

В. А. Масленникова

**СООТНОШЕНИЕ СЕЗОННЫХ ЦИКЛОВ У ГЕОГРАФИЧЕСКИХ
ПОПУЛЯЦИЙ APANTELES GLOMERATUS L. И ЕГО
ХОЗЯИНА PIERIS BRASSICAE L.**

[V. A. MASLENNIKOVA. THE RELATIONSHIP OF THE SEASONAL DEVELOPMENT OF APANTELES GLOMERATUS L. (HYMENOPTERA, BRACONIDAE) TO THAT OF ITS HOST PIERIS BRASSICAE L. (LEPIDOPTERA, PIERIDAE) IN DIFFERENT GEOGRAPHICAL POPULATIONS]

Организм паразита настолько тесно связан с организмом хозяина, что до последнего времени все реакции паразита на воздействие внешних факторов считались несомненно прямым следствием таковых хозяина. Анализируя огромную литературу по вопросу взаимосвязи паразитических насекомых с их хозяевами, Солт (Salt, 1941) пришел к выводу, что даже такое специфическое физиологическое состояние хозяина, как диапауза, переходит на паразита и является непосредственной причиной, тормозящей развитие последнего.

Наличие некоторой независимости от физиологии хозяина в реакциях паразита на внешние факторы — температуру и фоторитмику — пожалуй впервые отмечено Гейспиц и Кяо (1953) и Смитом и Лангстоном (Smith and Langston, 1953). Затем эти данные находят свое дальнейшее подтверждение у Лис (Lees, 1955) и Масленниковой (1958). В результате пересмотренных работ было выяснено, что фенологическая синхронность развития паразита и хозяина, в частности определенная сопряженность в наступлении диапаузы у обоих, может достигаться по крайней мере двумя путями: либо полной зависимостью развития паразита от физиологического состояния хозяина, либо сходными, но самостоятельными реакциями партнеров на воздействие внешних факторов.

В настоящей работе, посвященной исследованию фотопериодических реакций двух географических популяций паразита *Apanteles glomeratus* L. и его хозяина *Pieris brassicae* L., удалось показать, что диапауза этого паразита является результатом непосредственного влияния фотопериодики и совершенно не зависит от физиологии хозяина. В статье дан анализ причин и условий синхронизации циклов развития названных паразитов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа проводилась с сухумской и ленинградской популяциями *Apanteles glomeratus*. Развитие паразита протекало в его наиболее обычном хозяине *Pieris brassicae*, происходящем тоже из этих пунктов. Сухумский и ленинградский материал был получен из природы непосредственно перед опытами. Гусеницы обоих популяций капустницы заражались в первом и втором возрастах ленинградскими и сухумскими апантелесами. Таким образом были исследованы фотопериодические реакции ленинградского паразита, развивающегося в ленинградском и сухумском хозяине, и сухумского паразита, развивающегося в сухумском и ленинградском хозяине.

Гусеницы воспитывались на капусте в 0.5—1.0-литровых стеклянных банках по 15—20 гусениц в каждой. Корм менялся ежедневно. Коконы паразита сразу же после их образования помещались в пробирки и содержались в тех же опытных условиях до вылета имаго. Через несколько дней после вылета апантелеса оставшиеся коконы вскрывались.

Число особей в опытах обычно более 100, в ряде случаев несколько меньше, но везде более 25 особей.

Основная серия опытов проведена в термостатированной комнате с постоянной температурой 18° С (колебания температуры не превышали $\pm 0.2^\circ$), освещенной люминесцентными лампами ДС-30. Опытный материал помещался в соответствующие камеры, где регуляция суточного режима освещения осуществлялась автоматически.

Часть опытов при 23° и 25° проведена в специальных фототермостатах с автоматической регуляцией фото- и терморитмики.

Контролем для наших опытов служили данные, полученные Л. Семченко с незараженными географическими популяциями капустницы.

Работа проводилась летом 1958 г. в Лаборатории энтомологии Биологического института в Старом Петергофе.

Соотношение фотопериодических реакций у географических форм

В условиях 18° исследованы фотопериодические реакции апантелеса и капустницы, происходящих из ленинградской и сухумской популяций.

