

Ш. М. Забиров

УСЛОВИЯ, РЕГУЛИРУЮЩИЕ СЕЗОННЫЕ ЦИКЛЫ РАЗВИТИЯ СВЕКЛОВИЧНОЙ (*PEGOMYIA HYOSCIAMI* PANZ.) И КАПУСТНОЙ (*HYLEMYIA BRASSICAE* BOUCHÉ) МУХ (*DIPTERA*, *ANTHOMYIDAE*)[SH. M. ZABIROV. FACTORS GOVERNING THE SEASONAL CYCLES OF DEVELOPMENT OF *PEGOMYIA HYOSCIAMI* PANZ. AND *HYLEMYIA BRASSICAE* BOUCHÉ (*DIPTERA*, *ANTHOMYIDAE*)]

Изучение условий регуляции сезонных циклов развития насекомых, в частности условий, определяющих наступление диапаузы, представляет большой интерес как с теоретической, так и с практической стороны.

С практической точки зрения изучение этих вопросов имеет значение для прогнозирования числа поколений, а также формирования зимующего запаса насекомых. Установлено, что в возникновении диапаузы и в регуляции сезонных циклов развития у большинства насекомых основную роль играет температура (Кожанчиков, 1937, 1948; Lees, 1955 и др.) и световой режим (Данилевский, 1956; Dickson, 1949; Lees, 1955, и др.).

Однако условия, определяющие наступление диапаузы у высших мух, в частности у свекловичной и капустной мух, до последнего времени оставались не изученными. Лишь совсем недавно Хьюз (Hughes, 1960) опубликовал данные, указывающие на зависимость диапаузы капустной мухи от продолжительности суточного освещения. Настоящая работа имеет целью экспериментально оценить значение температурных и световых условий в регуляции сезонного развития у свекловичной и капустной мух.

Сравнительное изучение этих видов интересно ввиду больших различий в их биологии.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Работа проводилась весной и летом 1959—1960 гг. в лаборатории энтомологии Биологического института (Старый Петергоф). Сбор материала проводился на зараженных почвах свеклы и капусты в окрестностях Ст. Петергофа.

В лаборатории яйца, личинки и пупарии содержались в термостатах при определенном температурном и световом режиме. В опытах колебания температуры не превышали 1° С; источником света служила люминесцентная лампа ДС. Освещенность в камерах была около 90 люксов. Срезанные листья свеклы со свежотложенными яйцами свекловичной мухи (50 штук) помещались в стеклянные банки (емкостью в 0.5 или 1.0 л). Кладки капустной мухи получались в марлевых садках при кормлении 0.5%-м раствором сахара.

Группы по 30—40 свежее отложенных яиц помещались на тонкие срезы (толщина не более 1 см) брюквы. Воспитание личинок производилось в чашках Петри. Все опыты повторены 2—3 раза. В каждой серии опытов материала (в фазе пупария) было по 30—60 особей. Руководил работой А. С. Данилевский.

Таблица 1
Влияние температуры на длительность развития свекловичной и капустной мухи (в днях)

Фазы развития		11.8°	14.8°	18.7°	20.5°	25.4°	27.5°	30°
Свекловичная муха	Яйцо	5(4—5.6)	4.1(3.7—5)	3.8(3.4—4.5)	3.5(3—4.1)	3.1(2.1—3.6)	3(2—4)	3(2—4)
	Личинка	17(16—20)	14.8(14—15)	10.8(10—12)	9.1(8.7—10)	7.8(7—8.9)	7.3(7—8)	7.1(7—8)
	Пупарий	25(24—28)	20(19—22)	16.5(16—18)	13.9(13—15)	12(10—13)	11.8(10—12)	11.3(10—12)
Капустная муха	Яйцо	6(5.8—7.5)	5.8(4—6)	4.2(3.9—5)	3.6(3—4.1)	3.1(3—4)	3.8(2.7—4)	—
	Личинка	32(28—35)	20.8(19—22)	18(17.7—19)	15.3(14—17)	13.9(12—15)	12.6(12—13)	—
	Пупарий	35.8(31—44)	24.9(22—27)	20.4(19—23)	17.9(16—20)	15(14—15.8)	13.1(12—14)	—

РЕЗУЛЬТАТЫ ЭКСПЕРИМЕНТА

Влияние температуры и светового режима на развитие и на возникновение диапаузы у свекловичной и капустной мухи. Результаты эксперимента показали, что яйца, личинки и пупарии свекловичной и капустной мухи могут развиваться в пределах 11—30°. Однако в чрезмерно высокой температуре (27—30°) развитие яиц замедляется на 2—4 дня, а гибель достигает 35% для свекловичной и 5% для капустной мухи.

