

А. С. Данилевский

**ФОТОПЕРИОДИЗМ КАК ФАКТОР ОБРАЗОВАНИЯ
ГЕОГРАФИЧЕСКИХ РАС У НАСЕКОМЫХ**[A. S. DANILEVSKY. PHOTOPERIODISM AS A FACTOR OF FORMATION
OF GEOGRAPHICAL RACES IN INSECTS]

Результаты исследования роли фотопериодизма в экологии насекомых заставляют пересмотреть многие, казалось бы ясные, проблемы. Особенно интересен вопрос о путях приспособления вида к динамике сезонно-климатических условий в разных районах географического ареала. Он казался сравнительно простым, пока фенология и число поколений полициклических видов рассматривались главным образом как следствие температурного режима. Но в связи с выяснением ведущей роли продолжительности дня в регуляции сезонного развития насекомых этот вопрос приобрел новый, более сложный аспект. Существо дела заключается в следующем.

Для полициклических видов умеренных широт наиболее характерен тип фотопериодической реакции, который может быть назван длиннодневным (Данилевский и Гейспиз, 1948; Lees, 1955; Данилевский, 1956). Такие виды при продолжительном летнем дне развиваются непрерывно и могут дать несколько поколений; к осени, под влиянием дня короче определенной критической величины, цикл прерывается возникновением диапаузирующих фаз. Это приспособление определяет точное соответствие жизненного цикла вида с сезонным ритмом температурных условий данной местности и обеспечивает своевременное возникновение морозостойких диапаузирующих фаз, независимо от колебания погодных условий.

Однако такой механизм фотопериодической регуляции развития находится в известном противоречии с географическими изменениями светового и температурного режимов. К северу температура вегетационного периода и количество эффективного для развития тепла убывают, ограничивая число возможных поколений; у северной границы ареала даже полициклические виды обычно развиваются в одном поколении. Продолжительность летнего дня с повышением географической широты, наоборот, увеличивается, что должно способствовать бездиапаузному развитию, а следовательно, вызывать несоответствие жизненного цикла с годовым ходом температуры. Поскольку хронологическое соответствие активных и покоящихся фаз жизненного цикла с сезонным ритмом температуры является основным условием для существования насекомых в континентальном климате, то вполне очевидна экологическая важность обсуждаемой проблемы.

Разрешение отмеченных противоречий возможно на основании двух типов приспособлений. Один заключается в изменениях фотопериодической реакции под влиянием экологических факторов, в частности температуры. Данные, полученные Горышиным (1955), показали, что с понижением

температуры критический порог фотопериодической реакции повышается. Это может служить причиной зонально-географических различий фенологии *Acronycta rumicis* L.

Другой путь заключается в наследственном изменении нормы реакции на условия освещения у разных географических популяций, как это обнаружено у той же *Acronycta rumicis* L. (Данилевский, 1956). Такой путь влечет за собою ряд следствий, важных для правильного понимания экологического критерия вида, а также для решения проблем распространения, акклиматизации и динамики численности.

Настоящая статья посвящена экспериментальному анализу внутривидовой географической изменчивости реакций некоторых чешуекрылых на световые и температурные условия и оценке экологической роли этих приспособлений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В опытах были использованы географические популяции разных видов чешуекрылых. Более подробно изучены два широко распространенных и повсеместно обычных вида: стрельчатка (*Acronycta rumicis* L.) и медведица (*Spilosoma menthastris* Esp.). Материал был собран в окрестностях Ленинграда, в Белгородской области (заповедник ЛГУ «Лес на Ворскле»), а также получен из Сухуми (от Е. С. Миляновского) и Витебска (от О. И. Мержеевской). Собранный в природе материал размножался в течение одного поколения в лабораторных условиях (22° и непрерывный свет), а затем поступал в эксперименты. Гусеницы *Acronycta rumicis* кормились ивой (*Salix fragilis*), а гусеницы *Spilosoma menthastris* — подорожником. Корм менялся 1—2 раза в сутки. В каждой серии начальное число особей составляло 60—75 экземпляров и более. Все цифровые данные и подсчеты процента диапаузирующих, за исключением случаев, оговоренных в тексте, получены на сериях не менее 25 особей (обычно около 50).

Исследование фотопериодизма велось в термостатах с постоянной температурой при освещении электрическими лампами накаливания мощностью 40 ватт. Длительность суточного освещения регулировалась автоматически. Регистрация температуры во всех опытах производилась четыре раза в сутки через каждые 6 часов. Колебания температуры в термостатах составляли $\pm 0.2^\circ$ и только в камерах с температурой 20 и 18° изредка достигали $\pm 0.5^\circ$.

Работа выполнена в Лаборатории энтомологии Биологического института Ленинградского университета.

Приношу искреннюю благодарность Е. И. Глиняной, принимавшей непосредственное участие в этой работе, и Г. А. Попову, выполнявшему полевые опыты и значительную часть опытов по морозостойкости.

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РЕАКЦИЙ, РЕГУЛИРУЮЩИХ СЕЗОННЫЙ ЦИКЛ И ДИАПАУЗУ

Опыты, имевшие целью сравнить фотопериодическую реакцию разных географических форм *Acronycta rumicis* и *Spilosoma menthastris*, велись одновременно, при постоянной температуре 23°. Полученные результаты показывают очень глубокие различия в реакции на продолжительность освещения у разных географических популяций. Особенно ясно и закономерно изменяется критическая продолжительность дня. Исследованные формы располагаются в последовательный ряд, в соответствии с географической широтой местности, из которой они происходят (рис. 1).

Наиболее южная, сухумская популяция (42° сев. шир.) обладает и наиболее низкой критической продолжительностью дня. Диапауза у нее наступает лишь при развитии гусениц в условиях освещения менее 15 часов в сутки. При более длинном дне, начиная с 15-часового, были получены только недиапаузирующие куколки. Общий характер реакций этой популяции типичен для полициклических форм (Данилевский, 1948; Гейспиг, 1953). Тот же тип выражен и у белгородской популяции (50° сев. шир.), но критическая продолжительность дня у нее значительно (на 2 часа) выше — 16 и 17 часов света в сутки.

Наибольшие особенности обнаруживает ленинградская (60° сев. шир.) популяция. У нее наблюдается не только очень высокая критическая продолжительность дня — около 19 часов света в сутки, но и ясная тенденция к моноциклизму. Так, при температуре опыта 23°, даже при освещении продолжительностью 20—24 часа в сутки, значительная часть куколок диапаузировала.

Менее полные опыты, но в тех же условиях, проведены с популяцией *Acronycta rumicis* из Витебска (55° сев. шир.) Эта форма по своей реакции занимала промежуточное положение между белгородской и ленинградской (рис. 1).

Наряду с изменениями критической продолжительности дня, у исследованных популяций ясно выражены и различия в реакции на полную темноту. Эти величины оказываются закономерно связанными: чем ниже критическая продолжительность дня, тем больше процент диапаузирующих куколок при развитии в полной темноте. Интересно, что по нашим наблюдениям, такая же связь этих величин наблюдается и у разных видов насекомых. Характерное для фотопериодической реакции насекомых стимулирующее действие полной темноты не проявляется во всех случаях, когда критическая длина дня превышает 17 часов света в сутки. Следует иметь в виду, что реакция на полную темноту не имеет самостоятельного приспособительного значения и является лишь следствием физиологического механизма, обуславливающего действие светового ритма.

Подобные биологические различия обнаружены и при сравнении сухумской и ленинградской популяций *Spilosoma menthastri* (рис. 2). У южной формы при температуре 23° наблюдается типичная для полициклических форм фотопериодическая реакция, с резко выраженной пороговой продолжительностью дня, лежащей между 15 и 16 часами света в сутки. При развитии гусениц в более длинном дне (свыше 16 часов света в сутки) получают лишь недиапаузирующие куколки. У ленинградской популяции *Spilosoma menthastri* склонность к моноциклизму выражена еще сильнее, чем у *Acronycta rumicis*. Наибольший процент недиапаузирующих куколок наблюдается при влиянии на гусениц 20-часового освещения. Непрерывный свет, как и ритм освещения короче 20 часов, повышает число диапаузирующих. Эта особенность характерна для многих моноциклических видов (Гейспиг, 1953).

Важно отметить, что установленные биологические различия между географическими популяциями одного вида обладают большой наслед-

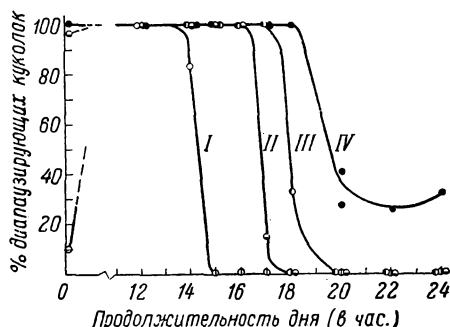


Рис. 1. Зависимость диапаузы куколок различных географических популяций *Acronycta rumicis* L. от фотопериодических условий во время развития гусениц.