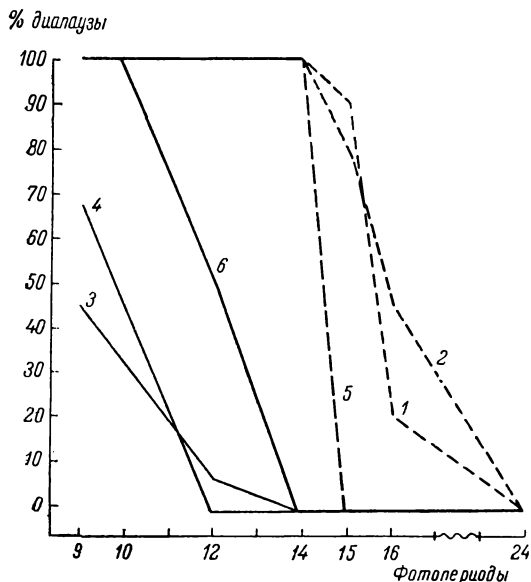


Рис. 1. Фотопериодические реакции сухумской и ленинградской географических популяций *Apanteles glomeratus* L. и его хозяина *Pieris brassicae* L.

1 — зависимость диапаузы от длины дня у ленинградского апантелеса при развитии на ленинградской капустнице; 2 — то же у ленинградского апантелеса на сухумской капустнице; 3 — то же у сухумского апантелеса на сухумской капустнице; 4 — то же у сухумского апантелеса на ленинградской капустнице; 5 — то же у незараженной ленинградской капустницы; 6 — у незараженной сухумской капустницы.

Результаты проведенных опытов представлены на рис. 1. Диапауза паразита и хозяина в условиях исследованной температуры находится в прямой зависимости от фоторитмики: на длинном дне (больше 16 часов) развитие партнеров протекает без диапаузы, в условиях короткого дня возникает диапауза. В интервале от 16 до 9 часов света количество диапаузирующих особей возрастает по мере укорочения светлой части суток, что для ленинградского апантелеса уже отмечено в литературе (Гейспиц и Кяо, 1953; Масленникова, 1958).

Из рис. 1 видно, что все исследованные объекты сильно различаются по своим фотопериодическим реакциям. Так, фотопериодическая реакция сухумского апантелеса (кривая 3), развивающегося на сухумской же капустнице, резко отличается от таковой своего незараженного хозяина (кривая 6). Критическая длина дня для паразита лежит около 9 часов света, а для хозяина — около 12 часов. Кроме того, сухумский паразит, в отличие от своего хозяина, даже в условиях 9-часового дня дает только

45—70% диапаузирующих особей. Полной диапаузы у сухумского апантелеса в исследованных нами условиях получить не удалось.

Такие же различия в фотопериодических реакциях паразита и хозяина наблюдаются и у ленинградских партнеров (кривые 1 и 5), что вполне согласуется с полученными ранее данными по ленинградской популяции (Масленникова, 1958).

При сравнении фотопериодических реакций ленинградской (кривая 5) и сухумской (кривая 6) капустниц видно, что эти популяции глубоко различаются нормами фотопериодических реакций — явление, известное для ряда других видов (Данилевский, 1956, 1957а, 1957б). Критический фотопериод для ленинградской капустницы лежит между 14 и 15 часами света, в то время как критическая длина дня для сухумской популяции находится около 12 часов; порог последней растянут, и полная диапауза наступает только в условиях 10-часового дня.

Еще большие различия в нормах фотопериодической реакции оказались у ленинградского (кривые 1 и 2) и сухумского (кривые 3 и 4) апантелесов, независимо от того, на какой географической форме хозяина они развивались. Следовательно, характер фотопериодической реакции апантелеса является наследственно закрепленным и независимым от такового капустницы.

Особенный интерес представляет тот факт, что в ряде случаев фотопериодическая реакция паразита оказалась совершенно противоположной реакции хозяина. Так, сухумская капустница в условиях 18° и 14-часового дня (кривая 6) развивается без диапаузы, а ленинградский апантелес, развивающийся на ней (кривая 2) в этих условиях дает 100%-ю диапаузу. У ленинградской капустницы в 12- и 14-часовом дне наблюдается полная диапауза (кривая 5), в то время как сухумский паразит, развивающийся на ней (кривая 4), в этих же условиях не впадает в диапаузу. Эти последние факты дают все основания считать, что фотопериодическая реакция апантелеса абсолютно не зависит от таковой хозяина и является самостоятельной реакцией непосредственно на воздействие, в данном случае, фоторитмики.

