

Тийу ХАНСЕН

О СЕЗОННЫХ ИЗМЕНЕНИЯХ СПОСОБНОСТИ К ПЕРЕОХЛАЖДЕНИЮ У ДИАПАУЗИРУЮЩИХ КУКОЛОК ГОРЧАКОВОЙ СОВКИ (*MAMESTRA PERSICARIAE* L.)

Во время диапаузы насекомые обладают большой устойчивостью к разным неблагоприятным условиям, в том числе и низким температурам. Переход насекомых в состояние диапаузы сопровождается значительным уменьшением содержания воды в их теле, накоплением жировых и углеводных резервов, сокращением окислительного обмена и т. д. Потеря воды приводит к концентрированию клеточного содержимого и, следовательно, к увеличению осмотического давления. Увеличение вязкости протоплазмы и омывающих жидкостей, накопление лиофильных коллоидов и других резервных веществ способствуют относительному повышению количества связанной воды. Все эти физиологические изменения обуславливают повышение холодоустойчивости организма, а также защищают его от высыхания и коагуляции белков при низкой температуре.

Хорошим показателем холодоустойчивости насекомых, особенно при изучении ее динамики, является точка переохлаждения.

Состояние покоя у разных насекомых различается по своей глубине. Некоторые авторы (Данилевский, 1961; Mansingh, 1971 и др.) считают, что основным показателем глубины диапаузы является ее продолжительность, которая зависит от скорости реактивации. Насекомые с неглубокой диапаузой реактивируются даже при комнатной температуре в течение короткого времени, а для насекомых с глубокой диапаузой необходимо пребывание при низких температурах в течение длительного срока.

О глубине диапаузы можно судить также по величине дыхательной депрессии при переходе из активного состояния в состояние покоя. По сравнению с активной стадией интенсивность дыхания в состоянии диапаузы уменьшается от 2 до 10 раз (Schneiderman, Williams, 1953; Ушатинская, 1957 и др.). Однако надо учитывать, что понижение интенсивности газообмена характерно и для развивающихся куколок и обусловлено морфогенетическими процессами развития (Кожанчиков, 1939; Lees, 1955; Дусанбаева, 1969; Тилавов, 1969).

В настоящей работе изучалась сезонная динамика точки переохлаждения у диапаузирующих куколок горчаковой совки (*Mamestra persicariae* L.). Для оценки глубины диапаузы куколок данного вида изучалась их скорость реактивации и уровень обмена веществ.

Материал и методика

Опыты проводились с осени 1968 по весну 1969 г. и с осени 1969 по весну 1970 г. Куколки горчаковой совки были получены в результате воспитания гусеницы до окукливания с соблюдением условий близких к природным. Куколки перезимовывали в природных условиях в ящике, зарытом в землю и заваленном снегом. Температура в ящике не падала ниже $-1,5^{\circ}\text{C}$.

Точка переохлаждения куколок определялась термоэлектрическим методом при помощи термопары медь-константан (сечением соответственно 0,08 мм и 0,2 мм) при скорости охлаждения $0,5^{\circ}$ в минуту.

Интенсивность дыхания измерялась прибором Варбурга (Коган, Щитов, 1967).

Обсуждение результатов

Куколки горчаковой совки зимуют в состоянии диапаузы в коконе в почве. Окукливание состоялось в сентябре. К 20 сентября все гусеницы ушли в почву, а 26 сентября некоторые из них находились еще в стадии предкуколки. Из приведенных в табл. 1 данных о сезонных

Таблица 1

Сезонные изменения в точках переохлаждения у диапаузирующих куколок *Mamestra persicariae* L.

Время	Точка переохлаждения $x \pm m$	Количество куколок	Размах вариации
26/IX	$-17,6 \pm 0,3$	10	$-16,2 \dots -18,6$
22/X	$-24,3 \pm 0,2$	13	$-23,1 \dots -25,0$
6/XI	$-24,4 \pm 0,1$	13	$-23,7 \dots -24,8$
28/XI	$-24,7 \pm 0,3$	12	$-23,1 \dots -25,3$
9/XII	$-24,4 \pm 0,1$	10	$-23,7 \dots -24,8$
29/XII	$-24,3 \pm 0,2$	10	$-23,5 \dots -25,3$
23/I	$-24,3 \pm 0,2$	10	$-23,3 \dots -25,0$
24/II	$-24,6 \pm 0,1$	11	$-24,2 \dots -25,0$
11/III	$-24,3 \pm 0,2$	10	$-23,2 \dots -24,9$
22/III	$-24,5 \pm 0,1$	10	$-24,1 \dots -24,9$
21/IV	$-24,4 \pm 0,1$	10	$-23,8 \dots -24,6$
30/IV	$-24,4 \pm 0,1$	10	$-23,7 \dots -24,6$
20/V	$-22,5 \pm 0,4$	9	$-19,3 \dots -23,5$
20/VI	$-19,9 \pm 0,4$	8	$-18,4 \dots -21,8$
1/VII	$-18,7 \pm 0,3$	8	$-18,4 \dots -19,0$
10/VII*	$-12,8 \pm 0,3$	8	$-11,2 \dots -13,9$

* В куколках находилась вполне сформировавшаяся бабочка.