П о п у л я ц и и: I — сухумская; II — белгородская; III — витебская; IV — ленинградская.

ственной устойчивостью. Даже после трех поколений, воспитанных в условиях длинного дня и повышенной температуры, реакция ленинградской и белгородской *Acronycta rumicis* сохраняла свой первоначальный тип.

Из описанных опытов следует, что критическая длина дня, вызывающая диапаузу, и даже общий тип фотопериодической реакции не являются видовым признаком. Эти черты характеризуют, прежде всего, зональногеографическую приспособленность отдельных популяций.

Следующая серия опытов имела целью выяснить роль температурных условий в регуляции диапаузы у разных географических форм.

Гусеницы воспитывались в термостатах при разном температурном режиме, параллельно в трех разных режимах освещения: в полной темноте, при коротком 12-часовом дне и при непрерывном свете. Куколки содержались в тех же температурных условиях.

Рис. 2. Зависимость диапаузы куколок различных географических популяций *Spilosoma menthastris* Esp. от фотопериодических условий во время развития гусениц.

Популяции: I — сухумская; II — ленинградская.

Изменение числа диапаузирующих особей в зависимости от температуры, при которой происходило развитие, для трех популяций *Acronycta rumicis* показано в табл. 1 и на рис. 3.

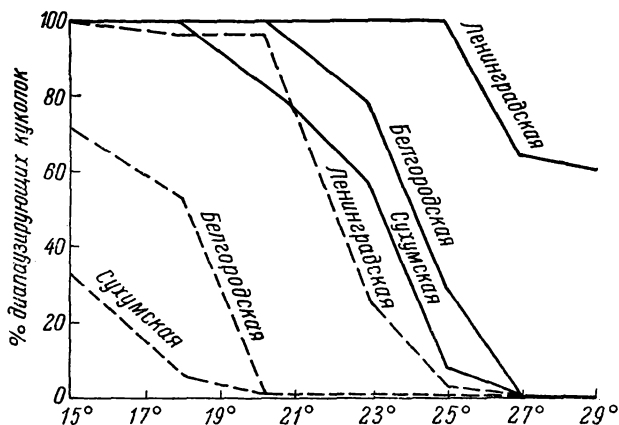


Рис. 3. Изменение числа диапаузирующих куколок у географических популяций *Acronycta rumicis* L. в зависимости от температуры при разных условиях освещения во время развития гусениц.

Прерывистые линии — в условиях непрерывного освещения; сплошные линии — в полной темноте.

Из этих данных следует, что каждая из географических популяций в отношении диапаузы специфически реагирует на тепловой режим. Условия освещения накладывают глубокий отпечаток на характер реакции, но в общем пониженная температура при развитии гусениц способствует возникновению диапаузы, а высокая стимулирует непрерывный метаморфоз.

Таблица 1

Влияние температуры на диапаузу куколок географических популяций *Acronycta rumicis* при развитии гусениц в условиях короткого (12-часового) дня

Температура опыта	Популяция					
	сухумская		белгородская		ленинградская	
	число куколок	% диапаузирующих	число куколок	% диапаузирующих	число куколок	% диапаузирующих
15°	24	100	38	100	67	100
20	38	100	59	100	64	100
25	50	96	48	100	89	100
27.5	25	48	32	75	69	100
30	27	0	49	63.2	64	87.5
32.5	21	9.5	64	32.8	73	63.1

В условиях короткого дня (табл. 1), при температуре от 15 до 25°, у всех популяций возникают только диапаузирующие куколки. Под действием более высокой температуры эффект короткого дня ослабляется и происходит частичный вылет бабочек. Это в первую очередь проявляется у сухумской популяции, у которой единичные недиапаузирующие куколки появляются уже при 25°, а при 30—32° развиваются почти все особи. На ленинградскую популяцию температура действует значительно слабее; только при 30 и 32° среди них появляются активные куколки, но число диапаузирующих остается преобладающим. Белгородская форма по своей реакции занимает промежуточное положение.

При непрерывном свете (рис. 3) сухумская популяция почти не реагирует на температуру и развивается без диапаузы. Только при 15 и 18° наблюдались единичные диапаузирующие куколки. Заметнее сказывается действие температуры на диапаузу белгородской популяции, у которой при низкой температуре (15 и 18°) около половины всех куколок не развивалось. Наиболее отзывчивой на температурные влияния оказалась ленинградская популяция. При развитии гусениц при температуре до 20° все куколки диапаузируют, но при более высокой температуре процент диапаузирующих резко понижается и при 27.5—30° в данном опыте диапауза отсутствовала. Однако в других опытах с этой популяцией часть куколок диапаузировала даже в условиях столь высокой температуры.

При развитии гусениц в полной темноте тенденция к диапаузе выражена значительно сильнее у всех географических популяций, но и в этих условиях проявляются специфические особенности каждой из них (рис. 3).

Сухумская популяция характеризуется наиболее широкими пределами температуры, допускающими непрерывное (бездиапаузное) развитие. Нижняя граница активного развития лежит при температуре 18°. Для белгородской популяции она повышается до 20°, а для ленинградской — до 25°; у последней в условиях темноты не удается полностью подавить тенденцию к диапаузе и даже при температуре 27—30° около половины куколок диапаузирует.

Наблюдающееся у всех трех популяций в условиях темноты закономерное повышение процента диапаузирующих особей с понижением температуры безусловно связано с параллельным изменением критической продолжительности дня. По проценту диапаузирующих в условиях темноты можно примерно определить критическую продолжительность дня для разных температур. Произведенные расчеты близко согласуются с прямыми экспериментальными данными, полученными Горышиным (1955).

Более сложная и очень своеобразная зависимость от температуры обнаружена у географических форм *Spilosoma menthastri* (рис. 4). При

развитии гусениц в условиях непрерывного освещения диапауза возникает не только под действием пониженной температуры; сходная задержка в развитии куколок наблюдается также и под влиянием высокой, сублетальной температуры. Особенно резко выражено это необычное явление у ленинградской популяции. Развитие без диапаузы, притом лишь у части особей, наблюдалось только в очень ограниченном температурном интервале — между 22—27°.¹

У сухумской популяции нормальное развитие возможно в гораздо более широких температурных пределах — от 20 до 30°. Тепловое торможение проявляется здесь значительно слабее.

В условиях полной темноты торможение развития куколок под влиянием перегрева сказывается слабее, чем при непрерывном освещении.

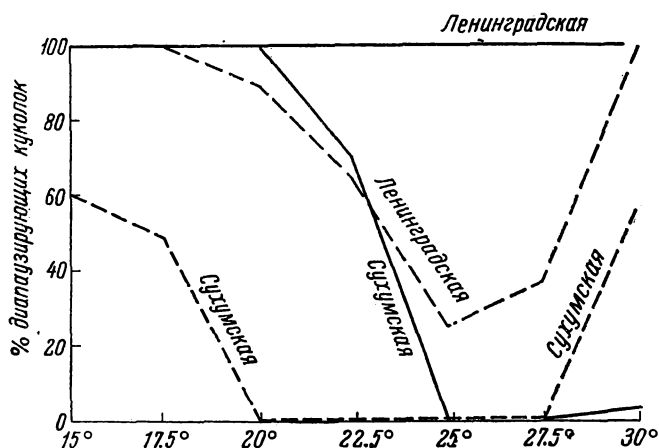


Рис. 4. Изменение числа диапаузирующих куколок у географических популяций *Spilosoma menthastris* Esp. в зависимости от температуры при разных условиях освещения во время развития гусениц.

Прерывистые линии — в условиях непрерывного освещения; сплошные линии — в полной темноте.

Ленинградская форма во всех температурных условиях дает только нормально диапаузирующих куколок, тогда как сухумская развивается без диапаузы при температуре 25—27.5°, а при 30° у нее наблюдаются лишь единичные задерживающиеся в развитии куколки.

Торможение развития куколок, возникающее в результате развития гусениц в предельно высоких температурах, нельзя полностью приравнять к диапаузе, несмотря на его внешнее сходство с ней. От нормального состояния диапаузы оно ясно отличается меньшей продолжительностью. Куколки, заторможенные высокой температурой, после 1—2 месяцев покоя начинают развиваться без реактивации низкими температурами, что не наблюдается при истинной диапаузе.

Несомненно, что это тепловое торможение развития не является экологической адаптацией, тем более что сильнее оно проявляется у северной формы, что лишено биологического смысла. Повидимому, его следует рассматривать в качестве показателя нарушения сублетальными температурами гормонального механизма, регулирующего метаморфоз. В пользу

¹ Отсутствие фотопериодической реакции у этой формы при развитии при температуре 18—20° явилось причиной ошибочного отнесения *Spilosoma menthastris* к числу видов нейтральных к световому ритму (Данилевский и Гейспиз, 1948).

