

Анне ЛУЙК, Тийу ХАНСЕН, Малле ВИЙК

О РОЛИ СУТОЧНОГО РИТМА ТЕМПЕРАТУРЫ В ИНДУКЦИИ ЗИМНЕГО ПОКОЯ У КОРоеДА-ТИПОГРАФА

Для разработки наиболее эффективных мер борьбы с короедами необходимо подробно изучить их биологию, экологию и физиологию, а также выявить факторы, регулирующие цикл развития этих насекомых.

Короед-типограф *Ips typographus* L. — один из широко распространенных вредителей ели — дает обычно одно поколение в год. Жуки короеда зимуют либо под корой дерева, либо в поверхностном слое почвы. Состояние зимнего покоя у них очень лабильное — в благоприятных для развития условиях они быстро активируются. Короед обладает значительной холодостойкостью, благодаря чему он успешно зимует. Его повышенная холодостойкость основывается на холодной закалке, способность к которой появляется в осенне-зимний период (Луик, 1977). Однако под влиянием каких факторов эта способность проявляется, т. е. как происходит индукция состояния покоя у короедов, пока не известно. Установлено только, что короед-типограф не обладает фотопериодической реакцией (Луик, 1977), и это вполне понятно, поскольку он является эндофагом.

Обнаружено, что у некоторых видов насекомых наступление диапаузы обуславливается термопериодической реакцией (Горышин, Козлова, 1961, 1967; Saunders, 1973; Заславский, 1974; Зиновьева, 1976; Dumoitier, Brunnarius, 1977). Не исключено также, что в регуляции сезонного развития короедов главную роль играют суточные терморитмы. Задачей настоящей работы и явилось изучение роли терморитмов в индукции состояния покоя у короеда-типографа.

Жуки короеда были собраны в 1976 г. в окрестностях г. Тарту (Эстонская ССР). Для получения лабораторных поколений жуками заселяли еловые поленья, где они быстро размножались. Лабораторные поколения воспитывались в контролируемых условиях — в условиях короткого (10 ч света) и длинного (20 ч света) дня при температуре 23°C. Опыты по термопериодизму проводились в темной термостатированной камере, где с помощью электромеханического реле 2 РВМ и контактного термометра обеспечивалось чередование температур. В камере с жуками находился также корм.

Точки переохлаждения измерялись термоэлектрическим методом, с помощью медь—константановой терморпары. Содержание жира определялось в аппарате Сокслета, количество глюкозы и гликогена — по упрощенному методу А. Кемпа и А. Д. М. Китс ван Хейнингена (Кемп, Kits van Heijningen, 1954; Хансен, Вийк, 1979). (Содержание веществ в насекомых выражали в процентах к сырому весу).

Так как в природных условиях способность насекомых к холодной закалке проявляется именно в осенне-зимний период, то физиолого-биохимические процессы, являющиеся основой закалки, должны начи-

Таблица 1

Зависимость точки переохлаждения жуков кородея-типографа от термопериодического воздействия и от условий закалки

Условия воспитания	Термопериодические условия	Воздействие терморитмов, дни	Т. закалки, °С	Экспозиция, дни	Точка переохлаждения, °С $M \pm m$
Короткий день	—	—	—	—	-11,5±0,9
	—	—	-3	30	-12,5±0,5
	10 ч при 17°, 14 ч при 6°	10	-3	20	-12,4±0,3
	То же	10	-3	40	-13,0±0,3
	" "	20	+2	20	-12,5±0,2
	" "	20	-3	20	-13,1±0,4
	" "	35	-2	20	-17,0±0,9
Длинный день	—	—	—	—	-10,9±0,7
	—	—	-3	30	-12,2±0,4
	10 ч при 17°, 14 ч при 6°	20	-3	20	-12,6±0,3
	То же	20	-3	30	-13,0±0,5
	" "	35	-3	16	-16,5±0,6
	" "	35	-6	16	-13,4±0,5
	" "	35	-2	30	-17,6±0,9
	" "	60	-2	55	—
	" "	60	-4	10	-21,7±0,9
	11ч при 17°, 13 ч при 6°	15	—	—	—
	8 ч при 16°, 16 ч при 4°	45	-3	10	-19,4±1,0
11ч при 17°, 13 ч при 6°	15	—	—	—	
8 ч при 16°, 16 ч при 4°	45	-3	35	-24,8±0,7	