изменениях способности к переохлаждению диапаузирующих куколок горчаковой совки видно, что точка переохлаждения куколок в это время достигала $-17,6^{\circ}$. Интенсивность дыхания непосредственно окукливавшихся куколок составляла $170-180 \text{ мм}^3 \text{ O}_2/\text{г.ч}$. По мере углубления диапаузы интенсивность аэробного дыхания постепенно уменьшалась. В начале третьей декады октября интенсивность газообмена составляла $25-35 \text{ мм}^3 \text{ O}_2/\text{г.ч}$, т. е. был достигнут минимальный уровень потребления кислорода. Одновременно с падением интенсивности газообмена наблюдалось и понижение точки переохлаждения куколок. 22 октября точка переохлаждения куколок горчаковой совки достигала $-24,3^{\circ}$. Зимой дальнейшего понижения точки переохлаждения куколок не наблюдалось, и она оставалась на одном уровне до конца апреля. Интенсивность дыхания в январе равнялась приблизительно $30 \text{ мм}^3 \text{ O}_2/\text{г.ч}$. В мае—июне в связи с продолжением процессов развития снова

наблюдалось повышение точки переохлаждения куколок. В начале июня она находилась в пределах $-18...-19^{\circ}$, а ко времени вылупления бабочек — $-11...-14^{\circ}$.

Таким образом, куколки горчаковой совки достигали максимальной способности к переохлаждению уже за несколько недель до наступления морозов и под влиянием низких температур дальнейшего понижения точек переохлаждения не наблюдалось. Такие же результаты мы получили при содержании куколок в течение 1—5 месяцев при -5° и -12° : точки переохлаждения куколок не понизились. Наши данные позволяют заключить, что максимальная способность к переохлаждению у куколок горчаковой совки достигается только физиологическими особенностями состояния диапаузы.

Таблица 2

Скорость реактивации куколок горчаковой совки

Время окукливания	Время перенесения в 20°	Массовый выход имаго
17/IX	10/IX	1—6/III
15/IX	29/XII	6—13/III
25/IX	29/I	1—8/IV
17/IX	24/II	26/IV—4/V
17/IX	В природе	30/VI—10/VII

Для изучения скорости реактивации куколок горчаковой совки, выдержанных в природных условиях, они были перенесены в лабораторию ($18...20^{\circ}$) в разные месяцы. Опыты (табл. 2) показали, что из куколок, перенесенных в комнатную температуру в декабре, январе и феврале, массовый выход бабочек (более 50% особей) наблюдался только после истечения двух месяцев. В природных условиях лёт начинался в конце июня, в начале июля.

В литературе имеются многочисленные указания на невозможность восстановления активной жизнедеятельности насекомых многих видов без их предварительного охлаждения. Наши опыты с куколками горчаковой совки показали, что реактивация куколок этого вида происходит и без их предварительного охлаждения, даже в комнатной температуре, но только в течение 5—6 месяцев. Из куколок, выдержанных с сентября при 18° , выход бабочек начинался в последние дни февраля и продолжался первую декаду марта. Куколки находились в коконах. Вылет бабочек опоздал на значительное время при удалении куколок из коконов осенью. Из таких куколок не вылупилось ни одной бабочки ко времени массового выхода бабочек из куколок, находящихся в коконах. Анализ этих куколок показал, что их развитие уже началось и они находились на разных стадиях метаморфоза. В некоторых куколках находилась вполне сформировавшаяся бабочка.

Возвращению насекомого к активной жизнедеятельности предшествует восстановление водного баланса. Это происходит за счет метаболической воды и включения жирового метаболизма или за счет адсорбции ее через покровы тела и дыхательные поверхности. Имеются данные, что обильное увлажнение почвы, где находятся куколки *Contarinia pygmaea*, обуславливало ускорение вылупления имаго (Marchal, 1907).

Мы также увлажняли почву, в которой находились куколки горчаковой совки, но не обильно. Так как в коконах условия влажности для реактивации были благоприятными, предполагалось, что причиной замедленного вылупления имаго из куколок, удаленных осенью из коконов, служили недостаток влаги и изменение оптимального для куколок микроклимата. Как известно, вода необходима в восстановительный период и без ее поступления извне или образования биохимическим путем состояние покоя может затянуться на неопределенное время или закончиться смертью (Ушатинская, 1957).

Наши данные о скорости реактивации куколок горчаковой совки по-

звolyют заключить, что диапауза у них является глубокой, поскольку для реактивации нужен довольно длительный период (несколько месяцев). Скорость реактивации, как известно, находится в корреляции с интенсивностью метаболизма. Реактивация происходит тем быстрее, чем выше уровень обмена веществ. Интенсивность дыхания диапаузирующих куколок горчаковой совки оказалась низкой, составляя 25—35 мм³ O₂/г.ч. Низкий уровень обмена веществ также указывает на глубокую диапаузу. Глубокая диапауза с низким уровнем обмена веществ позволяет сохранить резервные вещества до весны, помогая разным фитофагам, в том числе и горчаковой совке, пережить длительный период без корма. Повышенная способность к переохлаждению в состоянии покоя у куколок горчаковой совки не является результатом действия низких зимних температур, а обусловлена физиологическими особенностями состояния глубокой диапаузы.