этого говорят и другие патологические явления, наблюдающиеся при окукливании гусениц в условиях предельно высоких температур, о чем сказано ниже.

Закономерные изменения фотопериодической реакции у внутривидовых географических форм не являются специфической особенностью двух рассмотренных видов. Такие же явления обнаружены и у ряда других видов, исследованных менее подробно.

Таблица 2

Различия в фотопериодической реакции у ленинградских и белгородских популяций некоторых видов чешуекрылых

Название вида	Температура опыта	% диапаузирующих кукол			
		при длинном дне (18—24 час. света)		при коротком дне (12 час. света)	
		ленинградская форма	белгородская форма	ленинградская форма	белгородская форма
1. <i>Pieris rapae</i> L.	23°	43.2	0	100	100
2. <i>Smerinthus populi</i> L.	21	100	0	100	100
3. <i>Acronycta leporina</i> L.	22—23	96.0	0	100	100
4. <i>A. megacephala</i> F.	22—23	100	0	100	100
5. <i>Demas coryli</i> L.	22—23	100	0	100	100
6. <i>Barathra brassicae</i> L.	25	32.3	0	100	100
7. <i>Pandemis corylana</i> Hb.	23	84.0	0	100	100
8. <i>Capua reticulana</i> Hb.	23	66.6	0	100	100

В табл. 2 показаны различия в реакции на продолжительность дня у ленинградских и белгородских популяций нескольких видов чешуекрылых.

Белгородские популяции при температуре 21—23° в условиях длинного дня всегда развиваются без диапаузы, тогда как у северных наблюдается резко выраженная тенденция к моноциклизму, которую не удается преодолеть действием светового режима. Короткий день вызывает диапаузу как у южных, так и у северных популяций.

Адаптацией к световому режиму, очевидно, является наследственный моноциклизм, обнаруженный у кукурузного мотылька (Barber, 1925; Babcock, 1927), *Telea polyphaemus* (Dawson, 1931), елового пилильщика *Gilpinia polytoma* Hart. (Prebble, 1941).

Фенологические наблюдения приводят к выводу, что закономерные наследственные различия в сезонном цикле у популяций, населяющих разные географические зоны, являются общим правилом не только для большинства полициклических насекомых, но и для некоторых моноциклических, как например, *Leucoma salicis* L., *Lasiocampa quercus* L., у которых в южных широтах резко изменяется жизненный цикл.

Наряду с географически изменчивыми видами встречаются также и виды, у которых на значительной части ареала циклические реакции остаются почти постоянными. Так, между популяциями капустной белянки (*Pieris brassicae* L.) из лесостепной зоны и окрестностей Ленинграда в параллельных опытах не удалось обнаружить достоверных различий в фотопериодической реакции. Для обеих популяций при развитии при 23°С критическим является день продолжительностью около 15 часов. В условиях более длинного дня и в полной темноте обе популяции развиваются без диапаузы. Но можно ожидать, что более удаленные формы капустной белянки окажутся существенно различными в экологическом отношении. Сопоставление условий развития последнего поколения бе-

лянки в природных условиях Средней Азии и в Ленинграде показывает, что среднеазиатская популяция является более «короткодневной» по сравнению с европейской. Небольшая по сравнению с *Acronycta rumicis* и другими исследованными видами географическая изменчивость экологических признаков капустной белянки, вероятно, обусловлена большой подвижностью бабочек и склонностью их к дальним миграциям, что неоднократно отмечалось в литературе.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТЕМПЕРАТУРНЫХ РЕАКЦИЙ АКТИВНЫХ ФАЗ

Результаты наших опытов, показавшие большую географическую изменчивость реакций, регулирующих сезонный цикл вида, вызывают необходимость оценить, в какой мере изменчивы другие видовые эколого-физиологические признаки. Это особенно важно по отношению к таким показателям, как сумма и порог эффективных для роста и развития температур и температурный оптимум развития. Этими показателями широко пользуются при анализе географического распространения, фенологии насекомых и динамики их численности. Однако степень видового постоянства этих экологических показателей не подвергалась специальному исследованию.

Для оценки поставленного вопроса были использованы результаты опытов с географическими формами *Acronycta rumicis* и *Spilosoma menthastri*.

Продолжительность эмбрионального развития *Acronycta* очень мала: при 30° она составляет около 3,5 суток. Поэтому трудно было ожидать обнаружения в этой фазе зонально-географических адаптаций к тепловому режиму. Проведенные опыты показали полное сходство между географическими популяциями в сроках развития яиц и в суммах эффективных температур, необходимых для эмбрионального развития (табл. 3).

Таблица 3

Суммы эффективных температур выше 10° для разных популяций
Acronycta rumicis L.

Географические популяции	Яйцо	Гусеница	Куколка	Цикл
Ленинградская	72 (67—78)	245 (223—265)	197 (189—204)	518
Белгородская	72 (69—74)	243 (232—249)	199 (187—205)	514
Сухумская	69 (66—79)	267 (262—275)	208 (188—220)	544

Интереснее реакция на температуру гусениц, как основной активной фазы жизненного цикла, у которой скорее всего можно было ожидать появления специальных адаптаций к зональным различиям температурных условий.

Результаты опытов с гусеницами *Acronycta rumicis* показаны на рис. 5. Изменение продолжительности развития гусениц от температуры выражается обычной гиперболической кривой. Обращает внимание строго прямолинейная зависимость скорости развития от температуры, выраженная у всех исследованных популяций. Даже при 30° не заметно признаков торможения и, следовательно, верхний температурный предел развития для этого вида лежит значительно выше, что согласуется с данными Кожанчикова (1950). На основании скоростей развития легко определяется теоретический порог эффективных температур. Для всех трех форм он практически одинаков и равен 10° С. Показанные на рис. 5 небольшие

(менее 0.5°) различия в порогах нельзя считать достоверными и имеющими приспособительное значение.

Заметнее, хотя тоже невелики, различия между географическими популяциями в абсолютных сроках развития. Сухумские гусеницы развивались несколько медленнее белгородских и ленинградских, в связи с чем и высчитанная на основании общего порога (10°) сумма эффективных температур для них почти на 10% больше, чем для других. Следует, однако, указать, что в потомстве другой самки, при исследовании фотопериодической реакции, подобных различий в сроках развития не наблюдалось.

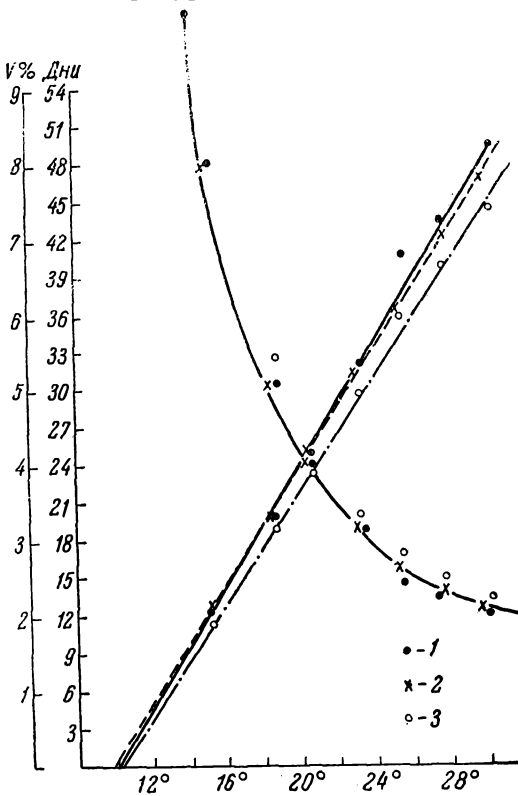


Рис. 5. Влияние температуры на сроки и скорость развития гусениц различных географических популяций *Acronycta rumicis* L. Популяции: 1 — ленинградская; 2 — белгородская, 3 — сухумская.

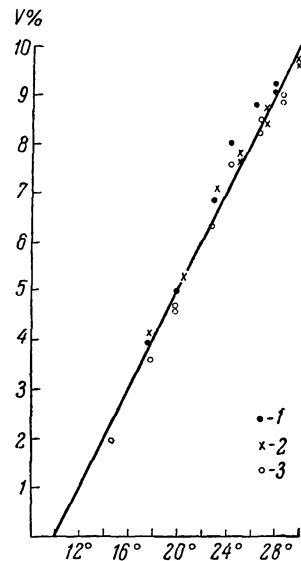


Рис. 6. Влияние температуры на скорость развития куколок разных географических популяций *Acronycta rumicis*. Популяции: 1 — ленинградская; 2 — белгородская; 3 — сухумская.

