EESTI NSV TEADUSTE AKADEEMIA TOIMETISED. XV KÖIDE
BIOLOOGILINE SEERIA. 1966, Nr. 4

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК ЭСТОНСКОЙ ССР. ТОМ XV
СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ. 1966, № 4

https://doi.org/10.3176/biol.1966.4.05

E. MERIVEE

KAPSAKOI (PLUTELLA MACULIPENNIS CURT.) FOTOPERIOODILINE REAKTSIOON

Arvukates töödes on näidatud, et päeva pikkus etendab putukate sesoonses arenemises tähtsat osa. Mõnedel liikidel sõltub sellest kasvu kiirus (Müller, 1957, 1960), arenemise kiirus (Ушатинская, 1960; Templin, 1960), nukkude kitiniseerumise tugevus (Müller, 1962), suvise või talvise diapausi saabumine (Lees, 1955; Rivnay, 1956; Данилевский, 1961; Ankersmit, 1964) ja viimase kaudu ka külmakindlus (Asahina, 1959; Hanec, Beck, 1960). Senini uuritud liikidest on päeva pikkuse suhtes neutraalseks osutunud vaid väga vähesed: ühelt poolt — obligatoorse diapausiga monovoltiinsed liigid (*Sphinx ligustri* L., *Lymantria dispar* L.), teiselt poolt — vähe diferentseerunud sesoonse arenemistsükliga liigid (*Musca domestica* L.) (Данилевский, 1961). Paljude uurijate andmetel kuulub viimaste hulka ka kosmopoliitse levikuga kapsakoi (*Plutella maculipennis* Curt.), tuntud ristõieliste kultuuride kahjur (Hardy, 1938; Robertson, 1939; Harcourt, 1957; Данилевский, 1961; Степанова, 1962). Kapsakoi fotoperioodiline neutraalsus pole siiski erilises vastuolus tema teiste bioloogiliste iseärasustega. Allajahtumispunkt nukkudel on vaid —8,8° C, valmikutel —9,6° (Степанова, 1962). Kanadas Ontarios 45°34′ p. l. piirkonnas (Harcourt, 1957) ja Moskva ümbruses (Копвиллем, 1961) kapsakoi nähtavasti ei talvitu. Tartu ümbruse põldudelt leidis H. Kopvillem 1963. a. detsembris ja 1964. a. jaanuaris küll kapsakoi nukke, kuid nende talvitumist ei õnnestunud tal tõestada (Копвиллем, 1965). Arvatakse, et kapsakoi populatsioonid saavad pidevalt täiendust või uuenevad igal aastal lõuna poolt sisserändavate isendite arvel (Mackenzie, 1958; Harcourt, 1957, 1962, 1963; Копвиллем, 1961, 1965; Shaw, 1962; Schnal, 1962; Johnson, 1963).

A. S. Atwali (1955) hoolikas uurimistöö Austraalias näitas, et kapsakoi on siiski mõnevõrra tundlik päeva kestuse suhtes: pika päeva puhul oli liigi arenemine veidi kiirem ja viljakus kõrgem kui lühikese puhul. Atwali tulemuste erandlikkus võib seletuda ülejäänud autorite uurimistehnika ebatäpsusega. Võimatu ei ole aga ka geograafiliste rasside esinemine sellel liigil. Talvitub ju kapsakoi eri geograafilistes piirkondades eri arenemisstaadiumides: Argentiinas munana (Brethes, 1923), USA-s liblikana (Frost, 1949), Euroopas (paljude autorite andmeil) nukuna, aga mõnel juhul ka liblikana (Копвиллем, 1965).

Andmete mitmepalgelisuse tõttu otsustasime korrata Atwali katseid Eestist kogutud materjaliga ning jälgida sealjuures võimalikult paljusid näitajaid. Selle töö planeerimisel, teostamisel ja vormistamisel saime roh-

kesti kasulikke näpunäiteid ENSV TA Zooloogia ja Botaanika Instituudi teaduslikult töötajalt V. Maavaralt, mille eest autor teda siiralt tänab.

