

Л. А. Степанова

ОПЫТ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА УСЛОВИЙ РАЗВИТИЯ ВРЕДИТЕЛЕЙ КРЕСТОЦВЕТНЫХ ОВОЩНЫХ КУЛЬТУР В ПРИРОДЕ

[L. A. STEPANOVA. ECOLOGICAL ANALYSIS OF THE DEVELOPMENT OF PESTS
ON CRUCIFERAE VEGETABLE CULTURES IN NATURE]

В связи с большим экономическим значением вредителей крестоцветных овощных культур и недостаточностью литературных сведений по их экологии нами проделано эколого-физиологическое исследование весенней и летней капустных мух (*Hylemyia brassicae* Bouché, *Hylemyia floralis* Flln.), капустной моли (*Plutella maculipennis* Curt.), капустной, репной и брюквенной белянок (*Pieris brassicae* L., *Pieris rapae* L., *Pieris napi* L.), хренового листоеда (*Phaedon cochleariae* F.), капустной совки (*Barathra brassicae* L.), рапсового пилильщика (*Athalia colibri* Chr.) и мертвоеда матового (*Aclypea opaca* L.), т. е. почти всех основных вредителей крестоцветных культур северо-западной зоны СССР.

Работа выполнена на основе общих принципов экспериментально-экологических исследований, разрабатываемых кафедрой энтомологии Ленинградского государственного университета под руководством А. С. Данилевского, и имеет цель выяснить специфику экологических отношений насекомых в природе, что необходимо для прогнозирования вспышек массового размножения вредных видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование проводилось как в природе (северная и южная Карелия и Ленинградская область), так и в лаборатории (лаборатория энтомологии Ленинградского государственного университета в Старом Петергофе).

Действие постоянной температуры на развитие яйца, личинки, куколки и имаго изучалось в камерах политермостата с непрерывным освещением лампами дневного света. Особи содержались в стеклянной посуде в условиях влажности воздуха, близкой к насыщению. Корм (молодые листья белокачанной капусты «Слава») давался в изобилии и менялся ежедневно. В каждом варианте находилось не менее 50, а для моли — более 100 особей. Регистрировалась смертность, длительность развития, вес и плодовитость насекомых.

Скорость развития, необходимая для графического выведения нижнего температурного порога развития, вычислялась путем деления 100 на длительность развития при данной температуре; сумма тепла высчитывалась по формуле Сандерсона.

Роль влажности изучалась через влияние среды (воздуха и почвы) на организм, для чего было использовано несколько методов — растворы серной кислоты, мелкозернистый песок разной влагоемкости и пр.

Значение пищевых условий в биологии насекомых изучалось в основном на личиночном питании (Степанова, 1961б).

При изучении закономерностей сезонного цикла развития насекомых выяснялось значение света, температуры и пищи. Опыты по влиянию режима освещения на возникновение диапаузы проводились в специальных световых камерах с постоянной температурой и разным ритмом освещения. Основные опыты в этом направлении проходили в условиях оптимально-средней температуры и корма, дополнительные — на фоне и во взаимодействии с разной температурой и пищей. В последнем случае растения брались в начальной и конечной стадиях вегетационного развития.

Изучение специфики диапаузирующих стадий и морозостойкости зимующих особей проводилось на материале, собранном осенью в природе. Запас зимовал в подвале при температуре 3—5°. Определение морозостойкости проводилось термоэлектрическим методом (Калабухов, 1934) в январе месяце. Насекомые охлаждались со скоростью 3—5° в минуту, индивидуально (определялась точка переохлаждения) или группами. В первом случае использовалось по 20—25 особей, во втором не менее 50 на каждый вариант температуры.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

1. Влияние условий температуры, влажности и пищи на развитие вредителей

Результаты наших опытов по действию температурных условий на развитие *Plutella maculipennis*, *Phaedon cochleariae* и *Barathra brassicae* показаны в табл. 1, 2 и 3. Аналогичные опыты по *Athalia colibri* описаны в нашей статье (1959), опыты по белянкам — в книге А. С. Данилевского (1961).

Таблица 1
Действие постоянной температуры на развитие *Plutella maculipennis* Curt.

Яйцо				Гусеница				Куколка				Весь цикл			
температура (в °C)	смертность (в %)	длительность развития (в сутках)		температура (в °C)	смертность (в %)	длительность развития (в сутках)		температура (в °C)	смертность (в %)	длительность развития (в сутках)		температура (в °C)	смертность (в %)	длительность развития (в сутках)	
		средняя	пределы			средняя	пределы			средняя	пределы			средняя	пределы
11.0	2	14.7	10—15	10.9	5	40.0	33—46	10.0	5	21.0	17—24	10.5	12	75.7	60—85
15.1	2	7.2	6—9	15.2	6	20.6	15—21	15.6	0	13.7	12—14	15.3	8	41.5	33—44
19.6	—	4.7	3—6	19.6	—	13.0	11—14	19.5	8	8.6	8—9	19.6	8	26.3	22—29
23.2	1	3.7	3—5	23.2	10	9.2	8—11	23.0	0	5.7	5—6	23.1	11	18.6	16—22
25.1	2	3.3	2—4	25.7	3	8.1	7—9	24.8	6	4.9	4—6	25.2	11	16.3	13—19
29.9	0	2.7	2—3	29.7	8	6.0	5—6	29.7	7	3.4	3—4	29.8	15	12.1	10—13

Таблица 2
Действие постоянной температуры на развитие *Phaedon cochleariae* F.

Яйцо				Гусеница				Куколка				Весь цикл			
температура (в °C)	смертность (в %)	длительность развития (в сутках)		температура (в °C)	смертность (в %)	длительность развития (в сутках)		температура (в °C)	смертность (в %)	длительность развития (в сутках)		температура (в °C)	смертность (в %)	длительность развития (в сутках)	
		средняя	пределы			средняя	пределы			средняя	пределы			средняя	пределы
—	—	—	—	13.3	36	37.0	35—39	—	—	—	—	—	—	—	—
15.0	22	11.0	10—12	13.9	12	25.0	25—29	14.0	0	11.0	11—13	14.3	34	48.0	46—54
—	—	—	—	18.2	11	17.0	16—18	18.0	0	7.0	7—8	—	—	—	—
19.9	11	7.1	6—8	20.2	9	14.5	14—16	20.2	0	5.5	5—6	20.2	20	27.1	25—30
24.7	7	5.2	4—6	24.5	4	10.5	10—11	24.5	12	4.0	4—5	24.6	23	19.7	18—22
27.7	7	4.5	4—5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
30.7	22	4.0	4	30.3	16	8.0	7—8	30.3	10	3.0	2—3	30.4	48	15.0	13—15

Таблица 3
Действие постоянной температуры на развитие *Barathra brassicae* L.