Сроки развития для кукольного периода учитывались с момента коконирования до вылета бабочки, т. е. включали период пронимфы и собственно куколки.

Зависимость темпов развития куколок от температуры показана на рис. 6; она очень близка к описанной для гусениц. Все три исследованные популяции обнаружили настолько сходную реакцию, что при наблюдавшихся индивидуальных и групповых колебаниях раздельное определение порога эффективной температуры для них не представляется возможным. Как и для гусениц, порог для всех трех популяций следует принять равным 10° .

Постоянство пороговой температуры во всех фазах развития (10°) облегчает вычисление суммы температур, необходимой для полного цикла. Для ленинградской и белгородской форм сумма эффективных

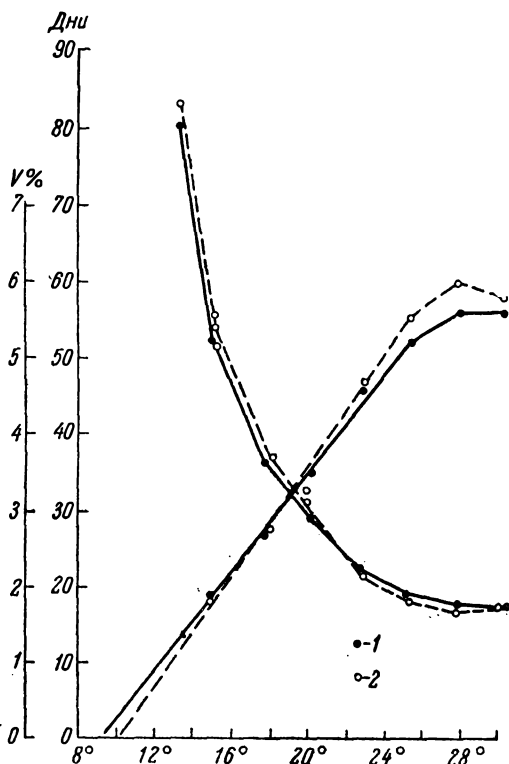
температур составляет около 515 гр./дн., для сухумской 545 гр./дн. Как видно, различия невелики и не превосходят нормальных колебаний суммы температур, наблюдающихся в разных температурных условиях (табл. 3). Следовательно, этот показатель является достаточно постоянным видовым признаком.

У *Spilosoma menthastri* также проявляется большое сходство между разными географическими популяциями в температурных индексах, характеризующих темпы роста и развития активных фаз цикла (рис. 7).

Характерной особенностью этого вида является его меньшая теплоустойчивость по сравнению с *Acronycta rumicis*. Температура выше 27° вызывает ясное угнетение, что заметно не только по изменению относительной скорости развития, но и по абсолютной продолжительности этой фазы.

Продолжительность развития гусениц, выраженная в днях, и ее изменения в связи с температурой у обеих географических популяций очень сходны. Все же можно заметить, что ленинградские особи при температуре выше 20° развиваются немного медленнее сухумских, а при более низкой температуре, наоборот, слегка опережают их. Хотя эти различия очень малы, все же в них можно видеть один из показателей приспособленности ленинградской популяции к более низким температурным условиям. Соответственно несколько ниже для ленинградской формы лежит и порог эффективной температуры.

Рис. 7. Влияние температуры на сроки и скорость развития гусениц разных географических популяций *Spilosoma menthastri* Esp. Популяции: 1 — ленинградская; 2 — сухумская.



Сравнение сроков развития куколок географических популяций *Spilosoma* оказалось невозможным вследствие резко выраженной склонности к моноциклизму, проявляющемуся у ленинградских особей во всех температурных условиях. Для куколок сухумской формы порог эффективной температуры равен 10°, а сумма эффективных температур 200—210 гр./дн.

Для общей характеристики отдельных популяций и оценки условий, оптимальных для их развития, интересны данные по выживаемости гусениц в разных температурах и весу куколок.

Вес и размеры *Spilosoma menthastri* являются наследственным признаком популяций. Ленинградские во всех условиях на 20—25% тяжелее сухумских (рис. 8). У *Acronycta rumicis* различия в размерах популяций слабо выражены и перекрываются индивидуальной изменчивостью. Всё же можно отметить обратную тенденцию: некоторое уменьшение среднего веса у ленинградской и витебской популяций по сравнению с южными.

Изменения веса и выживаемости в зависимости от температуры у этих видов также различны. Для популяций *Spilosoma menthastri* эти величины дают параллельные кривые, четко выделяющие вблизи 20° область температур, оптимальных для развития (рис. 8). Различия между географическими популяциями обнаружены только в условиях высоких сублетальных температур. Сухумские гусеницы при развитии при 30° и непрерывном освещении окукливались нормально. У ленинградских гусениц эти условия вызвали своеобразное нарушение метаморфоза: около половины гусениц окуклилось, достигнув лишь предпоследнего возраста. Такие куколки оказались нежизнеспособными и вскоре засыхали. Следует отметить, что при воспитании гусениц в полной темноте окукливание при 30° происходило нормально.

Данные по выживаемости гусениц и весу куколок *Acronycta rumicis* показали приспособленность этого вида к развитию в широкой температурной зоне. В реакции исследованных географических популяций не удалось обнаружить никаких различий на влияние температуры в интервале от 5 до 20°. У всех популяций наблюдалось снижение выживаемости при развитии при 15—17°. Вес куколок в этих условиях, наоборот, повышался и достигал максимальных величин.

Обобщая опыты этого раздела, можно заключить, что в реакциях активных фаз на температурные условия у географических популяций исследованных видов нет ясных различий, указывающих на приспособленность их к локальным условиям климата. Зависимость развития и темпов роста от температуры является весьма устойчивым видовым признаком.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТЕМПЕРАТУРНЫХ АДАПТАЦИЙ ЗИМУЮЩИХ ФАЗ

Роль морозостойкости как условия, определяющего географическое распространение насекомых, отмечена давно и не подлежит сомнению. Экологической и физиологической стороне этого явления посвящена большая литература, обобщенная в недавней сводке Лозина-Лозинского (1952).

Менее изучены специфические требования диапаузирующих фаз к температуре, вызывающей реактивацию, т. е. прекращение диапаузы. Несомненно, что эта своеобразная реакция также имеет большое приспособительное значение (Золотарев, 1947; Andrewartha, 1952; Данилевский, 1948 1950; Lees, 1955). Подобно тому как северная граница ареала зависит от морозостойкости вида, южная граница распространения для видов умеренного климата в большой мере определяется специфической потребностью диапаузирующих фаз в охлаждении (Рергер, 1938; Данилевский, 1948, 1949, 1950).

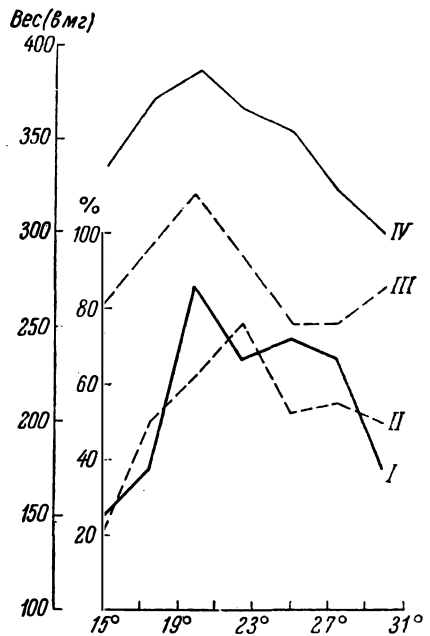


Рис. 8. Влияние температуры на выживание гусениц (в %) и вес куколок (в мг) *Spilosoma menthastri* Esp. I — выживание гусениц ленинградской популяции; II — то же сухумской; III — вес куколок сухумской популяции; IV — то же ленинградской.

Внутривидовая изменчивость экологических признаков зимующих фаз в литературе освещена слабо. Сайглер (Siegler, 1946) не обнаружил различий в морозостойкости зимующих гусениц яблонной плодовой гусеницы (*Carpocapsa pomonella* L.), взятых из разных географических районов Северной Америки. С другой стороны, по данным Пантюхова (1952), морозостойкость популяций *Hyponomeuta malinellus* L., *Malacosoma neustria* L. и *Exaereta ulmi* Schiff., происходивших из Нижнего Поволжья, оказалась более высокой, чем у северокавказских; он рассматривает это как приспособление к более суровой зиме Нижнего Поволжья.

В отношении реактивации имеются наблюдения над саранчевым *Austroicetes cruciata*. Популяции этого вида из южной и западной Австралии оказались различными по температурным условиям, прекращающим диапаузу яиц (Andrewartha, 1952). Известны данные Гольдшмидта (Goldschmidt, 1934) о разной продолжительности диапаузы у географических популяций непарного шелкопряда.

