ варианта	Число часов света в сутки	Число дней до начала питания (среднее и колебания)	Средний вес гусениц через 1½ месяца после начала опыта (в мг)	Процент гибели до начала питания	Средний срок от начала инкубации до окукливания	Примечание
1	24	22 (13—29)	53.8 (19.8—90.6)	32	75	
2	22	20 (12—34)	78.7 (16.0—139.8)	24	71	
3	20	19 (16—27)	91.3 (21.8—172.6)	8	63	
4	18	21 (14—29)	50.7 (10.2—116.4)	28	79	
5	16	23 (15—33)	38.7 (4.8—110.0)	48	86	Частичная повторная диапауза гусениц
6	14	23 (18—31)	24.7 (4.6—78.5)	60	—	Полная повторная диапауза
7	12	31 (21—37)	10.9 (3.2—40.2)	48	—	То же

В опытах по влиянию света на выход из диапаузы гусениц златогузки в общих чертах удалось проследить зависимость светового и температурного факторов. Для этого одна из серий была проведена на длинном и на коротком днях, в двух вариантах: при 20° и при 25° С. Изменение среднего веса гусениц дано на рис. 4, из которого видно, что температурный фон имеет большое значение для проявления фотопериодической реакции, но все же ведущую (в определенных границах) роль играет световой фактор. Длинный день при температуре 20° С вызвал больший темп роста гусениц, чем короткий день при температуре 25° С. Световой фактор оказал также чрезвычайно сильное влияние на выход из диапаузы гусениц соснового шелкопряда (*Dendrolimus pini* L.) (рис. 5). Опыты были проведены с гусеницами, диапаузирующими в V возрасте. Через 2—3 дня после начала диапаузы (24 I 1949) часть гусениц была переведена на круглосуточное освещение, в то время как контрольная группа оставалась при коротком дне. Эти последние диапаузировали в среднем 26 дней, а затем, постепенно начиная питаться, медленно прибавляли в весе: 2 экз. окуклились 2 и 18 апреля, а остальные 5 продолжали питаться еще в начале мая. Гусеницы, переведенные на длинный день, сократили срок диапаузы до 17 дней. Этот режим освещения сильно стимулировал дальнейшее развитие. Скорость развития была в несколько раз больше, чем в контроле, и все гусеницы окуклились к 10—15 марта. Опыт был повторен в III, IV и VI возрастах, и во всех случаях дал сходные результаты.

Таким образом мы видим, что свет является фактором, имеющим значение не только в формировании диапаузы в осенний период, но также и при выходе из диапаузы весной.

Возможно, что биологический смысл этой реакции заключается в том, что в более южных районах, где часто наблюдаются ранние зимние оттепели, эта реакция предохраняет гусениц от преждевременного выхода до распускания кормовых растений.

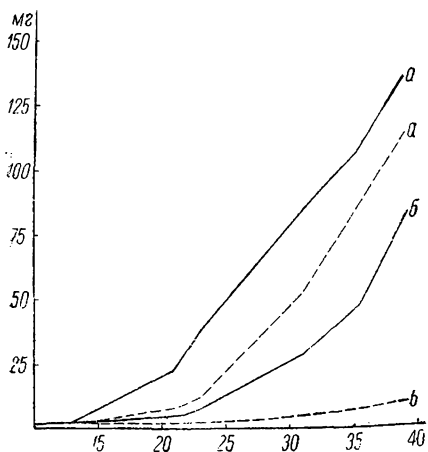


Рис. 4. Влияние температуры на рост *Euproctis chrysorrhoea* L. при выходе из диапаузы. Ордината — вес гусениц (в мг), абсцисса — дни развития гусениц.

Кривые: сплошная линия — вес гусениц при 25°C; пунктир — то же, при 19°C; а — в условиях длинного дня; б — в условиях короткого дня.

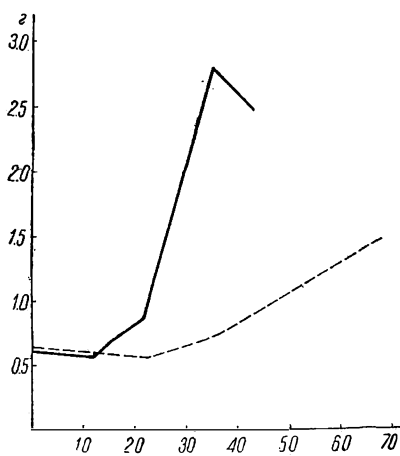


Рис. 5. Действие света на выход из диапаузы гусениц *Dendrolimus pini* L. Ордината — вес гусениц (в г), абсцисса — дни развития гусениц.