Materjal ja metoodika

Kapsakoi fotoperioodilist reaktsiooni uuriti katseliselt 1964. a. suvel ENSV TA Zooloogia ja Botaanika Instituudi entomoloogia laboratooriumis. Kolmes termostaadis loodi järgmised tinginused:

	t° C	Valgustingimused
Nr. 1	15,0 ± 0,2	Pimedus
Nr. 2	25,2 ± 0,3	Valgus
Nr. 3	25,1 ± 0,1	Pimedus

Röövikuid mõjutati erinevate valgustingimustega (vt. tabel 1), tõstes neid koos kasvatusnõudega (Petri tassidega) ühest termostaadist teise.

Igasse varianti võeti üle 100 rööviku, arvestades nende küllalt suurt kadu esimeses instaaris kapsalehtedele kandmisel.

Tabel 1

Valgus- ja temperatuurirežiim eri katsevariantides

Variandi nr.	Valge periood		Pime periood	
	Kestus t.	t° C	Kestus t.	t° C
1	—	—	24	25,1 ± 0,1
2	6	25,2 ± 0,3	18	25,1 ± 0,1
3	9	25,2 ± 0,3	15	25,1 ± 0,1
4	12	25,2 ± 0,3	12	25,1 ± 0,1
5	15	25,2 ± 0,3	9	25,1 ± 0,1
6	18	25,2 ± 0,3	6	25,1 ± 0,1
7	24	25,2 ± 0,3	—	—
8	—	—	24	15,0 ± 0,2
9	—	—	15 + 9	(25,1 ± 0,1) + + (15,0 ± 0,2)
10	15	25,2 ± 0,3	9	15,0 ± 0,2

Et enamikul putukaliikidel on fotoperioodiliste reaktsioonide optimaalsed temperatuurid osutunud küllalt madalaks (Lees, 1956; Хелевин, 1958; Данилевский, Горышин, 1960; Данилевский, 1961), siis pole 25° eriti sobiv fotoperioodilise reaktsiooni uurimiseks. Kõrge temperatuur mõjub nagu valgus ja võib neutraliseerida lühikese päeva mõju. Tehnilistel põhjustel aga ei saadud katseid madalamas temperatuuris korraldada.

Röövikute kasvatamise metoodika sarnaneb üldiselt A. S. Atwali (1955) omaga. Liblikad koguti põilult ning lasti muneda kapsalehtedele. Mune koguti iga 24 tunni järel. Et munade kvaliteet emasorganismi vananedes muutub (Fuzeau-Braesch, 1961; Saunders, 1962), võeti neid igalt liblikate seerialt vaid kaks portsjonit. Röövikuid kasvatati Petri tassides, kusjuures esimeses ja teises instaaris tuli igaühe kohta 0,8—1,0 cm² lehepinda, kolmandas ja neljandas instaaris üle 3 cm². Esimeses ja teises instaaris, arenemisjärkudes, millal nad kaevanduvad, säilitati kasvatusnõudes niiskust lehtede värskena hoidmiseks märja vati abil.

Toitu vahetati esimest korda röövikute teise instaari lõpul, kui nad olid lõpetanud kaevandumise. Toit oli siis 25° temperatuuril 3—4 päeva, 15° temperatuuril isegi 7 päeva vana. Selle aja jooksul variantides nr. 1, 2, 8 ja 9 lehed mõnevõrra koltusid, mis võis eri katsevariantide piires röövikute füsioloogilises seisundis põhjustada ebaühtluse ning tõsta nende suremust. Täieliku pimeduse variandis, kus suremus oli eriti suur, otsustati katseid korrata, kusjuures püüti toidu riknemist igati vältida. Suremus osutus endiselt suureks. Mõlema korduse võrdlus *F*-testi abil näitas nende sarnasust ja nad ühendati.

Hiljem vahetati lehti iga päev, neljandas instaaris kaks korda päevas.

Katsetati mõnede taimtoiduliste röövikute kasvatamist agarsöötmetel. Viimased valmistati põldohaka ja kapsa lehepulbrist A. J. Thorsteinsoni (1953) metoodika järgi. Nii *Pieris brassicae* L. kasvatamine kapsa (P. Kohava suulised andmed) kui ka *Plusia chrysitis* L. kasvatamine ohaka lehepulbri agargeelil ebaõnnestus 25° temperatuuril söötmete kiire riknemise tõttu. Pealegi arenesid röövikud geelil aeglasemalt ning jäid kergemaks kui värsketest lehtedest toitumisel.