Некоторая кажущаяся на первый взгляд сопряженность фотопериодических реакций паразита и хозяина, принадлежащих одной географической популяции, является результатом сходных, но совершенно самостоятельных адаптаций партнеров к сезонным условиям.

С о о т н о ш е н и е т е м п е р а т у р н ы х р е а к ц и й у г е о г р а ф и ч е с к и х ф о р м

С целью выяснения влияния температуры на диапаузу у географических форм апантелеса были проведены опыты при 18, 23 и 25° на круглосуточном освещении и 9-часовом дне. Полученные результаты представлены на рис. 2. Ленинградская капустница в пределах температуры от 15 до 25° на коротком дне (кривая 4) полностью впадает в диапаузу. Температурный порог фотопериодической реакции у нее лежит между 27—29° С (Масленникова, 1958). Процент диапаузирующих особей у сухумской капустницы, равный 100% при 18° и 9 часах света, с повышением температуры до 25° сильно снижается (кривая 1). Процент диапаузирующих особей у сухумского и ленинградского апантелесов, развивающихся на сухумской капустнице, по мере повышения температуры тоже сильно снижается, но различно у каждой географической формы. Ленинградский апантелес при 18° и 9-часовом дне (кривая 2) дает 100% диапаузирующих особей, но при 23 и 25° процент диапаузы не превышает 10%. У сухумской формы паразита, у которого даже при 18° и 9 часах света диапаузирует только половина особей, повышение температуры до 23° уже полностью снимает диапаузу. В условиях круглосуточного

освещения обе формы паразита и хозяина в пределах исследованных температур развиваются без диапаузы.

Из вышеизложенного следует, что исследованные географические популяции как паразита, так и хозяина, наряду с различиями фотопериодических реакций, обнаруживают заметные различия и в температурных реакциях. Температурные пороги, снимающие фотопериодическую реакцию у исследованных географических форм партнеров, различны.

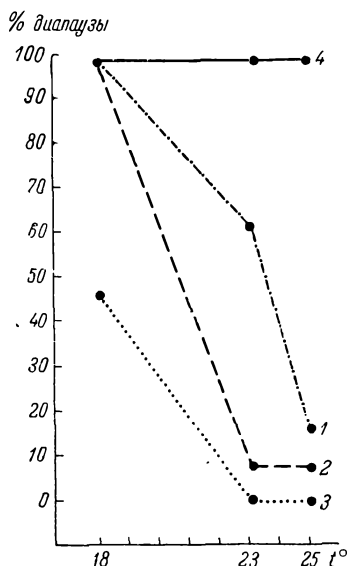


Рис. 2. Влияние температуры на диапаузу ленинградской и сухумской популяций *Apanteles glomeratus* L., развивающихся на сухумской *Pieris brassicae* L.

1 — зависимость диапаузы от температуры у незараженной сухумской капустницы; 2 — то же у ленинградского апантелеса на сухумской капустнице; 3 — то же у сухумского апантелеса на сухумской капустнице; 4 — то же у незараженной ленинградской капустницы (по Масленниковой, 1958).

образом, сухумский апантелес в ленинградских условиях обречен на гибель. Этот вывод вполне согласуется с данными, полученными в опыте практического переселения сухумской популяции *Acronycta rumicis* L. в ленинградские условия, где она полностью акклиматизироваться не могла (Данилевский, 1957б).

Материалы статьи позволяют также проанализировать причины синхронизации циклов развития *Apanteles glomeratus* L. с его хозяевами *Pieris brassicae* L. и *Aporia crataegi* L. Наблюдающаяся в природе и в экспериментальных условиях (при температурах 18—20°) относительная синхронность развития апантелеса и капустницы, происходящих из одной географической популяции, является результатом самостоятельных реакций партнеров непосредственно на воздействие экологических факторов. Наиболее ярко эта автономность реакций проявляется при воспитании паразита в хозяине, происходящем из другой географической популяции. Полученные экспериментальные данные позволяют сказать, что капустница для апантелеса, несмотря на то, что все развитие его от яйца до

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наличие глубоких различий в фотопериодических и некоторых других реакциях у разных географических популяций одного вида — явление, имеющее большое теоретическое значение и широкую область практического применения (Данилевский, 1956, 1957а, 1957б).