Сплошная линия — вес гусениц в условиях длинного дня; пунктир — то же, при коротком дне.

ОСОБЕННОСТИ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОЙ РЕАКЦИИ *DASYCHIRA PUDIBUNDA* L.

В заключение следует остановиться еще на одном случае своеобразного регулирования цикла моновольтинных видов — на развитии краснотельца *Dasychira pudibunda* L. Эта бабочка в природных условиях развивается в одном поколении, но, в отличие от рассмотренных выше представителей этого же семейства, диапаузирует в фазе куколки. Естественный цикл ее своеобразен. В Курской области лёт бабочек и кладка приурочены к первой половине июня. Гусеницы развиваются очень медленно, и рост их резко ускоряется только со второй половины августа. Окукление наступает в конце сентября, а иногда даже в начале октября. Все развитие гусениц в природных условиях длится около 90 дней. Опыты, проведенные с гусеницами *Dasychira pudibunda* L. летом 1950 г., показали, что темп роста гусениц в большой степени зависит от светового режима, но реакция на продолжительность дня сильно отличается от реакции других видов (табл. 8).

При воспитании всех возрастов гусениц в условиях длинного дня (20 час. света) окукление наступало в среднем через 121 день (вариант 1), т. е. значительно позднее, чем в природных условиях. При выкормке на постоянном коротком дне (12 час. света) средний срок развития гусениц составлял 71 день (вариант 3) и развитие закончилось почти на месяц

Таблица 8

Развитие краснотелки (*Dasychira pudibunda* L.) при разном световом режиме.

№ варианта	Условия освещения за время развития гусениц	Длительность развития гусениц (в днях)	Число линек до окукливания (в %)					Длительность развития куколок (в днях)
			5	6	7	8	9	
1	Все развитие при длинном дне	121	—	—	40	40	20	43.7
2	Первая половина развития при длинном дне, вторая — при коротком	88	—	26.8	66.6	—	6.6	61.8
3	Все развитие при коротком дне	71	100	—	—	—	—	10

раньше, чем в природе. Ближе всего с естественной фенологией совпали сроки развития в варианте 2, где гусеницы получали длинный день в первую половину развития и короткий день — во вторую; здесь грубо имитировались естественные для этого вида условия освещения. В этом варианте окукливание в среднем произошло через 88 дней. Условия освещения отразились и на числе линек гусениц. Наиболее дружное развитие с наименьшим числом линек (5) наблюдалось при воспитании в условиях постоянного короткого дня. В условиях постоянного длинного дня число линек сильно увеличивалось и окукливание наблюдалось в разных возрастах.

Результаты опыта позволяют предположить, что ускорение темпа развития гусениц *Dasychira pudibunda* L. в природных условиях начинается осенью при укорочении длины дня до определенной пороговой величины. Длинные летние дни оказывают на развитие этого вида тормозящее влияние.

Смысл изменения темпов роста гусениц, возможно, связан с очень непрочной диапаузой у этого вида. При раннем окукливании неизбежны вылет бабочек и в дальнейшем гибель второго поколения, что отмечено Милиановским (1947) для Сухуми. Торможение роста гусениц под влиянием длинного летнего дня предохраняет гусениц этого вида от раннего окукливания.

Чрезвычайно любопытным является влияние условий развития гусениц *Dasychira pudibunda* L. на длительность куколочной фазы. Нормально куколка реактивируется через несколько месяцев. При воспитании гусениц на постоянном коротком дне наблюдалось отсутствие диапаузы и развитие куколок в необычайно короткий для этого вида срок — 10 дней.

У некоторых видов длительность развития недиапаузирующих куколок также зависит от световых условий воспитания гусениц. Для соснового шелкопряда продолжительность развития куколок из серии, воспитывавшихся на коротком дне равна в среднем 18 дням, в то время как при развитии гусениц на круглосуточном освещении она составляет 13 дней.