Область температурного оптимума для личинок свекловичной мухи более ограничена. Только в пределах 18—21° развитие происходит дружно и гибель отсутствует. Как при более высоких, так и при более низких температурах гибель личинок увеличивается, достигая при 30° 50%, а при 10° 10%.

Личинки капустной мухи более выносливы к термическому режиму. Температуры, при которых развитие последних идет без гибели, лежат в пределах 15—25°. Пупарии свекловичной и капустной мух дают более сложную реакцию на температуру. Часть пупариев развивается без задержки и дружно. Изменение сроков развития таких активных пупариев показывает обычную зависимость от температуры, близкую к гиперболической.

В табл. 1 приведены соответствующие данные по длительности развития пупариев, развивавшихся при различных постоянных температурах в лабораторных условиях, а в табл. 2 — для особей первого поколения, собранных в природе.

В обоих случаях длительность развития показывает сходную зависимость от температуры. Наряду с активно развивающимися особями, часть пупариев длительно остается в заторможенном состоянии. Число таких задержанных в развитии пупариев возрастает в крайних температурах, особенно в высоких, что было отмечено Кожанчиковым (1939).

На рис. 1 и 2 показаны проценты неразвившихся пупариев свекловичной и капустной мухи первого и второго поколений. Опыты ставились на свежих пупариях, собранных в природе. У обоих видов пупарии второго поколения не дают вылета мух, что связано с возникновением у них диапаузы.

Однако неполный вылет мух из пупариев первого поколения обоих видов связан не с диапаузой, а с другими явлениями (заражение паразитами, торможение в низких

и высоких температурах и др.). Из рис. 1 и 2 видно, что температурный оптимум у пупариев капустной мухи лежит ниже, чем у свекловичной.

С целью определения влияния температурного и светового режима на возникновение диапаузы, яйца и личинки свекловичной и капустной мухи воспитывались при непрерывном освещении и в условиях короткого дня (12 часов света в сутки) в разных температурах. Пупарии оставались в тех же условиях. В табл. 3 показаны полученные результаты.

В общем как при длинном, так и при коротком дне с понижением температуры наблюдается увеличение процента диапаузирующих пупариев. Из приведенных данных (табл. 3) видно, что световой фактор оказывает очень сильное влияние на возникновение диапаузы. Так, у свекловичной мухи при температуре 21° в условиях длинного дня диапауза отсутствует, а в условиях короткого дня диапаузируют 80% пупариев.

У капустной мухи при температуре 18° в условиях длинного дня наблюдался небольшой процент диапаузирующих особей (около 9% пупариев), а в условиях короткого дня при той же температуре диапаузирует

Таблица 2

Влияние температуры на длительность развития пупариев (в днях)

Температура	Свекловичная муха	Капустная муха
10° . . .	48.9 (40—55)	49.6 (38—52)
12° . . .	38 (30—45)	34.5 (30—38)
15° . . .	25.5 (23—27)	27 (18—30)
18° . . .	18.9 (17—20)	20 (16—26)
21° . . .	15.1 (15—17)	16.9 (16—18)
25° . . .	11.6 (10—12)	14.9 (11—18)
27° . . .	10.5 (10—11)	12 12)

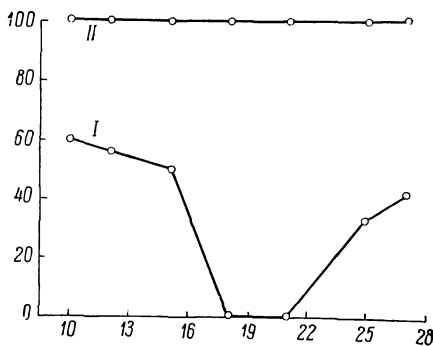


Рис. 1. Влияние температуры на возникновение диапаузы пупариев *Pegomya hyoscyami* Panz.

По оси абсцисс — температура; по оси ординат — процент диапаузирующих пупариев. I — пупарии первого поколения; II — пупарии второго поколения.

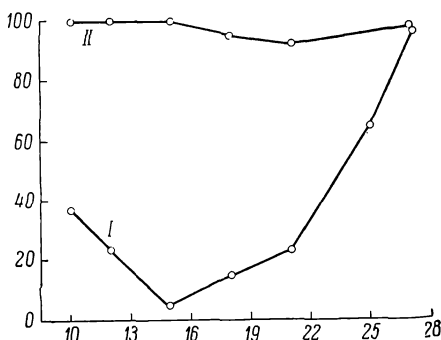


Рис. 2. Влияние температуры на возникновение диапаузы пупариев *Hylemyia brassicae* Bouché.