Яйцо		Гусеница			Куколка			Смертность особей (в %)	Диапауза (в %)
температура (в °C)	длительность развития (в сутках)	температура (в °C)	длительность развития (в сутках)		температура (в °C)	длительность развития (в сутках)			
			средняя	пределы		средняя	пределы		
30	4.0	30.3	19.6	15—24	30.5	13.0	12—13	50	50
—	—	27.0	20.4	20—21	28.0	13.3	13—14	30	0
25	5.0	25.0	21.2	21—22	24.5	15.0	13—16	18	0
20	6.5	20.0	26.3	23—27	20.3	20.0	19—21	15	15
—	—	16.7	35.5	33—37	17.0	—	—	20	90
—	—	14.7	52.0	51—54	14.0	—	—	40	100
—	—	11.0	—	70 и более	10.8	—	—	90	—

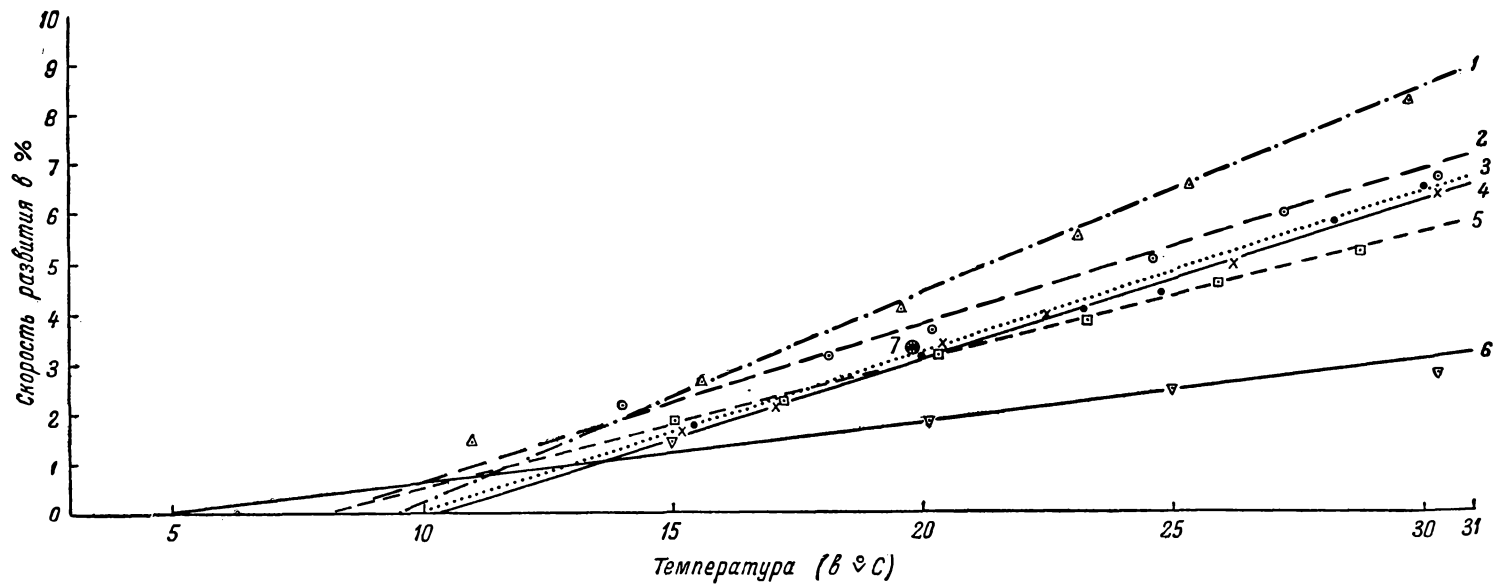


Рис. 1. Нижние температурные пороги развития вредителей.

1 — *Plutella maculipennis* Curt.; 2 — *Phaedon cochleariae* F.; 3 — *Pieris brassicae* L.; 4 — *Athalia colibri* Chr.; 5 — *Pieris napi* L.;
6 — *Barathra brassicae* L.; 7 — *Aclypea opaca* L.

Скорости развития всех вредителей, включая и *Aclypea opaca* при 20°, показаны на рис. 1.

Из рисунка видно, что наиболее быстро развивается *Plutella maculipennis*, наиболее медленно — *Barathra brassicae*. Скорость развития остальных вредителей находится в пределах близких величин. Так, в области 20° она колеблется от 3 до 3.6, что в переводе на длительность развития от яйца до выхода имаго составляет соответственно 33—23 суток, т. е. разница не превышает пяти суток. *Plutella maculipennis* при этой же температуре развивается за 23 суток, *Barathra brassicae* — за 55 суток.

В области температур между 15 и 30° скорость развития, как правило, находится в прямо пропорциональной зависимости от температуры. Прямая, проведенная через ее показатели в этой области, в точке пересечения с осью абсцисс показывает нижний температурный порог развития, который составляет для *Plutella maculipennis* 9.8, для *Phaedon cochleariae* 8, для *Pieris brassicae* 10, для *Athalia colibri* 10, для *Pieris napi* 8, для *Pieris rapae* 10; для *Barathra brassicae* 5°. Необходимо отметить, что графически выводимый нижний температурный порог развития как математическая величина, необходимая для расчета суммы эффективной температуры, сомнений не вызывает, но как биологический критерий принята быть не может, поскольку она не только не является действительным порогом развития, но для ряда видов ее нельзя принять и за предел развития.¹

Обычно действительный (биологический) порог находится ниже математического. Особенно велико это различие для *Plutella maculipennis*, у которой процессы развития способны протекать и при 5°, а условия 10° являются даже, если судить по выживанию особей, оптимальными для развития.

Сумма тепла от выведенных порогов для развития от яйца до выхода имаго составляет: для *Plutella maculipennis* 223 градусодней, для *Athalia colibri* 340 градусодней, для *Phaedon cochleariae* 345 градусодней, для *Pieris brassicae* 373 градусодней, для *Pieris rapae* 355 градусодней, для *Pieris napi* 398 градусодней, для *Barathra brassicae* 336 градусодней, а при расчете от 10° — 600 градусодней. Следовательно, для большинства видов, за исключением малой суммы тепла у *Plutella maculipennis* и большой у *Barathra brassicae*, она колеблется в пределах 340—398 градусодней, а для полного цикла развития составляет величину, близкую 400 градусодням.

В отношении верхнего температурного предела развития выяснилось, что у *Plutella maculipennis* он поднимается до 35—37°, у *Aclypea opaca* опускается до 25—30°, а у остальных видов находится в пределах 32—35°.

Та же закономерность, как видно из вышеприведенных таблиц, проявляется и при определении оптимума, характеризуемого на основании выживания особей. Наиболее широкая зона оптимальной температуры отмечена для *Plutella maculipennis* (10—30°); наиболее узкая — для *Aclypea opaca* (15—17°); оптимум остальных видов (*Athalia colibri*, *Phaedon cochleariae*, *Barathra brassicae*, а также *Hylemyia brassicae*, по Забирову, 1961) охватывает область температур 15—25°.

Температурные пределы созревания имаго, равно как и температурные оптимумы плодовитости, значительно уже таковых преимагинальных фаз. Например, оптимум плодовитости для большинства вредителей лежит около 20°.