Большинство этих данных получено на материале, собранном в природе и, следовательно, подвергнувшись до опыта влиянию неодинаковых условий. Поэтому трудно судить, в какой мере в них отражены наследственные физиологические особенности локальных рас. Выяснение этого вопроса в плане данной работы представляет значительный интерес.

Наши опыты с географическими популяциями *Acronycta rumicis* и *Spilosoma menthastris* были проведены на однородном материале, воспитанном осенью, в лаборатории при температуре 18—20° и коротком дне. Замерзание куколок производилось над твердой углекислотой. Температура тела измерялась специальной контактной термопарой. Скорость охлаждения куколок поддерживалась на уровне 2° в минуту. В опытах с куколками, зимовавшими при отрицательной температуре, применялись меры, чтобы они при измерениях не подвергались даже временному действию температуры выше 0°.

Таблица 4

Устойчивость к замерзанию диапаузирующих куколок *Acronycta rumicis* L. и *Spilosoma menthastris* Esp.

Популяция	Число куколок	Средняя температура переохлаждения	Пределы индивидуальных колебаний температуры переохлаждения
<i>Acronycta rumicis</i> L.			
Ленинградская	24	—22°	—20° и —25°
Белгородская	7	—22.6	—18.5 » —23.2
Сухумская	28	—23.2	—18.7 » —25.6
<i>Spilosoma menthastris</i> Esp.			
Ленинградская	40	—22.7°	—17.8° и —26.6°
Сухумская	40	—22.3	—17.6 » —24.4

В табл. 4 приведены результаты осенних опытов с диапаузирующими куколками *Acronycta rumicis* и *Spilosoma menthastris*.

Куколки содержались при температуре 3—5°. Как видно, между разными географическими популяциями не обнаружено различий в степени морозостойкости. Средняя температура переохлаждения составляла для всех форм —22 —23°. Только немногие куколки выдерживали охлаждение до —25 —26°. Во всех случаях при образовании льда в тканях наблюдалась гибель. Интересно, что морозостойкость обоих видов оказалась

одинаковой. Это, видимо, обусловлено тем, что они зимуют в сходных условиях — в подстилке и растительном опаде на поверхности почвы.

Однако найденные показатели не дают полного представления о сравнительной зимостойкости разных популяций. Это ясно видно из данных табл. 5, в которой показаны результаты периодических измерений морозостойкости куколок *Acronycta rumicis*, зимовавших в природных условиях открыто над снеговым покровом.

Таблица 5

Изменение морозостойкости куколок *Acronycta rumicis*, зимовавших над снеговым покровом

Дата проверки и минимум температуры за предыдущий период	Популяция	Число куколок в пробе	% погибших	Температура переохлаждения	
				средняя	предельная
1 XI, —3°	Сухумская	30	0	—23.7°	—25.6°
	Белгородская	25	0	—23.2	—25.1
	Ленинградская	30	0	—23.1	—25
8 XII, —26	Сухумская	25	88	—23.5	—27
	Белгородская	25	64	—27.5	—29.2
	Ленинградская	25	28	—29.2	—32
21 XII, —34	Сухумская	50	100	—	—
	Белгородская	25	100	—	—
	Ленинградская	50	92	—26	—27

В начале декабря температура воздуха упала до —26°, т. е. достигла величины, предельной для этого вида. При проверке куколок выяснилось, что разные популяции пострадали от мороза в неодинаковой степени. Большая часть (88%) сухумских куколок вымерзла, тогда как среди ленинградских наблюдалась лишь небольшая гибель. Устойчивость к переохлаждению у сохранившихся куколок разных популяций существенно изменилась по сравнению с исходной: у сухумской она осталась на прежнем уровне, у белгородских превысила первоначальную на 4°, а у ленинградских — на 6°, составив в среднем —29.2°. Соответственно изменилась у географических популяций и наибольшая наблюдавшаяся морозостойкость. Среди ленинградских отдельные куколки переохлаждались до —32°. Из сравнения средних и предельных величин переохлаждения следует, что отмеченное повышение морозостойкости обусловлено не вымерзанием менее устойчивых особей, а своеобразной физиологической закалкой, происходящей под прямым влиянием отрицательных температур. Достигнутая при этом морозостойкость, очевидно, является предельной для *Acronycta rumicis*. Это видно из результатов следующего учета, произведенного 20 декабря после периода с устойчивыми морозами порядка —15 —20°, с минимумом до —34°. Все куколки южных форм при этом погибли. Среди 50 ленинградских 4 куколки оказались живыми. Но ослабленная способность к переохлаждению показывает, что и они были повреждены морозом. Весенняя проверка открыто зимовавшего материала показала, что ни одна из географических популяций не выдержала суровых условий зимы 1955/56 г.

Повышение морозостойкости под влиянием отрицательных температур столь же четко проявилось в параллельном опыте с зимовкой *Acronycta rumicis* в нормальных условиях — на поверхности почвы под естественным снеговым покровом (табл. 6). Подснежная температура в течение зимы была очень постоянной и держалась, в среднем, около —1 —3°; минимальная достигала —9°, т. е. была значительно выше критической для этого вида. В таких условиях к февралю морозостойкость разных географиче-

ских форм изменилась по сравнению с исходной, как и при открытой зимовке. На достигнутом уровне она сохранилась до весны. Гибели куколок в этом опыте не наблюдалось. Куколки всех трех популяций благополучно перезимовали и весной дали нормальных бабочек.

Таблица 6

Морозостойкость куколок *Acronycta rumicis*, зимовавших под снежным покровом

Дата проверки	Минимальная температура за предшествующий период	Популяция	Число куколок	Температура переохлаждения	
				средняя	наибольшая
9 II	—2.7	Сухумская	50	—25.5°	—29.6°
		Белгородская	25	—26.3	—30.6
		Ленинградская	50	—29.7	—34.8
22 III	—2.2	Сухумская	50	—26.4	—29.4
		Белгородская	25	—24.3	—31.9
		Ленинградская	50	—29.6	—34.6

Из описанных опытов видно, что зимостойкость обусловлена двумя в значительной мере независимыми процессами. Первый связан с наступлением диапаузы и характеризует общий для вида уровень морозостойкости. Второй развивается уже в процессе зимовки под прямым влиянием закалывающего действия отрицательных температур. Только в этой способности к закалке обнаруживаются приспособительные черты географических популяций. Физиологически явление закалки остается слабо изученным, но экологическая роль его несомненно велика. Способность северных популяций повышать морозостойкость под влиянием прямого действия отрицательной температуры может играть решающую роль для сохранения зимующего запаса в условиях малоснежных зим и при сильных понижениях температуры осенью и весной.

Для выяснения длительности диапаузы и условий реактивации зимующих куколок географических популяций *Acronycta rumicis* полученный в лаборатории материал в начале октября, т. е. через две недели после окукливания, был помещен в термостаты с постоянной положительной температурой 30, 25, 20 и 14° при влажности воздуха около 70%. Действие более низких и отрицательных температур выяснялось на куколках, зимовавших в природе под снегом.

Данные, приведенные в табл. 7, показывают, что реактивация диапаузирующих куколок наступает лишь под влиянием пониженных температур. Порог реактивирующих температур не одинаков для разных географических популяций. При зимовке при 25 и 30° развитие не наступает. Куколки оставались в состоянии диапаузы 5—6 месяцев и к концу опыта погибли вследствие высыхания. При 20° ленинградские особи также не реактивировались, тогда как у южных популяций развивалось более половины куколок, но вылетавшие бабочки были дефектными или слабо жизнеспособными, что указывает на неполную реактивацию. Зимовка при 14° приводила к нормальному развитию сухумских и белгородских куколок. Смертность в процессе опыта резко понизилась. Однако среди ленинградских часть куколок и в этих условиях осталась неактивированной.

Эти материалы позволяют заключить, что северная (ленинградская) популяция *Acronycta rumicis* обладает, по сравнению с южными, более прочной диапаузой и требует для реактивации более низких температур зимовки.

Таблица 7

Результаты шестимесячного действия положительных температур на диапаузирующих куколок *Acronycta rumicis*

Температура	Популяция	Число куколок в опыте	Результат (в %)		
			погибших	диапаузирующих	развившихся
30°	Ленинградская	25	100	—	—
	Белгородская	25	100	—	—
	Сухумская	25	100	—	—
25	Ленинградская	25	100	—	—
	Белгородская	25	92	8	—
	Сухумская	25	88	12	—
20	Ленинградская	25	56	44	—
	Белгородская	15	20	13.4	66.6
	Сухумская	25	36	12	52
14	Ленинградская	32	16.1	22.5	61.3
	Белгородская	35	11.5	0	88.5
	Сухумская	50	12	0	88

Продолжительность диапаузы в разных температурах не одинакова. На основании сроков вылета бабочек и учета продолжительности активного развития куколок можно заключить, что для достижения реактивации при 20° необходимо не менее 180—190 дней. При 14° процесс идет гораздо скорее и требует около 100—120 дней. При зимовке в естественных условиях под снежным покровом реактивация несколько задерживается и продолжается не менее 120 дней.