Для дубового шелкопряда *Antheraea pernyi* Guér. получены сходные данные для недиапаузирующих куколок.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные данные позволяют сделать вывод, что у ряда видов, диапауза которых считается наследственно закрепленной, цикл развития

в природе регулируется естественными факторами, среди которых световой режим играет ведущую роль. Температура и пищевой режим могут иметь известное значение, изменяя характер реакции насекомого на свет. Особенно сильное влияние этих факторов можно ожидать в области пороговых фотопериодов.

В соответствии с особенностями годичного цикла у насекомых встречаются различные типы фотопериодической реакции. Особенности реакции на свет у исследованных моновольтинных видов обеспечивают наличие только одного поколения в течение года. Это объясняется особенностями физиологического механизма, допускающего развитие только в узких световых пределах и препятствующего развитию во всех прочих условиях. В период выхода нового поколения длина дня всегда бывает ниже оптимальной, в связи с чем и наступает диапауза. Поливольтинизм, напротив, связан с возможностью развития в довольно широких световых пределах. Диапауза при нем возникает только в том поколении, развитие которого проходит при длине дня ниже критической величины.

У моновольтинных видов также встречаются различные типы реакций на длину дня. На скорость развития гусениц ивовой волнянки, златогузки и некоторых других видов короткий день оказывает тормозящее влияние. Гусеницы *Dasychira pudibunda* L., напротив, медленнее развиваются на длинном дне.

Однако так как реакция на длину дня зависит от внешних условий и внутреннего состояния организма, то такое деление является условным: в некоторых случаях возможно и изменение типа реакции. Так, в опытах Андриановой (1948), дубовый шелкопряд вел себя как длиннопневная форма (наибольший процент бездиапаузных куколок был на длинном дне), но одна из рас его дала обратную картину (Данилевский и Гейспил, 1948).

Влияние длины дня на темп развития гусениц необходимо учитывать при экологических исследованиях: в ряде случаев понятие сумм тепла не может объяснить наблюдающихся в природе явлений. Об этом говорит отсутствие ускорения при развитии ряда исследованных видов в южных частях ареала, особенно у южных границ распространения. В табл. 9, составленной по литературному и коллекционному материалам, приведены сроки лёта бабочек ивовой волнянки и златогузки для различных широт. Как видим, эти сроки для каждого вида примерно одинаковы на протяжении всего ареала и скорее несколько запаздывают в южных частях. Между тем, время наступления температур, при которых возможно начало питания, — примерно $+10^{\circ}\text{C}$ (Селянинов, 1937), в южных пунктах наступает значительно раньше, чем в северных. Таким образом, сроки развития от начала питания до вылета бабочек на юге больше. Возможно, что и в природных условиях сокращение дня в широтном направлении отрицательно сказывается на темпах роста этих видов.

Южные границы распространения для многих видов также должны определяться изменением световых условий, так как в тропиках отсутствует сезонная смена продолжительности дня, обуславливающая типичный для данных видов цикл развития.

Что касается вопроса о соотношении спячки и диапаузы, то мы считаем, что особенно принципиальных различий между этими понятиями в случае гусеничной диапаузы нет. Об этом говорит влияние внешних факторов на скорость выхода из диапаузы и возможность повторного диапаузирования. Разница между спячкой и диапаузой, скорее, заключается в степени ответной реакции на воздействие внешних факторов.

Таблица 9

Время лёта ивовой волнянки (*Leucoma salicis* L.) и златогузки (*Euproctis chrysorrhoea* L.) в зависимости от широты местности

№ п/п.	Географический пункт	Широта	Время наступления пороговых T°	Даты лёта бабочек	Срок развития от пороговых T° до лёта (в месяцах)	Примечание
--------	----------------------	--------	--------------------------------	-------------------	---	------------

Ивовая волнянка

1	Ленинград . . .	59°56'	2 декада V	2 декада VI— 1 » VIII	1—2 ¹ / ₂	Единично, в IX
2	Псков	58 00	2 » V	2 » VI 2 » VII	1—2	
3	Торопец . . .	56 30	1 » V	1 » VI 3 » VII	1—2 ¹ / ₂	
4	Полтава	49 35	3 » IV	1—3 » VII	3	
5	Керчь	45 21	3 » IV	До конца VII	До 3	
6	София	42 42	2 » IV	2 декада VI— 3 » VII	2—3 ¹ / ₂	Единично, в начале VIII
7	Ереван	40 11	1 » IV	2 » VII	До 3 ¹ / ₂	
8	Брусса	40 05	1 » III	3 » VII	До 4 ¹ / ₂	