Помимо физиологических реакций, температурный фактор влияет и на поведение насекомых. Особенно сильно термотаксис выражен у *Aclypea*, слабее всего у *Plutella maculipennis*.

¹ По Кожанчикову (1946), порог развития означает полную остановку развития, ноль развития; при пределе развития процессы развития протекают, но не заканчиваются, что и приводит в конце концов к дискоординации развития и полному истощению организма.

В целях выяснения активности поведения мертвоеда по отношению к температурному фактору в условиях Северной Карелии (пос. Лоухи) нами проводились специальные наблюдения. Основные учеты, проводимые в июле, т. е. в период массового питания личинок, при средней температуре воздуха 14° , а в местах питания вредителя на уровне 25 см от поверхности почвы 15° (пределы 10 и 20°), показали, что личинки питались с 8 (13°) до 20 (14°) часов, а наиболее активно — с 12 (16°) до 16 (17°) часов. В 6 (12°) и 22 (13°) часа личинки передвигались, утром — в поисках пищи, вечером — укрытия; в остальные часы суток они сидели неподвижно в трещинах почвы, под камнями и в других укрытиях. В жаркие дни, когда среднесуточная температура воздуха поднималась до уровня 20° (пределы 14 и 25°), что необычно высоко для Приполярья, период питания распадался на утренние (с 4 до 12) и вечерние (с 16 до 24) часы, т. е. суточная кривая активности из одновершинной переходила в двувершинную. В дни похолоданий, когда температура воздуха на уровне 25 см снижалась до 10° , питание проходило только в дневные часы.

Со сменой географических условий суточный ритм поведения жуков этого вида меняется. Если в Заполярье (Знаменская, 1934), где солнце долгие месяцы не заходит вовсе и, следовательно, температура воздуха относительно стабильна, мертвоед питается круглосуточно, то на юге, в частности на Украине (Зверозомб-Зубовский, 1956, и др.), — только ночью. Таким образом, активность поведения мертвоеда, так же как и характер обмена веществ, адаптирована к узкой зоне невысоких температур.

Судя по литературным данным (Водинская, 1928; Кожанчиков, 1936, 1939а, 1939б), для мух рода *Hylemyia*, *Pieris brassicae* и *Phaedon cochleariae*, а также по нашим ориентировочным наблюдениям по ряду видов, можно предположить, что активные фазы всех вредителей, особенно *Aclypea opaca*, *Hylemyia brassicae*, *Hylemyia floralis* и *Phaedon cochleariae*, в высокой степени гигрофильны. Исключение составляет, видимо, только *Plutella maculipennis*, которая, так же как и в отношении температуры, успешно развивается в исключительно широком диапазоне влажности.

Опыты по выяснению значения пищевых условий в биологии крестоцветных вредителей, описанные в нашей статье (Степанова, 1961б), показали, что пищевой фактор хотя и влияет на длительность развития, выживание, вес и плодовитость насекомых, однако существенно уступает температурному, который и является здесь ведущим.

2. Д и а п а у з а, условия ее возникновения и прекращения

Для вредителей крестоцветных культур, за исключением, видимо, только *Plutella maculipennis*, характерна диапауза, совпадающая в условиях умеренных широт с периодом зимовки. Так, *Athalia colibri* диапаузирует на фазе прониимфы, *Pieris brassicae*, *Pieris rapae* и *Pieris napi*, *Barathra brassicae*, *Hylemyia brassicae* и *Hylemyia floralis* — на фазе куколки, *Phaedon cochleariae* и *Aclypea opaca* — на фазе взрослого насекомого. Выяснилось, что у моновольтинных видов (*Aclypea opaca*, *Hylemyia floralis*) диапауза наследственна, у остальных, бивольтинных, подготавливается в ходе развития предшествующих фаз и в зависимости от экологической ситуации окружающей среды.

Всем вредителям крестоцветных культур, включая также и скрытноживущую *Hylemyia brassicae* (Hughes, 1960; Забиров, 1961), свойственна фотопериодическая реакция. Фазой, чувствительной к световой ритмике, оказалась предшествующая диапаузирующей: у видов с куколочной и прониимфальной диапаузой — личинка, у диапаузирующего на фазе имаго *Phaedon cochlearia* — жук в самом начале развития. Результаты опытов по действию длины светового дня на возникновение диапаузы на-

Таблица 4

Влияние светового режима на возникновение диапаузы (в %) вредителей

Вредители	Автор	Температура (в °C)	Световой режим (в часах)									
			12	13	14	15	16	17	18	20	22	24
<i>Pieris brassicae</i> L.	Данилевский, 1961 . .	23.0	100	100	100	21	12	0	0	0	0	0
<i>Athalia colibri</i> Chr.	Степанова, 1959 . . .	20.3	100	100	83	48	3	0	0	0	0	0
<i>Phaedon cochleariae</i> F.	Степанова (ориг.) . .	20.0	100	100	100	100	100	0	0	0	0	0
<i>Hylemyia brassicae</i> Bouché	Забиров, 1961	20.0	95	93	90	70	50	30	0	20	30	35
<i>Pieris napi</i> L.	Данилевский, 1961 . .	23.0	100	100	100	97	70	—	33	28	20	35

секомы, проводимые в условиях оптимальносредней для развития температуры, представлены в табл. 4.

Из табл. 4 видно, что фотопериодический порог для всех исследуемых видов находится в диапазоне 14—16 часов, составляя в среднем 15 часов света в сутки.

Дальнейшие опыты, проводимые на фоне различных температур, показали, что для большинства вредителей, например *Athalia colibri*, *Phaedon cochleariae*, *Hylemyia brassicae*, в области оптимальной для развития температуры (15—25°), а для *Pieris brassicae* в более широком диапазоне, от 12 до 29° (Данилевский, 1961 : 103), цикл развития зависит в основном от фотопериодических условий. Роль же температуры или совсем незаметна (*Hylemyia brassicae*, *Pieris brassicae*), или сводится к небольшому сдвигу светового порога (*Athalia colibri*, *Phaedon cochleariae*). Роль пищевого фактора, именно возрастного качества растения, также незначительна (Степанова, 1961б). За пределами оптимума диапауза целиком зависит от температурного режима — при понижении температуры развитие тормозится, при повышении — протекает непрерывно.

Таким образом, регуляция сезонного цикла развития зависит от нескольких причин. Среди них у вредителей крестоцветных наиболее заметна роль светового ритма, значение температурного режима меньше, пищевого — совсем незначительно. Исключение составляет *Barathra brassicae*, у которой значение температурного фактора в регуляции сезонного цикла развития практически значительно превосходит световой. Графически зависимость диапаузы от температурных условий для *Barathra brassicae* построена по типу двуворшинной кривой. Опыты показали (табл. 3), что воспитание гусениц совки при температуре вплоть до 18—19° приводит к диапаузе всех куколок независимо от светового режима; начиная с 20°, но особенно в диапазоне 23—27° цикл развития зависит от световой ритмики, а роль температуры сводится к небольшому сдвигу светового порога; при 30° развитие снова тормозится даже при круглосуточном освещении. В условиях температуры 25° критическая длина дня у ленинградской формы *Barathra brassicae* составляет 18 ч. 30 м. (Данилевский, 1961 : 119).