Putukaid kasvatati kirjeldatud temperatuuri- ja valgustingimustes esimese instaari algusest kuni valmikute koorumiseni. Iga päev registreeriti iga rööviku instaar tema peakapsli laiuse alusel, mis kogu instaari jooksul jääb muutumatuks ja suureneb vastavalt Dyari seadusele üksnes instaarist instaari geomeetrilises progressioonis (Robertson, 1939). P. Robertsoni järgi on kapsakoi röövikute peakapsli laiuse keskmine progressioonitegur 1,57.

Tabel 2

Kapsakoi röövikute peakapsli laius millimeetrites eri uurijate andmeil

Kasvutingimused	Instaar				Allikas
	I	II	III	IV	
Välistingimustes	0,14—0,16	0,23—0,25	0,35—0,38	0,58—0,62	Kanervo, 1936
„	0,16	0,26	0,39	0,63	Robertson, 1939
„	0,16	0,25	0,37	0,61	Harcourt, 1955 (vt. Конвиллем, 1961)
25° C temperatuuris	0,14—0,17	0,24—0,27	0,39—0,40	0,57—0,63	Autor

Tabeli 2 andmeil langevad teiste autorite mõõtmistulemused Robertsoni omadega hästi kokku. Progressioonitegur 1,57 (autoril 1,5—1,7) on küllaldane röövikute vanusejärkude eristamiseks peakapsli laiuse järgi. Välistingimused peakapsli laiust nähtavasti oluliselt ei mõjuta.

Fotoperioodilise reaktsiooni näitajateks valiti nukkude kaal ja lineaarsed mõõtmed, suremus, valmikute eluiga, arenemistsükli kestus ja diapaus.

Kõigi mõõtmiste puhul $n = 21 \ldots 39$, ainult variandis nr. 7 $n = 16$. Mõõtmised, kaalumised ja toidu vahetamine toimusid laboratooriumis 22 või 23° temperatuuril ning võimalikult valgusperioodi jooksul. Enne mõõtmist vabastati nukud kookonist.

Nukud kaaluti 500-mg torsioonkaaludel, korrates iga kaalumist kolm korda. Lineaarsed mõõtmed leiti binokulaarmikroskoobi abil ja nad on esitatud okulaarmikromeetri ühikutes koos ülekandearvudega.

Koorunud liblikaid hoiti ilma toiduta ühesugustes tingimustes laboratooriumi aknal.

Katsevariandis nr. 4, kus emasliblikaid koorus palju enam kui isaseid, tuli kasutada sugude erinevast arvulisest vahekorrast tingitud parandustegureid. Selleks leiti nimetatud variandis mõlema sugupoole näitajad eraldi ning arvutati nende keskmine.

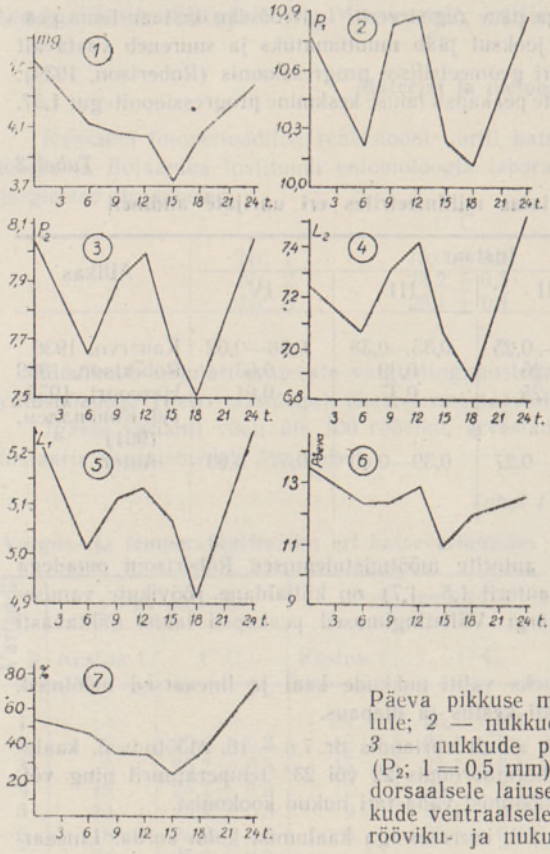
KATSETE TULEMUSED

1. Nukkude kaal (joon., *1*).

Kõige kergemad nukud arenesid 15-tunnilise päeva puhul (oluline erinevus kõigist teistest variantidest 2% tasemel). Teistest märksa raskemad olid pidevas valguses ja täielikus pimeduses arenenud nukud (pidevas valguses peetud variant sarnanes vaid 5% tasemel 6-ja 18-tunnilises valguses kasvatatud variantidega).