Оценить экологическую роль в порогах реактивации пока не удастся. Зимовка под снежным покровом в естественных условиях Ленинградской области обеспечивает нормальную реактивацию для всех исследованных популяций. Это видно из данных табл. 8, в которой приведены результаты

Таблица 8

Продолжительность диапаузы куколок *Acronycta rumicis* при зимовке под снегом в естественных условиях Ленинградской области

Популяция	Время взятия пробы								
	8 XII			20 XII			9 II		
	число куколок	% диапаузирующих	% развившихся	число куколок	% диапаузирующих	% развившихся	число куколок	% диапаузирующих	% развившихся
Ленинградская	50	100	0	50	100	0	50	0	100
Белгородская	25	100	0	25	100	0	25	0	100
Сухумская	50	100	0	50	100	0	50	0	100

инкубации при 25° пробных групп куколок, периодически бравшихся из-под снега. До конца декабря все куколки прочно диапаузировали. К началу февраля у всех популяций диапауза прекратилась, и бабочки при инкубации вылетали очень дружно. Следовательно, процесс реактивации закончился в январе и продолжался около четырех месяцев. Эти данные не дают, однако, оснований отрицать приспособительную роль темпера-

турных порогов реактивации. Специфические особенности диапаузы разных популяций должны сказаться значительно яснее в условиях широт с короткой и теплой зимой.

ПРИСПОСОБИТЕЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ЗОНАЛЬНО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

Результаты экспериментального исследования позволяют сделать следующее общее заключение.

Экологические признаки, характеризующие приспособленность активных фаз жизненного цикла насекомых к температурным условиям летнего периода (сроки развития, температурные пороги и количество необходимого для развития эффективного тепла, температурный оптимум) отличаются большим видовым постоянством. Сравнительные материалы, которыми мы располагаем для *Acronycta rumicis*, *Spilosoma menthastri*, *Pieris brassicae* и *P. rapae*, показывают, что и пищевые реакции также не подвержены заметным зонально-географическим изменениям.

К числу устойчивых видовых признаков следует отнести и специфическую устойчивость диапаузирующих куколок к переохлаждению, что обычно рассматривают как показатель зимостойкости вида; но надо иметь в виду, что последняя представляет собой сложное явление, включающее процессы закалки и реактивации, которые играют самостоятельную роль в зимней экологии вида.

С другой стороны, реакции, регулирующие сезонный цикл и чередование активных и покоящихся фаз, характеризуются очень большой и закономерной зонально-географической изменчивостью. Это особенно резко проявляется в фотопериодической реакции и связанных с нею явлениях.

Причина большой внутривидовой пластичности этой группы явлений понятна. В условиях сезонноизменчивого климата умеренных широт возможность существования вида определяется прежде всего соотношением специфически адаптированных фаз физиологической активности и покоя с динамикой температурных условий. Фотопериодизм как наиболее надежный показатель, сигнализирующий приближение сезонных смен, играет основную роль в регуляции циклов (Данилевский и Гейспиз, 1948).

Экологические условия вегетационного периода значительно более постоянны и не выходят, как правило, за пределы жизненных возможностей вида. Поэтому приспособления к ним, даже у разных видов, носят обычно частный характер.

Роль фотопериодизма в экологии насекомых еще настолько мало известна, что трудно оценить без специального анализа биологическое значение установленных различий в фотопериодической реакции внутривидовых географических форм. Поэтому необходимо рассмотреть условия развития их в природной обстановке.

Ограничимся здесь анализом фенологии лишь для *Acronycta rumicis*, по которой мы располагаем многолетними личными наблюдениями по Ленинградской области и лесостепной зоне (Полтава и заповедник «Лес на Ворскле»), а по Сухуми — сообщениями Е. С. Миляновского.

На рис. 9 показаны сезонные изменения продолжительности дня с учетом сумерек (по Шаронову, 1945) в зависимости от географической широты. Для соответствующих зон нанесены схемы фенологии *Acronycta rumicis*. На рисунке показаны период с эффективной для развития температурой (выше 10°) и сроки наступления критической продолжительности дня (с учетом наблюдающейся температуры) для местных форм *Acronycta rumicis*.

На основании полевых наблюдений сезонное развитие этого вида в разных зонах может быть охарактеризовано следующим образом.

Даты появления первых бабочек из перезимовавших куколок определяются наступлением устойчивой температуры 12—14°; в Ленинграде — это первая декада июня, в Полтаве — первые числа мая, а в Сухуми — начало апреля. Основной лёт происходит на 10—15 дней позднее, иногда сильно растягиваясь.

Дальнейший цикл в разных зонах протекает различно. Число поколений обусловлено прежде всего количеством эффективного тепла за вегетационный период. Оно хорошо согласуется с расчетами, произведенными на основании наших экспериментальных данных по сумме эффективных температур, необходимых для полного цикла, принимая ее равной 525—550° гр./дн. выше 10° (табл. 2).

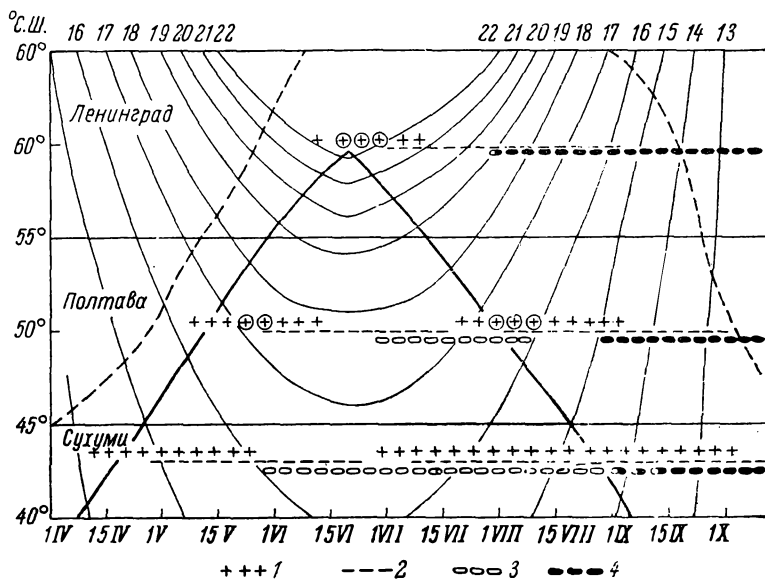


Рис. 9. Изменение природной освещенности и фенология *Acronycta rumicis* L. в разных географических зонах. Система кривых — продолжительность дня в зависимости от географической широты.

Прерывистые линии — границы периода с температурой выше 10°; сплошная линия — границы периода с длиной дня, вызывающей бездиапаузное развитие. 1 — бабочка; 2 — гусеница; 3 — развивающиеся куколки; 4 — диапаузирующие куколки.

В Ленинграде (60° сев. шир.) температурные условия летнего периода (570 гр./дн.) обеспечивают развитие лишь одного поколения. Развитие гусениц — чувствительной к свету фазы — происходит в обычные годы в период с конца июня по середину или даже по конец августа, т. е. в условиях длинного дня (от 22 до 18 час.), но при средней температуре, не превышающей 20°. При таких условиях в экспериментах (рис. 3) получаются только диапаузирующие куколки. Это полностью согласуется с наблюдениями в природных условиях. При исследовании большого собранного в поле материала никогда не приходилось встречать недиапаузирующих куколок. Таким образом, особенности фотопериодической реакции ленинградской формы *Acronycta rumicis* определяют точное соответствие ее жизненного цикла с климатическими условиями зоны обитания и обеспечивают нормальную перезимовку всех куколок в диапаузирующем состоянии.

Лишь в исключительно теплые годы, с ранней весной, судя по экспериментальным данным, могут сложиться условия для развития отдельных куколок без диапаузы. В пользу этого говорят и очень редкие находки бабочек в августе (напр. экземпляр, пойманный 16 VIII, в коллекции Ленинградского университета). Потомство таких особей не может закончить развития до наступления холодов и обречено на гибель.

В условиях лесостепной зоны (около 50° сев. шир.), по наблюдениям в заповеднике «Лес на Ворскле» и в Полтаве, *Acronycta rumicis* дает два четко разграниченных поколения. Это точно согласуется с расчетами по наблюдаемой здесь сумме эффективных для развития температур, равной 1050—1100 гр./дн.