У ряда видов, например у *Hylemyia brassicae* и *Barathra brassicae*, проявляется наследственный моноциклизм, который выражается в том, что в условиях оптимальной температуры и непрерывного освещения небольшая часть особей все же диапаузирует; особенно сильно, как показано Данилевским (1961 : 176), это свойство проявляется у *Pieris napi*.

Из рис. 2, на котором сведены наши опыты по выживанию диапаузирующих насекомых в условиях различного терморегима, видно, что реактивация покоящихся стадий должна протекать в определенных условиях температуры. Наилучшим условием для всех насекомых

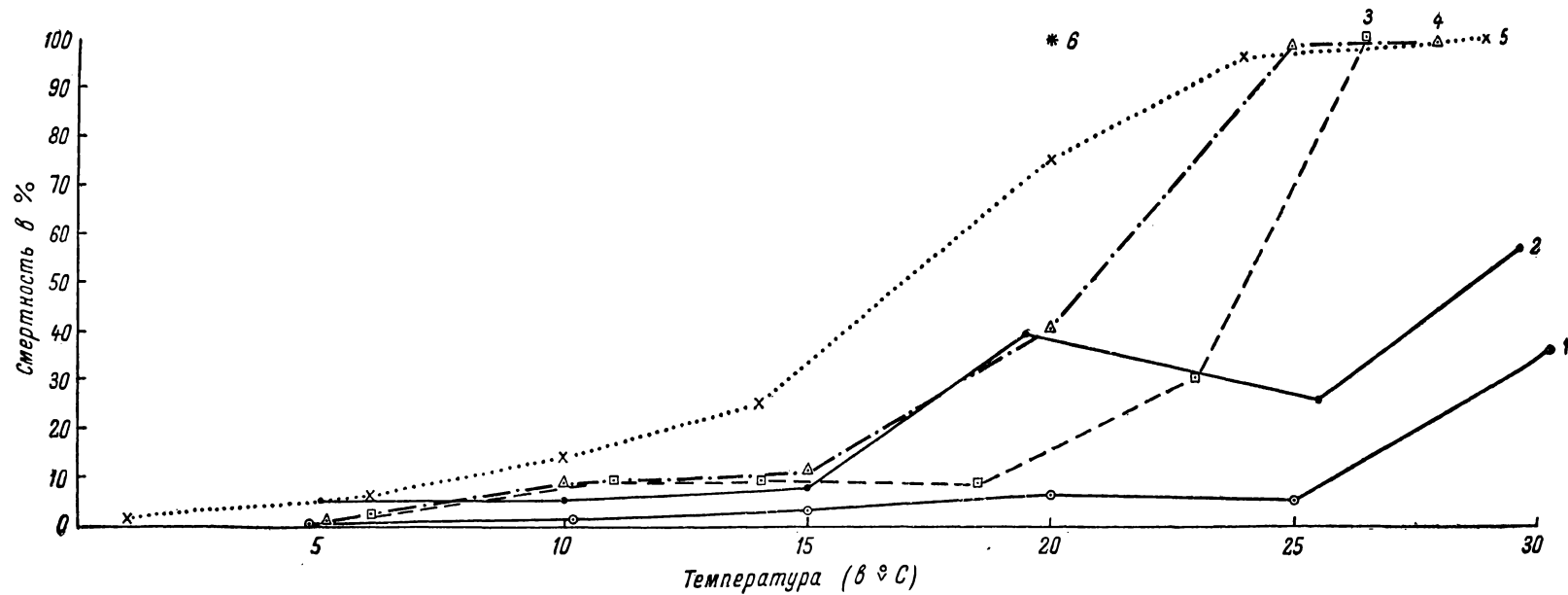


Рис. 2. Требования диапаузирующих фаз вредителей крестоцветных культур к температурным условиям.

1 — *Hylemyia antiqua* Mg.; 2 — *Athalia colibri* Chr.; 3 — *Hylemyia brassicae* Bouché; 4 — *Hylemyia floralis* Flin.; 5 — *Pieris brassicae* L.; 6 — *Aclypea opaca* L.

является 0—5°, т. е. пониженный терморегим. Небольшая смертность наблюдается в области 10 и даже 15°. Дальнейшее повышение температуры приводит к вымиранию диапаузирующего запаса, но не в равной степени у разных видов. Если у *Athalia colibri* и *Hylemyia antiqua* Mg.¹ значительная часть особей способна выживать при 20—25 и даже 30°, то диапаузирующие куколки *Hylemyia brassicae*, *Hylemyia floralis* и *Pieris brassicae* полностью вымирают уже при 25°, а жуки *Aclypea opaca* даже при 20°.

Неодинакова и глубина (продолжительность) диапаузы. Так, на материале, собранном в Лоухи осенью, выяснилось, что если диапаузирующие куколки *Hylemyia floralis* требуют пониженных температур в течение девяти месяцев, *Hylemyia brassicae* — около пяти месяцев, жуки *Aclypea opaca* — несколько месяцев, *Pieris rapae* — до двух месяцев (Masaki, 1955), то диапауза *Athalia colibri* заканчивается еще до наступления зимы, а диапауза *Hylemyia antiqua* еще короче.

3. Морозостойкость

Исследования по морозостойкости, проведенные методом быстрого и кратковременного охлаждения, конечно, не могут полностью охарактеризовать зимостойкость насекомых. Тем не менее как сравнительный и ориентировочный метод примененный способ вполне пригоден. Из сводной табл. 5 видно, что менее морозостойкой является *Plutella maculipennis* (средняя температура переохлаждения бабочек —9.6, куколок —8.8°); далее следуют *Athalia colibri* (гибель при охлаждении до —20°) и *Pieris brassicae* (средняя температура переохлаждения —22.5°); наиболее морозостойки куколки *Hylemyia floralis* и жуки *Aclypea opaca* (гибель при охлаждении до —25°).

Таблица 5.

Данные по морозостойкости зимующих насекомых

Вредители	Смертность (в %)				Температура переохлаждения (в °С)		Автор
	—15°	—20°	—25°	—30°	средняя	пределы	
<i>Plutella maculipennis</i> Curt.	—	—	—	—	—0.6	—7.7 до —10.8	Степанова (ориг.)
<i>Hylemyia antiqua</i> Mg.	0	100	100	100	—	—	Степанова (1959)
<i>Athalia colibri</i> Chr.	0	80	100	100	—	—	Степанова (ориг.)
<i>Barathra brassicae</i> L.	—	—	—	—	—19.6	—17.2 до —26.0	Данилевский, 1961
<i>Pieris brassicae</i> L.	—	—	—	—	—22.5	—19.6 до —24.1	Данилевский, 1961
<i>Hylemyia floralis</i> Flhn.	0	24	80	100	—	—	Степанова (ориг.)
<i>Aclypea opaca</i> L.	0	4	90	100	—	—	Степанова (ориг.)