Обозначения те же, что на рис. 1.

96.2% пупариев. Следовательно, у свекловичной и капустной мухи имеется ярко выраженная фотопериодическая реакция, регулирующая наступление диапаузы. По характеру реакции эти виды могут быть отнесены к длиннодневному типу. Влияние температуры также сказывается на процессе формирования диапаузы. По мере понижения температуры наблюдается постепенное увеличение числа диапаузирующих особей; особенно резко оно выражено в условиях короткого дня. При развитии

Т а б л и ц а 3

Влияние температуры на возникновение диапаузы
при разной длине дня

Название вида	Температура	Длинный день (24 часа света)			Короткий день (12 часов света)		
		число пупариев	число развившихся пупариев	процент диапаузирующих пупариев	число пупариев	число развившихся пупариев	процент диапаузирующих пупариев
Свекловичная муха	25°	—	—	—	30	10	66
	21°	30	30	0	30	6	80
	18°	50	40	20	50	5	90
	15°	46	30	34.9	41	0	100
	12°	70	0	100	60	0	100
Капустная муха	25°	30	18	40	30	3	90
	21°	25	19	24	25	2	92
	18°	33	30	9	27	1	96.2
	15°	60	35	41.6	48	1	98
	12°	35	0	100	23	0	100

личинок в условиях низкой температуры (12°) диапауза наступает независимо от продолжительности дня. Для установления наиболее восприимчивых к световым условиям фаз развития были поставлены опыты со сменой светового режима в процессе развития свекловичной и капустной мухи при 20°. Личинки, воспитанные в условиях длинного дня, образуют недиапаузирующие пупарии, а в условиях короткого (12 часов света в сутки) дня — диапаузирующие пупарии. Такие результаты получаются независимо от того, при какой длине дня воспитывалось яйцо. Следовательно, наиболее чувствительной к фотопериодической реакции фазой у свекловичной и капустной мухи является личиночная фаза.

ФОТОПЕРИОДИЧЕСКАЯ РЕАКЦИЯ СВЕКЛОВИЧНОЙ И КАПУСТНОЙ МУХИ

С целью уточнения зависимости диапаузы от фотопериодических и температурных условий, яйца и личинки воспитывались при различной длине дня в условиях разных постоянных температур (18, 20, 23 и 25°).

Результаты опыта показаны на рис. 3 для свекловичной и на рис. 4 для капустной мухи. При температуре 25° и в условиях 16—20 часов света в сутки у *Pegomyia hyosциami* Panz. происходит полный вылет мух, т. е. развитие пупариев идет без диапаузы. При 12 часах света наблюдается 70% диапаузирующих пупариев, а при уменьшении и продолжительности суточного освещения (9—3 часов) процент диапаузирующих пупариев снова уменьшается (до 4% при 3 часах света в сутки).

Опыты при температуре 21° дали следующие результаты. Наименьший процент диапаузирующих пупариев наблюдается при 18—24 часах света в сутки. При более коротком дне число диапаузирующих особей резко возрастает, достигая при 12 часах 85%. Критическая длина дня, вызывающая диапаузу у 50% особей, лежит между 16 и 17 часами света в сутки, точнее — около 16 час. 30 мин. Такая же четкая фотопериодическая реакция проявляется при 18°; критическая длина дня в этих условиях составляет 17 час. 30 мин.

Как видно из рис. 3, критическая длина дня, характеризующая фотопериодическую реакцию, не является постоянной величиной. Понижение

температуры на 7° (с 25 до 18°) повысило ее с 13 час. до 17 час. 30 мин., т. е. на 4 часа 30 мин. Такое изменение критической длины дня в зависимости от температурных условий может привести к изменению сроков наступления диапаузы в природе.