2. Nukkude üldpikkus (P_1) (joon., *2*).

Eristusid kaks selgepiirilist gruppi: sarnase mõjuga olid ühelt poolt 6-, 15- ja 18-tunnilised valgusperioodid, teiselt poolt — pidev pimedus, pidev valgus ja 9—12-tunnilised valgusperioodid. Erinevused nende kahe rühma vahel olid olulised 0,1% tasemel.



Päeva pikkuse mõju kapsakoi *1* — nukkude kaalule; *2* — nukkude üldpikkusele (P_1; 1 = 0,5 mm); *3* — nukkude pikkusele parema tagajala tipuni (P_2; 1 = 0,5 mm); *4* — nukkude pea maksimaalsele dorsaalsele laiusele (L_2; 1 = 0,143 mm); *5* — nukkude ventraalsele laiusele (L_1; 1 = 0,25 mm); *6* — rööviku- ja nukujärgu kestusele; *7* — suremusele neljandas instaaris.

3. Nukkude pikkus parema tagajala tipuni (P_2) (joon., *3*).

Eristusid samasugused kaks gruppi nagu punktis 2, ainult erinevused olid antud juhul väiksemad.

4. Nukkude pea maksimaalne dorsaalne laius (L_2) (joon., *4*).

Kõige laiema peaga nukud arenesid pidevas valguses. Ka pideva pimeduse ja 9—12-tunniliste fotoperioodide puhul oli nende pea suhteliselt lai. Variandid nr. 1, 3, 4 ja 7 sarnanesid omavahel 5% tasemel.

18-tunnilise valgusperioodi jooksul arenenud nukkude pea laius oli 5% tasemel oluliselt kitsam enamikust teistest variantidest ja 0,1% tasemel — pidevas valguses kasvatatud variandist.

15-tunnilise päeva tingimustes arenenud röövikute nukud sarnanesid 5% tasemel nende nukkudega, kes olid kasvatatud pidevas pimeduses või 6-tunnilise päeva tingimustes. 15-tunnilisel valgusperioodil oli järelikult vahepealne mõju.

5. Nukkude ventraalne laius keskjalgade tipu kohalt (L_1) (joon., *5*).

Kõige laiemad nukud arenesid konstantsetes tingimustes, neist oluliselt kitsamad 6-, 15- ja 18-tunnilise päeva puhul. 9—12-tunnilised fotoperioodid olid vahepealse toimega: vastavad katsevariandid sarnanesid 5% tasemel ülejäänutega, välja arvatud variant nr. 6 (18 t. valgust).

6. Arenemiskiirus (joon., *6*).

Arenemiskiiruse üle otsustati ajavahemiku järgi, mis kulus röövikute koorumisest valmikute koorumiseni. Erinevused üle 0,4—0,5 päeva osutusid siin olulisteks.

Kõige kiiremat nukkude arenemist (kestus 11—12 päeva) täheldati 15—18-tunnilise päeva puhul, kõige aeglasemat (kestus 13,5 päeva) — pidevas pimeduses kasvatamise korral. Erinevused nende kahe äärmuse vahel on olulised isegi 0,1% tasemel.

Ühesuguse mõjuga (nukkude arenemise kestus 12,5—12,9 päeva) olid 6—15-tunnilised fotoperioodid ja pidev valgus.

7. **Suremus** (joon., 7).

Arvesse võeti vaid röövikute suremust neljandas instaaris viie päeva jooksul. Nooremad vanusejärgud jäeti vaatlusest kõrvale, sest valgus- ja temperatuurirežiimide mõju oli neis alles tõenäoliselt nõrk ja uuele toidule ülekandmisel sai palju pisikesi röövikuid vigastada. Prepupaaljärgus aga langes teatav osa suremusest seenhaiguse *Entomophthora radicans* arvele.