Между величиной морозостойкости и температурными требованиями диапаузирующих особей намечается явная связь, заключающаяся в том, что насекомые с узкой зоной реактивации оказываются более морозостойкими. Наоборот, расширение зоны реактивации в сторону температур развития ведет к снижению морозостойкости. Правда, в наших опытах это проявляется не очень четко, но мы думаем, что при более показатель-

¹ *Hylemyia antiqua* дается для сравнения.

ном методе определения зимостойкости, методе длительной закалки, отмеченная закономерность будет выражена сильнее.

Прежде чем подойти к анализу развития насекомых в природе, необходимо оценить видовую стойкость их эколого-физиологических признаков. Работы по исследованию экологических требований насекомых разных географических форм в отечественной литературе начали появляться недавно (Пантюхов, 1956, 1959; Данилевский, 1961, и др.). Выясняется, что географические формы одного и того же вида могут отличаться экологически, но различия эти по ряду признаков проявляются неодинаково. Наиболее четко, как показали многочисленные исследования кафедры энтомологии Ленинградского университета на целом ряде видов, а из вредителей крестоцветных на *Barathra brassicae*, *Pieris brassicae*, *Pieris rapae* и *Pieris napi*, внутривидовая разнокачественность проявляется в фотопериодической реакции. Критический порог дня, а также температурные границы и оптимум фотопериодической реакции у южных популяций оказываются ниже, чем у северных, гибридные же формы дают среднее между двумя исходными.

Заметна разница у географических форм и по выносливости их зимующих фаз к зимним холодам. Северные формы более морозостойки по сравнению с южными, но обнаруживается это, как показано Данилевским на *Barathra brassicae*, *Pieris brassicae* и других насекомых и нашими опытами с *Plutella maculipennis*, не способностью к переохлаждению, а в процессе зимовки — по мере холодовой закалки насекомых.

Наши опыты по выяснению способности к переохлаждению зимующих бабочек *Plutella maculipennis* проводились на Лоухской и Ленинградской популяциях как на материале, собранном в природе, так и на воспитанном в лаборатории. Результаты опытов показали (табл. 6), что величина переохлаждения у разных географических форм совершенно одинакова, не меняется она и от воспитания исходного материала (от периода яйцекладки до вылета бабочек нового поколения) в разных условиях терморегима. Напротив, в опытах по длительному содержанию зимующих фаз в природе осенью выяснилось, что Лоухская форма более зимостойка.

Таблица 6

Морозостойкость зимующих бабочек *Plutella maculipennis* Curt.

Популяция	Условия предварительного воспитания	Температура переохлаждения (в °C)	
		средняя	пределы
Ленинградская	Природа	—9.7	—7.4 до —10.3
Лоухская	Природа	—9.6	—7.4 до —10.8
Ленинградская	Лаборатория, 25°	—9.5	—9.4 до —9.6
Ленинградская	Лаборатория, 15°	—9.6	—
Лоухская	Лаборатория, 25°	—9.6	—7.4 до —10.4
Лоухская	Лаборатория, 15°	—9.5	—8.0 до —10.3

Так, просмотр бабочек, оставленных зимовать в инсектарии (Пушкинская база ВИЗР, 1961 г.), показал, что уже к концу ноября из Ленинградской популяции сохранилось в живых только 10% (100 шт.) особей, из Лоухской 40% (400 шт.).

Наименее слабо географическая разнокачественность проявляется в требованиях активных фаз к температурным условиям развития. Об этом говорят сравнительные данные В. А. Масленниковой по сопоставлению длительности развития Ленинградской и Сухумской популяций *Pieris brassicae*, установленные в лаборатории, с результатами экспериментального исследования Меркса (Maerks, 1934) для Берлина и поле-

выми наблюдениями Клейна (Klein, 1932) в Палестине и исследования Г. А. Пантюхова (1959) с *Euproctis chrysorrhoea* L. и *Lymantria dispar* L. Наши опыты по влиянию температурных условий на развитие Лоухской и Ленинградской форм *Plutella maculipennis*, проведенные одновременно и на большом материале, показали полную их тождественность не только по показателям длительности развития, а следовательно, нижним порогам и суммам тепла, но и по выживаемости особей и другим показателям развития.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РАЗВИТИЯ ВРЕДИТЕЛЕЙ В ПРИРОДЕ

Экологический анализ развития вредителей в природе, подтверждая результаты экспериментального исследования, вскрывает специфику отношений насекомых с условиями окружающей среды.

Специальными опытами установлена возможность применения лабораторных данных при расчете фенологии вредителей, однако на этом в настоящей статье мы останавливаться не будем, а перейдем к расшифровке некоторых закономерностей географического распространения видов.

При сравнении географических ареалов изучаемых вредителей обнаруживается их явное сходство. Все виды в Восточном полушарии широко распространены по Палеарктике, но за пределы ее выходит только *Plutella maculipennis*. Ограничение распространения видов на юге за пределами Палеарктики, т. е. зоогеографической областью с сезонным циклом биотических и абиотических факторов среды, как уже показано Данилевским (1946) на примере ряда видов чешуекрылых, объясняется наличием диапаузы в цикле развития этих насекомых и необходимостью длительного воздействия пониженных температур на диапаузирующие фазы. Помимо этой основной причины, положение южной границы ареала таких видов зависит от верхнего температурного предела развития вида, а в засушливых районах — от его стойкости к дефициту увлажнения.

Северная граница ареала определяется главным образом недостатком тепла летом. Если в южной Карелии вредит вся группа изучаемых нами видов, то в северной Карелии исключается *Barathra brassicae* (Степанова, 1961а), а далее, в Хибинах (Знаменская и Занадворова, 1934) сохраняются только *Plutella maculipennis*, *Aclypea opaca* и *Hylemyia brassicae*. Таким образом, фауна Приполярья состоит из видов, у которых необходимая для развития сумма эффективного тепла не превышает 400 градусодней. Цикл развития вредителей Приполярья соответствует местным условиям и фактически определяется уровнем низкой температуры (ниже 15°) по среднедекадным показателям, за пределами которой, согласно экспериментальным данным, развитие прерывается диапаузой даже при длинном дне. Исключение составляет только *Pieris brassicae*, которая хотя и зарегистрирована в северной Карелии как вредитель, однако не является здесь местной формой. Причина заключается в особенностях ее фотопериодической реакции, сохраняющей постоянство в более широком диапазоне температуры, в результате чего большая часть или вся популяция капустницы не диапаузирует в условиях длинного полярного дня, что и обрекает ее на гибель. Дальнейшее продвижение на север обеспечено только для насекомых с малой суммой тепла, например *Plutella maculipennis*. Возможность развития *Aclypea opaca* на Крайнем Севере в отличие от видов с коротким циклом развития мы объясняем его высокой активностью, которая проявляется на севере (в прохладные дни) в выборе наиболее освещенных солнцем участков и постановке своего тела в такое положение, чтобы лучи солнца падали перпендикулярно его поверхности, в результате чего вредитель в состоянии использовать большие запасы недоступного для других видов тепла.