Кривые, отражающие фотопериодическую реакцию у капустной мухи в условиях 20 , 23 и 25° , очень сходны между собой. Полное отсутствие диапаузы наблюдается только при 18-часовом освещении, а наибольшее число диапаузирующих пупариев — при 12 часах света в сутки. Про-

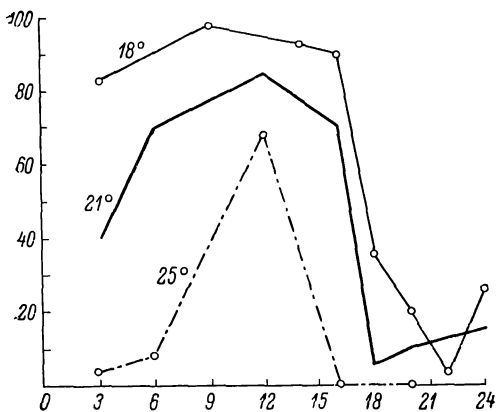


Рис. 3. Фотопериодическая реакция *Pegomya hyoscyami* Panz. при различной температуре.

По оси абсцисс — длина дня в часах; по оси ординат — процент диапаузирующих пупариев.

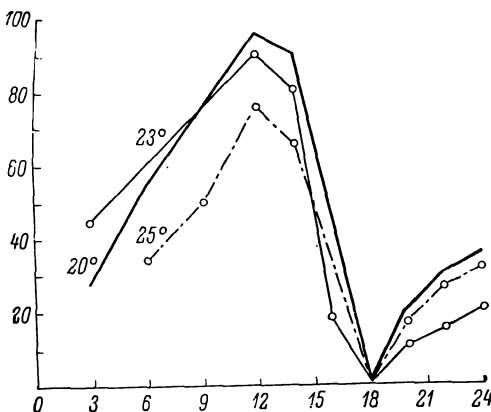


Рис. 4. Фотопериодическая реакция *Hylemyia brassicae* Bouché при различной температуре.

Обозначения те же, что на рис. 3.

должительность освещения более 18 часов вызывает повышение процента диапаузирующих пупариев. У капустной мухи это выражено очень четко. Тенденцию к увеличению числа диапаузирующих в условиях непрерывного освещения можно заметить у свекловичной мухи, но проявляется такая тенденция гораздо слабее, чем у капустной мухи.

При длине дня короче 12 часов процент диапаузирующих пупариев капустной мухи при температуре 25 — 20° резко снижается. В отличие от свекловичной мухи, у капустной мухи порог фотопериодической реакции почти не изменяется в зависимости от температуры, причем критическая длина дня составляет во всех условиях около 15 час. 30 мин.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные эксперименты показывают, что у свекловичной и капустной мухи наступление диапаузы определяется как световыми, так и температурными условиями при развитии личинок. Действие светового режима наиболее сильно проявляется в условиях умеренновысоких температур (18 — 25°). Оба названные факторы несомненно играют роль в регуляции сезонного развития свекловичной и капустной мухи в природных условиях.

Диапаузирующие пупарии свекловичной и капустной мухи до 20 — 25% встречаются уже в июле у особей первого поколения. В конце июля число диапаузирующих достигает 40% . Наконец, полная диапауза у обоих видов наступает в начале сентября. Интересно, что закономерности нара-

стания числа диапаузирующих пупариев у свекловичной и капустной мухи близки.

Наступление диапаузы в первом поколении в начале июля при очень длинном дне (более 18 часов без учета сумерок) скорее всего можно объяснить влиянием невысокой температуры в период развития личинок. В 1959 г. температура воздуха в этот период держалась около 16°, а почвы на глубине 5—10 см — около 18°. По экспериментальным данным у свекловичной мухи в условиях длинного дня при температуре 15—18° число диапаузирующих колеблется от 20 до 30% (табл. 3), а у капустной мухи — от 10 до 40%. Эти цифры совпадают с цифрами, полученными в природных условиях.

Увеличение числа диапаузирующих особей в конце августа и начале сентября почти до 100% не может быть объяснено только влиянием температур, так как последняя за время развития личинок была даже выше, чем при развитии первого поколения. Так, в 1959 г. в августе температура воздуха держалась на уровне 18°, а почвы на глубине 10 см — около 20°. Поэтому есть все основания считать, что резкое повышение числа диапаузирующих к осени определяется сокращением длины дня. Продолжительность последнего в Ленинграде изменяется в течение августа с 16 час. 50 мин. до 14 час. 12 мин. Из рис. 3 и 4 видно, что такие условия вызывают наступление диапаузы у большинства пупариев. Для свекловичной мухи, личинки которой развиваются в минах на листьях и доступны для света, зависимость развития и диапаузы от длины дня вполне понятна. Однако для капустной мухи, обитающей в почве, такую зависимость понять труднее.