Все куколки первого поколения развиваются, второго — диапаузируют и остаются зимовать. Гусеницы первого поколения развиваются в июне—начале июля при продолжительности дня 17—18 часов и среднедекадной температуре порядка 18—22°; гусеницы второго поколения — с начала августа до середины сентября, в близких температурных условиях, но при значительно более коротком дне, продолжительностью от 16 до 14 час.

Сравнивая световые и температурные условия в период развития гусениц разных поколений с данными наших опытов (рис. 1 и 3), легко видеть полное соответствие результатов эксперимента и полевых наблюдений.

Несколько сложнее годичный цикл развития *Acronycta rumicis* в условиях Сухуми. Бабочки весной появляются в начале апреля, т. е. при той же температуре, что и в других зонах. По температурным условиям (2100 гр./дн.) здесь теоретически возможно развитие четырех поколений. Но, по наблюдениям Е. С. Миляновского, развивается лишь три поколения, частично налегающие друг на друга. Последние бабочки встречаются до октября, а гусеницы еще в ноябре. Исходя из нахождения последних бабочек осенью и учитывая продолжительность их жизни и развития куколок, можно утверждать, что недиапаузирующие куколки в природных условиях встречаются лишь до начала сентября, а все гусеницы, развивающиеся в более поздние сроки, дают зимующих, диапаузирующих куколок. К началу сентября продолжительность светового дня сокращается в Сухуми до 14 часов, т. е. достигает критической величины, вызывающей диапаузу сухумской формы *Acronycta* (рис. 1, 3). Таким образом, недостаточно полное использование затяжной теплой осени Черноморского побережья объясняется особенностями фотопериодической реакции местной формы *Acronycta rumicis*. Возможно, что это является следствием ее происхождения из более высоких предгорных районов. Однако при частично налегающих поколениях невозможно определить без специальных опытов, относятся ли последние бабочки к третьему поколению, или к первым, недиапаузирующим, четвертого. Теоретические расчеты допускают возможность частичного развития в Сухуми четвертого поколения.

Из полученных данных вытекает, что сделанная Горышиным (1955) попытка объяснить фенологию *Acronycta rumicis* в разных широтах изменениями критической продолжительности дня от температуры — недостаточна; но не случаен замечательный параллелизм обнаруженных Горышиным изменений порога фотопериодической реакции под влиянием температуры с наследственными изменениями этого показателя в ряду географических популяций. Можно полагать, что прямое влияние температуры на фотопериодическую реакцию является важным условием изменения ареалов отдельных популяций и возникновения путем отбора на этом экологическом фоне наследственно закрепленных приспособительных реакций. Большое значение имеет также сочетание

температурных условий в регуляции диапаузы в разные по климатическим условиям годы.

Из анализа географических изменений фенологии вытекает очень важное следствие.

Совершенная приспособленность фотопериодической реакции отдельных географических популяций к местным условиям климата и светового режима уменьшает их экологическую пластичность и возможность активного или пассивного расселения даже в пределах видového ареала. Расчеты, основанные на закономерностях широтных изменений продолжительности дня, показывают, что перемещение форм, специфически адаптированных к условиям определенной зоны, в районы с иным световым режимом должно приводить к настолько глубокому несоответствию их сезонного цикла с ритмом климата, что акклиматизация их здесь окажется невозможной. Особенно резко это должно проявляться при перемещении южных, относительно короткодневных форм, в более северные районы с их продолжительным летним днем. В таких случаях невозможность своевременного возникновения диапаузы вызовет гибель в течение зимовки. С другой стороны, при попадании северных форм в южные районы диапауза будет возникать слишком рано, и зимующие фазы будут длительное время подвергаться действию высокой температуры, что также приводит к неблагоприятным следствиям. Изменение норм фотопериодической реакции под влиянием температурного режима может лишь отчасти смягчить несогласованность цикла, но не устранить его полностью.

Эти заключения во многом неожиданны. Между тем, очевидно первостепенное значение их не только для многих общих проблем экологии насекомых, но и для чисто практических.

Однако в экологии теоретические расчеты и прогнозы, даже казалось бы вполне убедительные в изложении их авторов, слишком часто не оправдываются на практике. Поэтому для проверки наших заключений были поставлены в 1955 г. специальные полевые опыты.¹

Исследованные географические формы *Acronycta rumicis* воспитывались в природных условиях Ленинградской области (Старый Петергоф) на кустах ивы под марлевыми изоляторами. Чтобы оценить влияние светового режима в разные периоды сезона, были проведены три последовательные серии с интервалами около 1 месяца между начальными датами. В каждой из серий одновременно воспитывались все три географические формы.

Для оценки сроков весеннего развития группы перезимовавших куколок в марте были помещены в природные условия, где велись наблюдения над вылетом бабочек.

В течение всего опыта регулярно регистрировались микроклиматические условия: температура измерялась термopарами четыре раза в сутки в стандартные метеорологические сроки. В каждой из опытных групп было по 200—300 гусениц.

Полученные результаты позволяют сделать следующие выводы.

Весеннее развитие куколок всех трех форм происходит одинаково, и бабочки вылетают одновременно.

Также практически идентичны сроки развития гусениц и куколок разных географических форм (рис. 10). Это говорит об одинаковой потребности их в эффективной температуре. Сумма эффективных температур для развития гусениц, подсчитанная на основании микроклиматических измерений в природных условиях, составляет 260 гр./дн., что близко соответствует данным, полученным в термостатных опытах (табл. 2).

¹ Эта работа выполнена студентом Кафедры энтомологии ЛГУ Г. А. Поповым.

В полевых условиях не наблюдалось различий в жизнеспособности разных популяций. Даже в последней серии опытов, проведенной в сентябре, а в дополнительных опытах — в октябре, не было отмечено никаких признаков угнетения южных форм по сравнению с ленинградской. Вполне нормальными оказались также вес куколок и плодовитость выходящих бабочек.

Таким образом, температурные условия летнего периода не ограничивают внутриареального переселения различных популяций. Зато очень большие различия между разными формами проявились в их сезонном цикле.

Ленинградская популяция во всех сериях оказалась моноциклической. Даже при развитии гусениц в июне—начале июля, когда продолжительность светового дня превышала 20 часов, все куколки оказались диапаузирующими и остались зимовать.

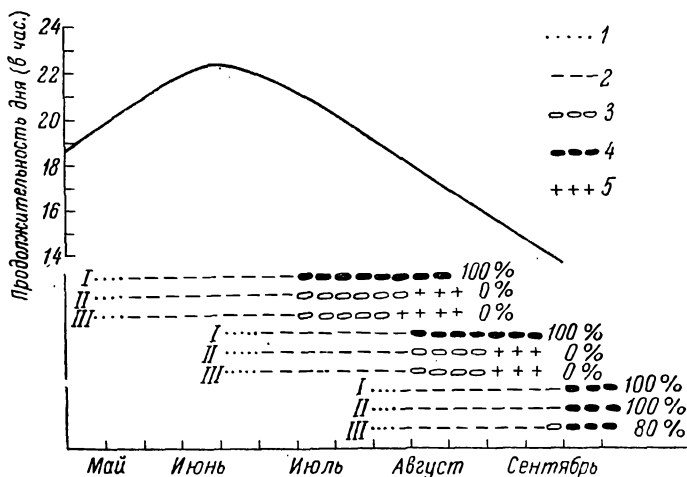


Рис. 10. Развитие разных популяций *Acronycta rumicis* L. при воспитании в естественных условиях Ленинградской области.

Кривая — продолжительность дня. Фенологические обозначения: 1 — яйцо; 2 — гусеница; 3 — активная куколка; 4 — диапаузирующая куколка; 5 — бабочка. Популяции: I — ленинградская; II — белгородская; III — сухумская. Цифрами обозначен % диапаузирующих куколок.

Резко отличались от нее южные (белгородская и сухумская) популяции. В первых двух сериях, начатых в конце мая и в начале июля, гусеницы закончили развитие и окуклились задолго до наступления критической для них длины дня, вызывающей диапаузу. Соответственно этому все куколки развились и дали бабочек, не оставив зимующего запаса.

Развитие гусениц последней серии происходило с первой декады августа до середины сентября. Три последних возраста гусениц, реакция которых определяет диапаузу, развивались при длине дня, снижавшейся с 17 до 15 часов. Эта величина, при невысокой наблюдавшейся температуре, значительно ниже пороговой для белгородской формы и соответствует критической для сухумской. Все куколки белгородской популяции диапаузировали. Среди сухумских 80% оказались диапаузирующими, из остальных вылетели бабочки.