Восточная граница определяется низкими минимумами зимних температур. Поэтому все виды, как по степени морозостойкости, так и по месту зимовки хорошо приспособленные к перенесению зимних холодов (*Hylemyia brassicae*, *Hylemyia floralis*, *Phaedon cochleariae*, *Barathra brassicae*, *Aclypea opaca* и др.), широко распространены на востоке. Среди них особенно продвинулись в этом направлении, и именно на северо-восток, *Aclypea opaca* и *Hylemyia floralis*, морозостойкость которых, как было показано опытами, особенно велика; напротив, открыто зимующая *Pieris brassicae* доходит только до Урала. Сильно влияют зимние похолодания и на выживание *Plutella maculipennis*, но о ней речь будет ниже. Распространение крестоцветных вредителей на запад препятствий не встречает.

Особый интерес представляют зоны максимальной численности видов, ибо в отличие от общего распространения они сильно различаются между собой. Обработка литературных источников по Советскому Союзу показывает, что наиболее северным видом (по зоне наибольшей численности) является *Aclypea opaca* (северные районы Карельской АССР, Мурманская и Архангельская области, север Сибири). Далее следуют *Phaedon cochleariae* (северо-западные районы нечерноземной полосы), *Hylemyia floralis* и *Hylemyia brassicae*. Зона массового размножения *Pieris brassicae* отмечена для Прибалтики. Среднее положение занимают *Athalia colibri* (южные районы нечерноземной полосы, частично в лесостепи) и *Barathra brassicae* (помимо указанных районов еще Западная и Восточная Сибирь). Наиболее южным видом, судя по ежегодным массовым размножениям в течение всего сезона, является *Plutella maculipennis*. Сопоставление экологических требований насекомых с климатическими условиями в зонах их значительной численности вскрывает природу экологического оптимума видов и дает ключ к правильному прогнозированию всплесков массового размножения вредных насекомых. Для примера разберем несколько видов.

Низкая термофильность и высокая гигрофильность деятельных фаз *Aclypea opaca* в сочетании с низкой нормой реактивации и повышенной морозостойкостью диапаузирующих жуков, а особенно моновольтинный тип развития, указывают на то, что только условия Севера как в европейской, так и азиатской части СССР являются наиболее оптимальными для жизнедеятельности этого вида. Вместе с тем та же высокая активность поведения, которая помогает *Aclypea opaca* на севере набрать необходимое для развития количество тепла, компенсируя недостаточную пластичность вида к гигротермическим условиям, гарантирует ему и сравнительно широкое распространение на юг. Однако мертвеед хотя и существует на юге за счет расселения по сырým местам, скрытого образа жизни и питания только ночью, но имеет здесь только факультативное значение.

Зона массовой численности капустных мух расположена в пределах нечерноземной полосы европейской и азиатской части СССР, при этом *Hylemyia floralis* занимает более северный ареал. Так, если в северных районах нечерноземной полосы наиболее многочисленна *Hylemyia floralis* (Водинская, 1928; Беляев, 1954; наши данные по Карелии), а в Сибирской тундре — *Hylemyia brassicae* вообще не регистрируется (Левчук, 1933; Савенков, 1944, и др.), то на юге нечерноземной полосы, в лесостепной и степной зонах как вредитель отмечается только *Hylemyia brassicae* (Никитина, 1938; Паншин и Шевченко, 1956). Основной причиной более северного распространения *Hylemyia floralis* по сравнению с *Hylemyia brassicae* является моновольтинный тип ее развития, при наличии которого дальнейшее распространение в сторону со значительным увеличением суммы тепла, необходимой для развития одного поколения, оказалось бы губительным для вида, реактивация диапаузирующей фазы которого требует длительного воздействия пониженных температур. Та-

кая возможность для моновольтинного вида гарантирована только для *Aclypea opaca* благодаря его скрытому образу жизни на юге и менее глубокой диапаузе. Частичный моновольтинизм, как отмечалось, свойствен и *Hylemyia brassicae*. Поэтому этот вид, подобно *Pieris napi* (Данилевский, 1961 : 178), должен быть отнесен к видам северного происхождения. Однако благодаря тому, что большая часть популяции способна давать несколько поколений в год (на большей части нечерноземной полосы и в лесостепи два поколения, в степной зоне три и так далее) развитие *Hylemyia brassicae* возможно и на юге, где она использует все тепло вегетационного периода. *Hylemyia floralis* в отличие от *Hylemyia brassicae* более зимостойка, что обеспечивает ее большее продвигание на северо-восток. Наряду со сказанным ограничение зоны массового вреда капустных мух пределами нечерноземной полосы в сильной степени связано, видимо, с повышенной гигрофильностью видов, особенно заметной на фазе малозащищенного и неподвижного яйца. Поэтому полное отсутствие вредителя в Казахстане, Средней Азии и других сходных районах мы объясняем засушливым климатом этих мест.

Центр численности *Athalia colibri* совпадает с южной границей развития вида в двух поколениях и проходит примерно по линии Минск, к югу от Смоленска, через южные районы Московской области, Горький, Казань, Уфа. Климатические условия этой зоны совпадают с экологическими требованиями вида. Условия увлажнения благоприятны, ибо эта территория расположена в пределах влажной зоны. Все развитие, особенно в период лета и яйцекладки наиболее многочисленного второго поколения, протекает при оптимальной температуре. Сумма тепла выше 10° составляет величину, близкую 800 градусодням, т. е. вполне достаточную для развития двух полных поколений. Сезонный цикл развития соответствует условиям, регулирующим диапаузу. Так, развитие личинок первого поколения протекает при 18° и длине дня более 18 часов, т. е. в условиях, стимулирующих дальнейшее развитие. Массовое отрождение личинок второго поколения происходит при температуре ниже 17° и длине дня менее 16 часов, что и вызывает диапаузу на фазе прониимфы. К северу от зоны массовой численности, по линии Петрозаводск—Сыктывкар, *Athalia colibri* также развивается в двух поколениях. Условия увлажнения и соотношение между числом поколений и фототермическими условиями в этой зоне благоприятны для развития, но сумма эффективного тепла оказывается недостаточной для успешного развития второго поколения, что и приводит к снижению численности у большей части популяции. В Приполярье (Лоухи), где температура воздуха в обычные годы не поднимается выше 15°, все первое поколение неминуемо диапаузирует и, следовательно, в согласии с суммой температур, пилильщик развивается в одном поколении. Однако развитие и особенно массовый лет и яйцекладка протекают при температуре ниже оптимума, а потому массового размножения вредителя в этих местах, как правило, не наблюдается. Снижение численности *Athalia colibri* в южном направлении зависит от условий увлажнения. Именно при переходе влажной зоны в засушливую (деление на зоны влажности дается по показателям обеспеченности растений влагой: «Атлас сельского хозяйства СССР», Москва, 1960) численность вредителя начинает снижаться. При этом, если в условиях слабозасушливых районов лесостепи она все еще высока, то в степной зоне, особенно в сухом климате Средней и Нижней Волги, предгорий Северного Кавказа и отчасти Крыма, она резко падает; далее, в слабозасушливых, местами влажных районах Кавказа она снова поднимается. В центральных районах черноземной полосы на широте 50° в соответствии с суммой температур этих мест (около 1000 с небольшим градусодней) *Athalia colibri* развивается в трех поколениях, причем все развитие протекает в условиях оптимальной температуры. Развитие личинок во всех трех поколениях протекает при 18—20° и длине дня 18—17—