Златогузка

1	Куйбышев . . .	53°30'	1 декада V	3 декада VI— 3 » VII	2—3	
2	Варшава . . .	52 13	3 » IV	1 » VII— 3 » VII	2 ¹ / ₂ —3	
3	Полтава	49 35	3 » IV	1 » VI— 1 » IX	2 ¹ / ₂ —4	
4	Керчь	45 21	3 » IV	1 » VII— 1 » VIII	2 ¹ / ₂ —3	
5	Крым (Бельбек)	44 30	2 » IV	3 » VI— 3 » VII	2 ¹ / ₂ — 4 ¹ / ₂	
6	Кисловодск . . .	43 54	3 » IV	До 2 декады VIII	До 3 ¹ / ₂	
7	София	42 42	2 » IV	3 декада VI— 3 » VII	2 ¹ / ₂ — 3 ¹ / ₂	
8	Лагодехи	41 42	1 » IV	2 » VI— 3 » VIII	2 ¹ / ₂ — 4 ¹ / ₂	

ЛИТЕРАТУРА

А н д р и а н о в а Н. С. 1948. Влияние света на рост и развитие дубового шелкопряда. Сб. «Культура дубового шелкопряда»: 38—47. — Гейсспиц К. Ф. 1949. Свет как фактор, регулирующий цикл развития соснового шелкопряда. Докл. Акад. Наук СССР, LXVIII, 4 : 781—784. — Данилевский А. С. 1948. Фотопериодическая реакция насекомых в условиях искусственного освещения. Докл. Акад. Наук СССР, LX, 3 : 481—484. — Данилевский А. С. и К. Ф. Гейсспиц. 1948. Влияние суточной периодичности освещения на сезонную цикличность насекомых. Докл. Акад. Наук СССР, LIX, 2 : 337—339. — Золотарев Е. Х. 1938. Летняя и осенняя выкормка гусениц китайского дубового шелкопряда и влияние их на диапаузу куколки. Зоол. журн., XVII, 4 : 622—633. — Золотарев Е. Х. 1950. О развитии гусениц боярышницы (*Aporia crataegi* L.) в период зимовки. Зоол. журн., XXIX, 2 : 152—158. — Кожанчиков И. В. 1948. Зимовка и диапауза

чешуекрылых семейства Orgyidae (Lepidoptera). Изв. Акад. Наук СССР, 6 : 653—673. — Кожанчиков И. В. 1950. Фауна СССР. Чешуекрылые : 12. — Комарова О. С. 1949. Причины, вызывающие диапаузу гроздовой листовертки. Докл. Акад. Наук СССР, LXVIII, 4 : 789—792. — Милановский Е. С. 1947. К фауне чешуекрылых Черноморского побережья Абхазии. Тр. Абхазск. Гос. музея, 1 : 283. — Новопольская Е. В. 1948. К биологии бабочки златогузки. Природа, 9 : 66. — Серебрянников А. В. 1901. Большой сосновый шелкопряд. Изв. С.-Пб. лесн. инст., 6 : 1—74. — Селянинов Г. 1937. Мировой агро-климатический справочник. Гидромет. изд., М.—Л. — Шишкин К. 1914. Наблюдения над превращением соснового шелкопряда. Тр. Киевск. станции по борьбе с вредителями растений, 3 : 1—18. — (Штейнберг Д. М. и С. А. Каменский) Steinberg D. M. et S. A. Kamenskij. 1936. Les prémisses oecologiques de la diapause de *Loxostege sticticalis* L. Bull. Biol. France-Belgique, LXX, 2 : 145—183. — Grison M. P. 1947. Développement sans diapause des chenilles de *Euproctis phaeorrhaea* L. (Lep. Liparides). Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, 225, 22 : 1—1089. — Dickson R. C. 1949. Factors governing the induction of diapause in the oriental fruit moths. Ann. Ent. Soc. Amer., 42, 4 : 511—537. — Way M. J. and B. Hopkins. 1950. The influence of photoperiod and temperature on the induction of diapause in *Diataraxia oleracea* L. (Lepidoptera). Journ. exp. Biol., 27 : 3—4.

Лаборатория энтомологии
Государственного Университета
им. А. А. Жданова, Ленинград