Хьюз (Hughes, 1960) на основании наблюдения над возникновением диапаузы капустной мухи в условиях оранжереи с постоянной температурой в течение года также пришел к выводу, что диапауза у нее зависит от длины дня. Он полагает, однако, что личинки капустной мухи, находящиеся в почве, не могут непосредственно воспринимать фотопериодические стимулы. По его мнению, изменения в химическом составе растения, вызванные влиянием длины дня, служат стимулом, воспринимаемым насекомым, питающимся на корнях. Следует отметить, что исследования, проведенные на других видах [*Laspeyresia molesta* Busck (Dickson, 1949), *Diataraxia oleracea* L. (Way a. Hopkins, 1950), *Metatetranychus ulmi* C. R. Koch (Lees, 1953) и др.] показали, что фотопериодические стимулы, действующие на растение, не влияют на реакцию насекомого.

Наши экспериментальные данные, полученные при воспитании личинок на частях корнеплода, периодически меняющихся в течение опыта, показывают, что личинки способны непосредственно воспринимать изменение длины дня. Это дает основание полагать, что они способны воспринимать световые стимулы.

ВЫВОДЫ

1. Диапауза у свекловичной и капустной мухи регулируется сезонными изменениями температуры и продолжительностью дня.
2. Критическая длина дня фотопериодической реакции для свекловичной мухи при 25° составляет 13 часов, а для капустной 15 часов, при 18° для свекловичной мухи 17 час. 30 мин., а для капустной около 16 час.
3. По общему характеру фотопериодической реакции свекловичная и капустная мухи относятся к видам длиннопольного типа.
4. Понижение температуры во время развития мух приводит к увеличению критической длины дня. Это хорошо выражено у свекловичной мухи и слабо — у капустной.
5. Фотопериодическая реакция личинками капустной мухи воспринимается непосредственно световыми стимулами, а не через кормовое растение.

ЛИТЕРАТУРА

- К о ж а н ч и к о в И. В. 1937. Рост и физиологическое состояние организма насекомых в связи с влиянием экологических факторов. Зоолог. журн., 16, 1 : 88 —106.
- К о ж а н ч и к о в И. В. 1939. Особенности развития куколок капустной мухи (*Hylemyia brassicae* Bouché) в разных условиях среды. Изв. Высш. курсов прикл. зоолог. и фитопатолог., VII.
- К о ж а н ч и к о в И. В. 1948. Зимовка и диапауза чешуекрылых насекомых. Изв. АН СССР, сер. биол., 6 : 653—673.
- Д а н и л е в с к и й А. С. 1956. Фотопериодизм как регулятор сезонной цикличности насекомых. Чтение памяти Н. А. Холодковского 1954—1955 гг. Изд. АН СССР : 32—35.
- D i c k s o n R. C. 1949. Factors governing the induction of diapause in the oriental fruit moth. Ann. Entom. Soc. Amer., XLII, 4 : 511—537.
- H u g h e s R. D. 1960. Induction of diapause in *Erioischia brassicae* Bouché (Dipt., Anthomyidae). Journ. Exp. Biol., 37, 2 : 218—223.
- L e e s A. D. 1953. The significance of the light and dark phases in the photoperiodic control of diapause in *Metatetranychus ulmi* Koch. Ann. Appl. Biol., 40, 3 : 487—497.
- L e e s A. D. 1955. The physiology of diapause in Arthropods. Cambridge University Press : 1—151.
- W a y M. J. and B. A. Н о р к и н s. 1950. The influence of photoperiodic and temperature on the induction of diapause in *Diatraxia oleracea* L. Journ. Exp. Biol., 27, 3—4 : 365—375.

Кафедра энтомологии
Ленинградского государственного университета
им. А. А. Жданова,
Ленинград.

SUMMARY

1. Diapause in *Pegomyia hyosциami* Panz. and *Hylemyia brassicae* Bouché is governed by seasonal variations of temperature and day length.

2. Critical day length of photoperiodic reaction for *Pegomyia hyosциami* at 25° makes 13 hours, for *Hylemyia brassicae* — 15 hours, at 18°—17 hours and a half and 16 hours respectively.

3. By the general character of photoperiodic reaction *Pegomyia hyosциami* and *Hylemyia brassicae* are referred to the species of a long-day type.

4. The decrease of the temperature during the development of *Pegomyia hyosциami* and *Hylemyia brassicae* tends to the increase of critical day-length. It is very distinct in *Pegomyia hyosциami* and rather faint in *Hylemyia brassicae*.

5. In larvae of *Hylemyia brassicae* the photoperiodic reaction is perceived directly through the light stimulus rather than through food plant.