16 часов. Следовательно, не только в первых двух поколениях развитие непрерывно, но, учитывая снижение светового порога у насекомых южных популяций, возможно, что большая часть особей последнего поколения тоже развивается. Это приводит к сокращению зимующего запаса и как следствие к снижению численности популяции в следующем году. В степной зоне, на широте между 50 и 40°, с изотермой июля 23—24° и суммой температур около 1600 градусодней, могло бы развиваться до четырех поколений. Однако в действительности указывается только первое, личинки которого отрождаются в начале июня и вредят до третьей декады июня, заметно повреждая горчицу, которая к этому времени находится в фазе стеблевания и цветения. Дальнейшая судьба пилильщика в текущем сезоне, по работам Паншина (1956), Сахарова (1947) и других, не известна; мы имеем в виду здесь наличие эстивации, без которой в условиях сильно засушливого климата сохранение популяции было бы невозможно. В пользу этого говорит развитие *Athalia colibri* на Кавказе, т. е. в условиях более высокой влажности. Так, в Краснодарском крае и Закавказье с суммой эффективных температур для нижней зоны 1900 градусодней *Athalia colibri* снова вредит в течение всего сезона и дает до пяти поколений в год (Попов, 1953, и др.). Некоторое снижение численности здесь по сравнению с югом нечерноземной полосы, помимо известного уже дефицита увлажнения, особенно заметно в летние месяцы, зависит, видимо, от несоответствия числа поколений фототермическим условиям; на этом ввиду отсутствия экспериментальных данных для южных форм вредителя мы останавливаться не будем. Таким образом, в зоне массового размножения *Athalia colibri* полностью приспособлен к местным условиям. Падение численности к северу происходит главным образом в силу снижения суммы тепла ниже необходимой для развития полного числа поколений вредителя, к югу — по причине падения режима влажности и несоответствия между сезонным циклом развития вредителя и регулирующими его условиями.

Barathra brassicae на всей территории таежной зоны, зоны смешанных лесов и частично лесостепи развивается в одном поколении. В лесостепной и степной зонах, включая Крым, Северный Кавказ и даже Нижнее Поволжье, совка дает два поколения в год, на Кавказе (не выше 500 м от уровня моря) — три поколения в год. Моновольтизм *Barathra brassicae* на всей территории нечерноземной полосы объясняется температурой воздуха, которая в среднедекадных показателях не поднимается выше 18—19°, т. е. уровня, гарантирующего стойкую диапаузу всех куколок независимо от режима освещения. Центр численности *Barathra brassicae* ограничен южными районами развития вида в одном поколении. Условия гигротермического режима здесь близки к оптимальным для вида; сумма эффективного тепла несколько превышает необходимую для одного поколения, что, учитывая стойкость диапаузы зимующих куколок, является благоприятным для вида с крайне растянутым периодом лёта и яйцекладки (не менее двух месяцев в центральных районах); низкие зимние минимумы на востоке не влияют заметно на снижение численности достаточно морозостойких зимующих в почве куколок. К северу от зоны массового размножения численность *Barathra brassicae* снижается за счет падения температуры ниже оптимума и суммы тепла, необходимой для развития целого поколения, к югу, как уже показано Данилевским (1961: 198), в результате несоответствия между числом поколений и фототермическими условиями при развитии. Последнее проявляется в том, что большая часть особей первых поколений на юге (первое в степных районах, первое и второе в нижних зонах Закавказья) диапаузирует. Влияние дефицита увлажнения южных районов для *Barathra brassicae* вследствие особенностей ее поведения (гусеницы питаются только ночью, днем же сидят в укрытии, а гусеницы старших возрастов вообще вгрызаются в кочан и питаются там за счет внутренних

листьев) в отличие от остальных открытоживущих видов проявляется, видимо, не сильно.

В отличие от *Aclypea orasa*, сравнительно широкое распространение которого на юг оказалось возможным благодаря высокой активности поведения, повсеместное успешное развитие *Plutella maculipennis* объясняется большой физиологической пластичностью ее деятельных фаз к гигротермическим условиям, выражаемой в широте пределов развития, широте оптимума, малой сумме тепла и специфике жизненного цикла. Широкие возможности деятельных фаз *Plutella maculipennis* с одной стороны, особенности жизненного цикла и крайне низкая морозостойкость зимующих особей, с другой, находятся в известном противоречии с повсеместным распространением вредителя и требуют особого подхода к прогнозированию его численности. Несомненно, родиной *Plutella maculipennis* может быть только область с малой амплитудой изменчивости экологических условий в течение года (Средиземноморье: Hardy, 1938). Только на юге, где мягкие климатические условия зимы не могут влиять отрицательно на выживание популяции, возможно ежегодное массовое размножение вредителя. В районах умеренного и холодного климата массовые вспышки этого вида носят периодический характер и являются, видимо, как не без основания предполагает Копвиллем (1960) и уже отмечалось нами (Степанова, 1962), результатом массовой миграции бабочек с юга.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ зон численности вредителей в пределах их ареалов показал, что в зоне регулярных массовых размножений местные условия как в зимний период, так и в период активного развития полностью соответствуют экологическим требованиям насекомых. При этом в отношении вегетационного периода должны быть выдержаны три основных условия: 1) приближение гигротермического режима к оптимальному для развития вида, особенно в период созревания и яйцекладки; 2) наличие суммы эффективного тепла, достаточной или даже немного превышающей нормы для реализации полного числа поколений; 3) соответствие между числом поколений и фототермическими условиями при развитии.

Незначительные отклонения от этих требований ведут к снижению численности, а резкие отклонения, выражающиеся в превышении гигротермических пределов развития, недостатке необходимого для развития тепла, несоответствии между условиями зимы и требованиями диапаузирующих фаз, а также специфической морозостойкости — к исчезновению вредителя.

Однако не всегда возможность существования и периодических массовых размножений насекомых можно объяснить с точки зрения их физиологических реакций на среду. Большое значение при этом у ряда видов играют периодические реакции, проявляемые обычно в миграциях. Благодаря способности к массовым перелетам (Wittstadt, 1956, и др.) действительный ареал *Pieris brassicae* оказывается шире физиологически возможного. Так, несмотря на то, что изотерма июля в районе Гималаев доходит до верхнего температурного предела развития *Pieris brassicae*, вредитель существует здесь вследствие правильной сезонной миграции бабочек, в результате которой жаркий сезон долин капустница переживает в горах. Какая-то форма миграции проявляется у этого вида и на севере. Длинный полярный день на севере Карелии исключает существование местной формы *Pieris brassicae*, поскольку у нее фотопериодическая реакция практически не меняется от температуры и географического происхождения популяции. Тем не менее, *Pieris brassicae* здесь существует, а в отдельные годы приносит даже существенный вред.