Обнаруженные нашими наблюдениями различия норм фотопериодических и температурных реакций у паразитических насекомых имеют особенное значение для биометода, в частности для проблемы акклиматизации и интродукции. Основываясь на полученных данных, можно сказать, что переселенный в ленинградские условия сухумский апантелес будет развиваться без диапаузы до ноября, поскольку критическая длина дня для него лежит около 9 часов света, а физиологическое состояние хозяина на него не влияет. Наступление пониженных и отрицательных температур в природе застанет паразита в неподготовленном к зимовке состоянии активного развития. Кроме того, уже к концу сентября в ленинградских условиях сухумский апантелес просто не найдет гусениц младших возрастов капустницы, пригодных для заражения. Таким

предкуколки протекает в теле гусеницы, является, видимо, только пищей.

Синхронизация сезонного развития этого паразита с другим хозяином — *Aporia crataegi* L. — достигается совершенно другим путем: полной зависимостью от физиологии хозяина. Развитие апантелеса здесь останавливается на стадии личинки первого возраста в связи с наступлением диапаузы у боярышницы (Масленникова, 1958).

Оба рассмотренные способа обеспечивают фенологическую синхронность развития паразита с его хозяевами, без которой само существование паразита было бы невозможным.

Глубокие различия в фотопериодических реакциях у географических форм паразита и их отличие от таковых хозяина говорят о том, что адаптация паразита к местным эколого-географическим условиям проходила самостоятельным, независимым от хозяина путем.

Наконец, следует подчеркнуть, что использование географических популяций может служить своеобразной методикой для выяснения вопроса о степени взаимозависимости паразита и хозяина, тем более, что в этом случае поставленный вопрос решается без операционного вмешательства в организм насекомого.

ЛИТЕРАТУРА

- Гейсспиц К. Ф. и Н. Н. Кяо. 1953. Влияние длительности освещения на развитие некоторых наездников (Hymenoptera, Braconidae). Энтом. обзор., 33 : 32—35.
- 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. 1957а. Сезонные ритмы и внутривидовая географическая дифференциация у насекомых. Вестн. Лен. унив., 21, сер. биол., вып. 4 : 93—105.
- Данилевский А. С. 1957б. Фотопериодизм как фактор образования географических рас у насекомых. Энтом. обзор., 34, 1 : 5—27.
- Масленникова В. А. 1958. Об условиях, определяющих диапаузу паразитических перепончатокрылых *Apanteles glomeratus* L. (Hymenoptera, Braconidae) и *Pteromalus puparum* L. (Hymenoptera, Chalcididae). Энтом. обзор., 37, 3 : 538—545.
- Lees A. D. 1955. The physiology of diapause in Arthropods. Cambridge. Monographs in experimental biology, 4 : 1—148.
- Salt G. 1941. The effects of hosts upon their insect parasites. Biol. Rev., 16, 4 : 239—264.
- Smith O. J. and R. L. Langston. 1953. Continuous laboratory propagation of western grape leaf skeletoniser and parasites by prevention of diapause. Journ. Econ. Entom., 46, 3 : 477—485.

Кафедра энтомологии
Ленинградского
государственного университета,
Ленинград.

SUMMARY

As it has been established by this investigation, the Sukhumi and the Leningrad populations of the parasite *Apanteles glomeratus* L. and its host *Pieris brassicae* L. differ very widely in their response to the changes of photoperiod and temperature.

The differences in the norm of the photoperiodical reaction between the geographical populations of the parasite are much more conspicuous than those in the host, which indicates that the course of the adaptation of the parasite to the local ecologo-geographical conditions was independent of the same process in the host.

The character of the photoperiodical reaction of different geographical populations is hereditary and perfectly independent of that in the host. In several instances the responses of the parasite and the host to the same photo-thermic conditions are reverse.

The phenological synchronization of the life cycles of *A. glomeratus* and *P. brassicae* is the result of the independent responses of both partners to the environmental factors. On the contrary, the synchrony of the seasonal development of this parasite with another host, *Aporia crataegi* L., is the consequence of the absolute dependence of the early instars of *A. glomeratus* on the physiological state of the host.