Однако дальнейшие наблюдения показали, что возникающая диапауза не обеспечивает полной акклиматизации южных форм в Ленинградской

области. При зимовке под защитой снежного покрова куколки свободно перенесли зиму с морозами до -35° , и бабочки всех трех популяций вылетели одновременно в период с 13 по 21 июня. Потомство, полученное от сухумских и местных бабочек, содержалось в природных условиях. Коконирование началось 20 июля и закончилось 20 августа, т. е. развитие гусениц происходило при длине дня более 16 часов, что стимулировало бездиапаузное развитие сухумской формы. Но вследствие холодной осени вылет бабочек в природных условиях не закончился до начала октября. В пробных группах куколок (по 50 из каждой популяции), помещенных в термостат с температурой 22° , все ленинградские куколки диапаузировали, тогда как сухумские полностью развились и, следовательно, оказались неприспособленными к зимовке.

Таким образом, проведенные полевые опыты полностью подтвердили правильность расчетов и доказали ограниченные возможности расселения локальных популяций даже в пределах видового ареала.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Материалы статьи показывают, что адаптация насекомых к фотопериодическим условиям является причиной, вызывающей распад вида на ряд экологически обособленных географических рас. В отличие от других известных случаев внутривидовой экологической дивергенции (например, «пищевые» формы), носящих частный и обычно случайный характер, в разобранных примерах мы встречаемся с системой приспособлений, основанной на общей закономерности. Это увеличивает значение обнаруженных фактов. Можно не сомневаться, что внутривидовая зонально-экологическая дифференцировка, как приспособление к различиям светового режима, будет обнаружена в различных группах насекомых, а также и у других наземных беспозвоночных, обладающих фотопериодической реакцией.

В статье рассмотрены лишь случаи экологической дивергенции популяции в связи с широтными изменениями климата. Но даже в пределах одной географической широты, под влиянием разной степени континентальности климата, складываются различные соотношения в сезоне между температурным и световым режимами. Это также может вызвать возникновение приспособленных к местным условиям локальных рас. Подобный процесс экологической дифференцировки безусловно происходит и в популяциях, заселяющих разные вертикальные зоны в горных районах.

Трудно назвать область практического приложения экологии, в которой не пришлось бы считаться с эколого-физиологической обособленностью географических популяций.

Разная реакция их на внешние влияния может служить одним из условий возникновения локальных вспышек размножения вредных насекомых и определять распространение волны размножения по территории ареала. Это следует учитывать при общих прогнозах колебаний численности вредных насекомых.

Непосредственное значение имеют полученные выводы для проблем акклиматизации и географического распространения насекомых. Строгая приспособленность внутривидовых локальных рас к определенному ритму климата и особенностям светового режима, вероятно, является одной из причин частых неудач при попытках акклиматизации в странах умеренных широт насекомых-энтомофагов. Специальный анализ экологии и условий расселения вредных насекомых может оказаться интересным и для целей энтомологического карантина.

Изложенные материалы ставят ряд вопросов, подлежащих дальнейшему экспериментальному изучению. Особенно интересно выяснить ус-

ловия, обеспечивающие непрерывность видового ареала при экологической обособленности населяющих его популяций. Существенно также установить биологические причины, определяющие размеры микроареалов, занимаемых локальными расами. Сравнение данных, полученных по *Acronycta rumicis* и *Pieris brassicae*, показывает, что у разных видов области распространения локальных рас могут быть очень различными. Но пока мы можем лишь гадать о причинах этого.

Наконец, важно оценить эволюционное значение разобранных явлений. В исследованных нами случаях различия между географическими расами ограничивались эколого-физиологическими признаками. В морфологическом отношении они оставались почти идентичными. Но экологическая разобщенность локальных рас, возникающая на основе фотопериодических приспособлений, может явиться условием их дальнейшей дивергенции и морфо-физиологического обособления.

ЛИТЕРАТУРА

- Гейспиц К. Ф. 1953. Реакция моновольтинных чешуекрылых на продолжительность дня. Энтомол. обзор., XXXIII : 17—31.
- Горышин Н. И. 1955. Соотношение светового и температурного факторов в фотопериодической реакции насекомых. Энтомол. обзор., XXXIV : 9—13.
- Данилевский А. С. 1948. Фотопериодическая реакция насекомых в условиях искусственного освещения. Докл. АН СССР, IX, 3 : 418—484.
- Данилевский А. С. 1949. Зависимость географического распространения насекомых от экологических особенностей их жизненных циклов. Энтомол. обзор., XXX, 3—4 : 194—207.
- Данилевский А. С. 1950. Температурные условия реактивации диапаузирующих стадий насекомых. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., LXX, 4 : 90—108.
- Данилевский А. С. 1956. Фотопериодизм как регулятор сезонной цикличности насекомых. Чтения памяти Холодковского 1954—1955 гг. Изд. АН СССР, М.—Л.: 32—55.
- Данилевский А. С. и К. Ф. Гейспиц. 1948. Влияние суточной периодичности освещения на сезонную цикличность насекомых. Докл. АН СССР, LIX, 2 : 337—340.
- Золотарев Е. Х. 1947. Диапауза и развитие куколок китайского дубового шелкопряда. Зоол. журн., XXVI, 6 : 539—545.
- Кожанчиков И. В. 1950. Волнянки (Orgyidae). Фауна СССР, Чешуекрылые, XII : 1—581.
- Лозина-Лозинский Л. К. 1952. Жизнеспособность и анабиоз при низких температурах у животных. Изв. Ест.-науч. инст. им. Лесгафта, XXV : 3—32.
- Пантюхов Г. А. 1952. Холодостойкость некоторых вредных насекомых полевых лесных полос. Автореф. дисс., Ленингр. педагог. инст. им. Герцена: 1—16.
- Шаронов В. В. 1945. Таблицы для расчета природной освещенности и видимости. Изд. АН СССР. М.—Л.
- Andrewartha H. G. 1952. Diapause in relation to the ecology of insects. Biol. Rev., 27 : 50—107.
- Babcock K. W. 1927. The European corn borer, *Pyrausta nubilalis* Hübn. II. A discussion of its seasonal history in relation to various climates. Ecology, 8 : 177—193.
- Barber G. W. 1925. Remarks on the number of generations of the European corn borer in America. Journ. Econ. Entom., 18 : 496—502.
- Dawson R. W. 1931. The problem of voltinism and dormancy in the Polyphemus moth (*Telega polyphemus* Cramer). Journ. Exp. Zool., 59 : 87—131.
- Goldschmidt R. 1934. Lymantria. Bibliographia Genetica, 11 : 1—186.
- Lees A. D. 1955. The Physiology of Diapause in Arthropods. Cambridge Univ. Press: 1—148.
- Pepper J. 1938. The effect of certain climatic factors on the distribution of the beet webworm (*Loxostege sticticalis* L.) in N. America. Ecology, 19 : 565—571.
- Prebble M. L. 1941. The diapause and related phenomena in *Gilpinia polytoma* (Hartig). III. Bioclimatic relation. Canad. Journ. Res., D. 19 : 350—362.
- Siegler E. H. 1946. Susceptibility of hibernating codling moth larvae to low temperatures, and the boundwater content. Journ. Agricult. Res., 72, 10 : 329—340.

SUMMARY

The work was carried out to elucidate the mode of adaptation of polycyclic «long-day» insect species to geographical changes in photoperiod and temperature. Several populations of *Acronycta rumicis* L., *Spilosoma men-thastri* Esp. and some other Lepidoptera taken from different geographical zones were examined both under laboratory and field conditions. The results may be summarized as follows.

1. The populations of the same species from different climatic regions of the area, being morphologically similar, differ markedly in physiological reactions governing diapause and the course of seasonal cycle of development and may be regarded as independent geographical races. The characteristic features of the races are especially pronounced in their photoperiodic reaction.

2. In southern races the critical day length is distinctly shorter than in those from northern localities. The investigated races from the northern borders of the area of the species show a tendency to monocyclusm even when reared in permanent light.

3. Temperature influences differently the onset of diapause in each of the geographical race. The effect of the short day provoking the diapause can be more readily suppressed by the action of high temperatures in the southern races than in the northern ones.

4. The degree of supercooling in diapausing individuals is the same in all the geographical races of the species when kept at temperatures above 0°. But when refrigerated during hibernation under field conditions the cold hardiness of the northern races increases considerably, while in southern ones the increase is less manifest or absent.

5. In northern races the diapause is more intense and requires lower temperatures in order to resume the metamorphosis.

6. The temperature requirements during the period of active growth and development are much similar in different geographical races. No marked adaptations to local climatic conditions of the race are observed in the rate of development and the threshold of it, its thermal constant and temperature optimum.

7. The obtained experimental data allow to explain the course of the life-cycle of *Acronycta rumicis* in different climatic zones of the area, particularly geographical variability in generation number and the timing of diapause.

8. It is demonstrated that the strict adaptation of the race to local photoperiodical conditions may prevent its distribution in other climatic zones even within geographical limits of the species.

9. It is suggested that photoperiod must play an essential part in the local physiological races formation due to the climatic changes with altitude and longitude.

Zoological Institute,
Academy of Sciences of the USSR
Leningrad.