наться под влиянием осенних терморитмов, т. е. в условиях короткого теплого дня и длинной прохладной ночи. Исходя из этого, в опытах использовались суточные терморитмы, близкие к природным осенним (табл. 1). Опыты проводились с личинками и жуками кородея-типографа, которые содержались разное время в условиях разных терморитмов. Выяснилось, что у жуков, находящихся в условиях терморитмов только в стадии личинки, холодной закалки не образовалось. Следовательно, индукции состояния зимнего покоя терморитмами в стадии личинки у этого вида не происходит. Опыты показали, что влияние осенних терморитмов необходимо именно в той стадии, в которой происходит зимовка, т. е. в стадии жука (имаго). При этом фотопериодические условия предварительного воспитания жуков (от стадии яйца до стадии жука) не влияли на индукцию физиологического покоя. Термопериодическое воздействие на насекомое в стадии жука в течение более чем 30 дней способствовало появлению закалки у жуков, воспитанных в условиях обоих фотопериодических режимов. Таким образом, термопериодическое воздействие в течение 35 дней и последующая закалка при -2° в течение 20 дней вызывали повышение холодостойкости на $5-6^{\circ}$ (табл. 1). Более длительное термопериодическое влияние оказалось еще эффективнее — после 60-дневного пребывания в термопериодических условиях закалка была более совершенной. Так, выдерживание жуков в течение 10 дней при -3° вызывало уже значительное повышение их холодостойкости — точка переохлаждения понижалась до $-19,4^{\circ}$, а через 35 дней эти жуки обладали почти максимальной зимней холодостойкостью с точкой переохлаждения $-24,8^{\circ}$.

Таблица 2

Содержание запасных веществ в жуках короеда-типографа и соответствующие точки переохлаждения

Вариант опыта*	Жир, %	Гликоген, %	Глюкоза, %	Точка переохлаждения, °С
		$M \pm m$	$M \pm m$	$M \pm m$
1	14,80	1,33±0,10	0,58±0,28	-13,4±0,5
2	4,75	1,44±0,09	3,99±0,40	-21,7±0,9
3	4,75	1,13±0,10	3,48±0,06	-24,8±0,7

- * 1 — 35 дней термопериодического влияния (10 ч при 17°С, 14 ч при 6°), 16 дней закалики при -6°;
 2 — 60 дней термопериодического влияния (10 ч при 17°, 14 ч при 6°), 55 дней закалики при -2°, 10 дней закалики при -4°;
 3 — 60 дней термопериодического влияния (15 дней — 11 ч при 17°, 13 ч при 6°; 45 дней — 8 ч при 16°, 16 ч при 4°), 35 дней закалики при -3°.

Сравнение этих результатов с данными, полученными при изучении жуков короеда-типографа в природных условиях, показало, что они вполне согласуются между собой. Так, в сентябре жуки короеда в природных условиях были уже в некоторой мере способными закаляться (Луйк, 1977), поскольку примерно 30 дней находились под влиянием природных суточных терморитмов (в августе теплые дни чередуются с довольно прохладными ночами). Хорошую холодовую закалку жуки приобретали к октябрю (Луйк, 1977), т. е. после 60-дневного термопериодического влияния.

Данные по изучению запасных веществ у жуков короеда-типографа, подвергающихся действию термопериодических условий и закалке, приведены в табл. 2. После выдерживания жуков в условиях терморитмов в течение 35 дней и после 16-дневной закалики при -6° содержание жира у них было максимальным — 14,8%. Эти данные также хорошо согласуются с результатами, полученными в природных условиях. После окончания предзимней подготовки, в октябре, содержание жира оставалось на одном и том же уровне в течение всей зимы (14,1—14,7%). Длительное пребывание (60 дней) в условиях терморитмов с положительными температурами среды вызывало заметное понижение содержания жира в теле жуков, поскольку обмен веществ при таких температурах происходит за счет жировых резервов (Ушатинская, 1957). Возможен и некоторый переход запасных жиров в углеводы. При низких положительных температурах и температурах около нуля в насекомых накапливаются углеводные резервы, в основном гликоген и глюкоза, являющиеся энергетическим субстратом при отрицательных температурах. О расходовании гликогена как энергетического источника во время холодной закалики свидетельствовало более низкое содержание его (табл. 2) по сравнению с осенними запасами (3,6%). Кроме того, глюкоза у насекомых имеет значение как холодозащитное вещество. Повышение содержания глюкозы у жуков короеда-типографа сопровождалось понижением их точки переохлаждения (табл. 2).