ЛИТЕРАТУРА

- Данилевский А. С., 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.
 Дусанбаева Д. Х., 1969. Особенности газообмена тутового шелкопряда (*Bombyx mori* L.) в периоды линек и метаморфоза. В кн.: Периодичность индивидуального развития насекомых. М. : 197—208.
 Коган А. Б., Щитов С. И., 1967. Техника физиологического эксперимента. М. : 600—607.
 Кожанчиков И. В., 1939. Термостабильное дыхание как условие холодостойкости насекомых. Зоол. ж. XVIII (1) : 88—98.
 Тилавов Т., 1969. Периодичность газообмена в процессе индивидуального развития колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say.). В кн.: Периодичность индивидуального развития насекомых. М. : 182—197.
 Ушатинская Р. С., 1957. Основы холодостойкости насекомых. М.
 Lees A. D., 1955. The Physiology of Diapause in Arthropods. London.
 Mansingh A., 1971. Physiological classification of dormancies in insects. Canad. Entomol. 103 : 983—1009.
 Marchal P., 1907. La Cecidomyie des poires *Diplosis (Contarinia) pyrivora* Riley. Ann. Soc. Entomol. France 1907 : 5—27.
 Schneiderman H. A., Williams C. M., 1953. The physiology of insect diapause. VII. The respiratory metabolism of the cecropia silkworm during diapause and development. Biol. Bull. 105 (2) : 320—334.

Институт зоологии и ботаники
 Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
 9/IX 1974

Tiiu HANSEN

**MUSTJA AIAÖÖLASE (*MAMESTRA PERSICARIAE* L.) DIAPAUSEERIVATE
 NUKKUDE ALLAJAHTUMISVÕIME SESOONSETEST MUUTUSTEST**

Resüme

Uuriti talvituvate *Mamestra L. persicariae* nukkude allajahtumisvõime muutumist seoses diapausi süvenemisega. Diapausi sügavuse üle otsustati reaktivatsioonikiiruse ja hingamisintensiivsuse järgi. Allajahtumispunkt määrati vaskkonstantaantermopaariga (jahutamiskiirus 0,5° minutis), hingamisintensiivsus Warburgi aparaadiga.

Otsekohe pärast nukkumist oli nukkude hingamisintensiivsus 170—180 mm³ O₂/gt ja keskmine allajahtumispunkt —17,6°C. Diapausi süvenedes vähenes hingamisintensiivsus järk-järgult ja saavutas oktoobri teiseks pooleks talvise taseme — 25—35 mm³ O₂/gt. Ühtlasi langes nukkude allajahtumispunkt —24,3°C-ni. Talvel see praktiliselt ei muutunud, mais-juunis (seoses arengu jätkumisega) tõusis. Liblikate kooremise ajal oli allajahtumispunkt —11...—14°C piires.

Reaktivatsioonikiiruse ja hingamisintensiivsuse järgi otsustades tuleb mustja aia-öölase nuku diapausi pidada sügavaks. Järeldatakse, et *Mamestra persicariae* nukkude talvine allajahtumisvõime on tingitud sügava diapausi füsioloogilistest iseärasustest.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
 Zooloogia ja Botaanika Instituut

Toimetusse saanud
 9. IX 1974

Tiiu HANSEN

ON THE SEASONAL CHANGES IN THE SUPERCOOLING ABILITY
OF DIAPAUSING *MAMESTRA PERSICARIAE* L. PUPAE

Summary

The course of the seasonal changes in supercooling points of diapausing *Mamestra persicariae* pupae was studied. The intensity of the diapause was estimated by the rate of reactivation and the intensity of respiration. The supercooling point was measured with a copper constantan thermocouple at a cooling rate of 0.5° per minute, while respiration intensity was determined by means of Warburg apparatus.

Immediately after pupation, the respiration rate of the pupae was $170-180 \text{ mm}^3 \text{ O}_2/\text{g}\cdot\text{hr}$, the average supercooling point was -17.6°C . The diapause becoming gradually more intense, the respiration rate decreased, attaining its winter level $-25-35 \text{ mm}^3 \text{ O}_2/\text{g}\cdot\text{hr}$ by the second half of October. Parallely with respiration, also the supercooling point dropped to -24.3° . At low temperatures during the following winter months the supercooling point did not change. In May and June the supercooling point showed some increase in connection with the continuous development of the pupae. At the time when butterflies emerged, the supercooling point ranged between -11 and -14° .

Judging by the rate of reactivation and the intensity of respiration, the diapause of the *Mamestra persicariae* pupae must be considered intense. It was concluded that the winter supercooling ability of the pupae is due to the physiological peculiarities of the intense diapause.

Academy of Sciences of the Estonian SSR,
Institute of Zoology and Botany

Received
Sept. 9, 1974