Наиболее заметно значение миграций на примере *Aclypea opaca* и *Plutella maculipennis*. Несмотря на то, что экологический оптимум и даже пределы жизнедеятельности *Aclypea opaca* могут быть удовлетворены только на севере, а нормальное существование местных форм *Plutella maculipennis* только на юге, первый вид сравнительно широко распространен на юг, а второй вообще является космополитом. Возможность существования *Aclypea opaca* на юге объясняется способностью его личинок и жуков активно избирать микроклимат, наиболее близкий эколого-физиологическим требованиям вида. Поскольку эти требования находятся в узкой зоне гигротермического режима, образ жизни и места обитания *Aclypea opaca* в разных зонах его ареала сильно отличаются. Если в Заполярье *Aclypea opaca* поселяется повсеместно и питается круглосуточно, а в Приполярье большую часть суток, то дальнейшее продвижение вредителя к югу приводит к ограничению мест поселения, сокращению и смене периода питания. Так, на Украине *Aclypea opaca* поселяется по сырым местам и питается только ночью. В отличие от *Aclypea opaca*, *Plutella maculipennis* благодаря исключительно широкому гигротермическим возможностям активных фаз успешно развивается в вегетационные периоды всех географических широт и образ жизни ее подвижных фаз не меняется заметно от перемены климата. Однако низкая морозостойкость зимующих фаз ограничивает существование местных форм в районах умеренного климата, и вот здесь решающую роль играют расселительные миграции бабочек с юга, благодаря которым периодические вспышки массового размножения вредителя могут быть повсеместно.

Приведенные примеры не исчерпывают всех случаев изменений в поведении насекомых при объяснении их географического распространения, а также динамики численности развития, но они показывают, что только при учете всех типов реакций организма на внешние воздействия могут правильно решаться вопросы экологических отношений насекомых в природе.

Результаты экологического анализа географического распространения вредителей подтверждаются при использовании их применительно к прогнозированию динамики численности этих вредителей в условиях северо-западной зоны Советского Союза, что является темой нашего следующего сообщения.

ЛИТЕРАТУРА

- Беляев А. С. 1954. Комплекс мероприятий по борьбе с летней капустной мухой. Достижения науки и передового опыта в сельском хозяйстве, 6 : 21—24.
- Водинская К. И. 1928. Материалы по биологии и экологии капустных мух (*Hylemyia brassicae* и *Hylemyia floralis*). Изв. Отд. прикл. энтом., 3, 2 : 229—249.
- Забиров Ш. М. 1961. Условия, регулирующие сезонные циклы развития свекловичной (*Pegomyia hyosциami* Panz.) и капустной (*Hylemyia brassicae* Bouché) мух (Diptera, Anthomyiidae). Энтом. обзор., 40, 2 : 275—281.
- Зверезомб-Зубовский Е. В. 1956. Вредители сахарной свеклы. Изд. АН УССР, Киев: 1—276.
- Знаменская М. К. и В. П. Занадворова. 1934. Вредители полярного овощеводства. Северное растениеводство, 4 : 163—175.
- Калабухов Н. И. 1934. Анабиоз у позвоночных и насекомых при температуре ниже нуля. К вопросу о переохлаждении и замораживании животных. ДАН СССР, 1, 4 : 243—255.
- Кожанчиков И. В. 1936. Значение экологических факторов в распространении капустной белянки (*Pieris brassicae*). Защита растений, 11 : 40—56.
- Кожанчиков И. В. 1939а. Особенности развития куколок капустной мухи (*Hylemyia brassicae*) в разных условиях среды. Изв. Высш. курсов прикл. зоолог. и фитопатолог., 7 : 5—14.
- Кожанчиков И. В. 1939б. Роль термического фактора в развитии и распространении овощных листоедов (*Phaedon cochleariae* F. и *Gastroides viridula* Deg.). Изв. Высш. курсов прикл. зоолог. и фитопатолог., 9 : 5—30.
- Кожанчиков И. В. 1946. О нижнем термическом пределе развития насекомых. ДАН СССР, 51, 3 : 237—240.

- Копвиллем Х. Г. 1960. Материалы к изучению энтомофагов капустной совки и капустной моли в Московской области. Энтномол. обозр., 39, 4 : 806—818.
- Левчук Ю. Ф. 1933. Обзор вредителей огородных культур в окрестностях г. Иркутска. Вредные саранчовые. Вредители огородничества. Грызуны Приангарья. Мокрая головня. Огиз, Иркутск : 121—145.
- Никитина Т. Ф. 1938. Биология и экология *Hylemyia brassicae* в Горьковской области. Защ. раст., 17 : 79—85.
- Пантюхов Г. А. 1956. Географическая изменчивость холодостойкости у некоторых насекомых. Зоол. журн., 35, 9 : 1313—1324.
- Пантюхов Г. А. 1958. Температурные адаптации географических форм у некоторых насекомых. Тез. докл. IV съезда Всесоюзн. энт. общ. Изд. АН СССР. М.—Л., 14 : 121—122.
- Паншин И. А. и И. С. Шевченко. 1956. Вредители и болезни овощных культур. Сталинград, Кн. изд. : 1—24.
- Попов Н. В. 1953. Материалы к познанию вредителей овощных культур в условиях горной зоны Адлерского района Краснодарского края. В кн.: «Защита овощных культур от вредителей и болезней». М. : 158—162.
- Савенков А. Н. 1944. Вредители и болезни сельскохозяйственных растений на Колыме. Итоги опытной работы по растениеводству на Колыме. Магадан : 136—174.
- Сахаров Н. Л. 1947. Вредные насекомые Нижнего Поволжья. Саратов : 416—422.
- Hardy J. E. 1938. *Plutella maculipennis* Curt., its natural and biological control in England. Bull. Ent. Res., 29, 4 : 343—372.
- Hughes R. D. 1960. Induction of diapause in *Erioischia brassicae* Bouché (Diptera, Anthomyiidae). Journ. Exp. Biol., 37, 2 : 211—223.
- Klein H. L. 1932. Studien zur Ökologie und Epidemiologie der Kohlweisslinge. Der Einfluss der Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf Entwicklung und Mortalität von *Pieris brassicae*. Zeitschr. wiss. Insektenbiol., 26 : 395—448.
- Maercks H. 1934. Untersuchungen zur Ökologie des Kohlweisslings (*Pieris brassicae* L.). Die Temperaturreaktionen und das Feuchtigkeitoptimum. Zeitschr. Morph. Ökol. Tiere, 28 : 692.
- Masaki S. 1955. On the pupal diapause of *Pieris rapae* Linné (Lepidoptera, Pieridae) with special reference to the effect of temperature on its elimination. Japan Journ. Appl. Zool., 20, 1—2 : 98—104.
- Wittstadt H. 1956. Beobachtungen an Weisslingen (Pieriden) im Jahre 1956. Pflanzenschutz, 8, 8 : 109—110.

Всесоюзный институт защиты растений,
Ленинград.