Опыты показали, что наиболее подходящими для закалики оказались слабые морозы (от -2 до -3°). Температуры от -6 до -7° были уже слишком низкими (табл. 1). Можно полагать, что отрицательные температуры, близкие к нулю, являются оптимальными для физиоло-

гических процессов, которые обуславливают повышение холодостойкости насекомых.

Настоящие опыты полностью подтвердили предположение о ведущей роли терморитмов в подготовке короэда к зимнему покою, т. е. можно сказать, что зимний покой у короэда индуцируется осенними суточными терморитмами.

ЛИТЕРАТУРА

- Горышин Н. И., Козлова Р. Н. Влияние суточного ритма температуры на развитие и диапаузу совки *Acronycta rumicis*. — Вестн. Ленингр. ун-та. Зоология, 1961, 21, 32—39.
- Горышин Н. И., Козлова Р. Н. Термопериодизм как фактор в развитии насекомых. — Ж. общ. биол., 1967, 3, 278—288.
- Заславский В. А. О принципах фотопериодического контроля развития членистоногих. — Ж. общ. биол., 1974, 5, 717—736.
- Зиновьева К. Б. Роль фото- и терморитмов в индукции диапаузы у наездника *Alysia manductor* Panz. (*Hymenoptera, Braconyidae*). — Энт. обозр., 1976, 3, 517—524.
- Луйк А. О зимнем покое короэда-типографа. — Лесоводств. исследования, 1977, XIII, 233—241.
- Ушатинская Р. С. Основы холодостойкости насекомых. М., 1957.
- Хансен Т., Вийк М. К методике определения глюкозы и гликогена у насекомых. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1979, 28, 74—75.
- Dumoitier, B., Вгруппarius, J. L'information thermopériodique et l'induction de la diapause chez *Pieris brassicae* L. — С. г. Acad. Sci., 1977, 11, 957—960.
- Кемп, А., Kits van Heijningen, A. J. M. A colorimetric micromethod for the determination of glycogen in tissues. — Biochem. J., 1954, 56, 646—648.
- Saunders, D. S. Thermoperiodic control of diapause in an insect. Theory of internal coincidence. — Science, 1973, 181, 358—360.

Эстонская сельскохозяйственная академия

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
12/IV 1979

Anne LUIK, Tiю HANSEN, Malle VIIK

ÕÖPÄEVASE TEMPERAТУURIRÜТMI OSAST KUUSE-KOOREÜRASKI TALVISE PUHKЕSEISUNDI KUJUNEMISEL

Kuuse-kooreüraskile *Ips typographus* L. iseloomulik külmakarastus kujuneb hilissügisel õöpäevase temperatuurivahelduse toimel (nn. termoperioodil). Käesoleva uurimuse aluseks olevates katsetes olid mardikad pärast 35-päevast termoperioodi (10 tundi 17°C, 14 tundi 6°C) võimelised karastuma nullilähedastel miinustemperatuuridel. Veelgi enam aklimatiseerusid nad pärast 60-päevast termoperioodi. Külmakarastus on seoses glükoosisalduse suurenemisega mardikate kehas.

Anne LUIK, Tiю HANSEN, Malle VIIK

ON THE ROLE OF DAILY THERMORHYTHM IN THE INDUCTION OF WINTER-DORMANCY IN *IPS TYPOGRAPHUS* L.

Winter-dormancy in *Ips typographus* L. is characterized by the ability to cold-acclimate which they obtain during the autumn as an effect of daily thermorhythm. Having been kept for 35 days in thermoperiodic conditions (10 h at 17°C and 14 h at 6°C), the beetles were able to acclimate at temperatures a little below the zero. Their ability to acclimate was higher after a 60-day thermoperiodic effect. The higher the glucose concentration in the beetles, the lower was the supercooling point.