Nagu nähtub jooniselt (7), oli röövikute suremus kõigis katsevariantides küllalt suur, eriti pidevas valguses ja pidevas pimeduses kasvades (*resp.* 74,4 ja 53,8%), kuid ka 6-tunnilise päeva tingimustes. Kõige väiksem oli suremus (26%) 15-tunnilise päeva puhul. Üldine suremus oli maksimaalne (ligi 90%) nii pidevas valguses kui ka pidevas pimeduses arenedes.

8. **Valmikute eluiga.**

Koorunud liblikatele ei antud toitu ega vett. Individuaalsed kõikumised nende eluea pikkuses olid suured ja ületasid märgatavalt (isegi kolmekordselt) erinevused katsevariantide keskmiste vahel.

Mõnevõrra pikemat eluiga võis täheldada konstantsetes tingimustes arenenud liblikatel. Ühtlasi oli neil kehakaal maksimaalne, võrreldes teiste katsevariantidega. Ülejäänud variantidest elasid keskmiselt kaks päeva kauem 15-tunnilise päeva tingimustes arenenud liblikad.

9. **Diapaus.**

Diapausi ei täheldatud üheski katsevariandis. Siiski esines mõnes variandis röövikuid, kes teistega võrreldes arenesid väga aeglaselt ja jäid neist maha alates kolmandast instaarist. Mahajäämus suurenes neljandas instaaris. Viimased röövikud nukkusid enamikus variantides 8. ja 9. katsepäeval. Pidevas pimeduses arenedes aga olid kaks röövikut veel 14. katsepäeval neljandas instaaris. Ka pidevas valguses kasvatades leiti 13. katsepäeval üks viimase instaari röövik.

10. **Temperatuuri mõju fotoperioodilisele reaktsioonile** (tabel 3).

Temperatuuri mõju selgitamiseks loodi spetsiaalsed katsevariandid. Varianti nr. 9 hoiti pimeduses 15° juures 9 tundi ja edasi 25° juures 15 tundi. Varianti nr. 10 hoiti 9 tundi pimeduses 15° juures ja 15 tundi valguses 25° juures.

Tabelist 3 nähtub, et ka vahelduvate temperatuuride puhul kasvasid pika päeva jooksul kergemad ning väiksemad nukud, kellel arenemiskiirus

Tabel 3

Temperatuuri mõju kapsakoi röövikute fotoperioodilisele reaktsioonile

Katsevariandi nr.	Kaal mg	P_1 (l = 0,5 mm)	P_2 (l = 0,5 mm)	L_1 (l=0,143 mm)	L_2 (l=0,25 mm)	Arenemiskiirus päevades	Suremus IV instaaris %
1	4,55	10,77	8,05	7,25	5,25	13,5	53,8
6	4,08	10,11	7,50	6,87	4,91	11,9	36,0
9	5,13	11,76	8,23	7,38	5,33	18,5	43,6
10	4,42	11,19	8,02	7,25	5,12	16,5	38,4

oli suurem ja suremus veidi väiksem. Variandis nr. 9 leidus üksikuid aeglasemalt arenevaid röövikuid. Variantides, kus 9 tunni jooksul temperatuur oli 15°, olid nukud üldiselt märksa suuremad ja raskemad ning nende arenemine aeglasem.

Variantide nr. 9 ja 10 võrdlemine püsivas kõrgemas temperatuuris hoitud variantidega nr. 1 ja 6 näitab, et vahelduv temperatuur ei mõjunud kapsakoi fotoperioodilisele reaktsioonile, s. t. et kapsakoil puudub termoperioodiline reaktsioon. Katseandmete erinevused vahelduvas ja püsivas temperatuuris kasvatatud nukkude vahel on kooskõlas efektiivsete temperatuuride summaga. Siiski avaldus fotoperioodiline reaktsioon madalamas temperatuuris mõnevõrra reljeefsemalt.

*

Katsete tulemused näitavad, et pidev valgus ja pimedus, aga ka väga lühikesed fotoperioodid põhjustavad kapsakoi röövikute kõrget suremust, olles nende arenemiseks ilmselt ebasoodsad. Neis variantides lähenes suremus kogu arenemistsükli vältel 90%-le ja oli märksa kõrgem ka neljandas instaaris. Samal ajal oli suremus 15-tunnilise fotoperioodi puhul kogu arenemistsükli vältel vaid 37%.

Täieliku pimeduse ja 6-tunnilise päeva tingimustes võis röövikute arenemisele avaldada mõju ka toit, mis kippus koltuma. Halb toit aeglustas kapsakoi arenemist ja suurendas suremust (Atwal, 1955). Variantidevahelised erinevused toidu koostises ilmnesid aga üksnes 3. ja 4. katsepäeval, kuna pidevas valguses mingit toidu riknemist ei esinenud. Pidevas pimeduses korraldatud korduskatses jälgiti hoolega, et toit ei rikneks. Röövikud kasvasid normaalselt kuni neljanda instaarini. Siis järsku suurenes nende vastuvõtlikkus haigustele ja enamik neist suri prepupaalses ning nukujärgus. Koorus vaid 9 liblikat. Suremus oli seega 92,5%.

Looduslikest tingimustest väga tugevasti erinevate fotoperioodide kahjulikku toimet putukate arenemisele on täheldatud ka varem. Kui päeva pikkus oli 17 tundi, suri vaid 10% *Agrotis segetum*'i röövikutest, 5-tunnilise päeva puhul aga tõusis suremus 64%-ni. *Bupalus piniarius*'el surid pika päeva tingimustes kõik röövikud kolmandasse ja neljandasse instaari jõudmisel, kuna lühikese päeva puhul oli suremus vaid 9% (Templin, 1960).

Kõrgenenud suremus pidevas valguses ja pimeduses, samuti väga lühikeste valgusperioodide korral võis avaldada selekteerivat mõju populatsiooni geneetilisele koosseisule ja kahtlemata mõjutas populatsiooni tiheduse vähenemise kaudu nendes variantides isendite kasvu ja arenemist.

Populatsiooni tihenemine tõstab ühtlasi temas leiduvate isendite omavahelist konkurentsi, mille tagajärjeks on isendite arenemise kiirenemine ja suuruse vähenemine, värvuse intensiivistumine, viljakuse langus (Zaher, Mocessa, 1961; Bonnemaison, 1962; Norris, 1962; Green, 1964), sugupoolte arvulise vahekorra muutumine (Хирата, 1960; Klomp, 1964) ja suremuse tõus (Ohba, 1961). Enamasti on need nähtused tingitud toidu puudusest (Ohba, 1961; Mishima, 1962). Mõnel juhul kohtab ka nn. interferentsinähtust: ressursse on küllalt, aga grupiefekt esineb ikkagi, olles tingitud isendite omavahelisest kokkupuutest (Klomp, 1964).

Esitatust nähtub, et suuremal populatsiooni tihedusel on üldjoontes sarnane mõju pika päevaga. Erinevus on siiski selles, et pika päeva tingimustes ei esine viljakuse langust ega kõrgenenud suremust, vaid pigem vastupidi (Atwal, 1955; Данилевский, 1961). Seda arvestades pole pidevas pimeduses ega pidevas valguses arenenud nukkude ja liblikate kohta saadud andmed nähtavasti võrreldavad teiste katsevariantide andmetega ja

neisse tuleb suhtuda reservatsiooniga. Ülejäänud variantides olulisi erinevusi ökoloogilises taustas ei esinenud.

Arvestamata pidevat pimedust ja pidevat valgust, võib päeva pikkuse mõju kapsakoi arenemisele jagada kahte kvaliteeti. Päev kestusega 15—18 tundi kiirendab kapsakoi arenemist 0,5—2 päeva võrra. Vastavad röövikud on väiksemad ja kehakaalult kergemad. Vastavate liblikate keskmine eluiga on umbes kahe päeva võrra pikem, mis on väga olulise tähtsusega, sest see tõendab, et pika päeva variantides ilmnenud erinevusi ei saa kanda populatsiooni tiheduse arvele.

Erinevate fotoperioodide mõju putukate kasvule ja arenemisele on viimasel ajal uurinud mitmed autorid ja saanud huvitavaid tulemusi.

A. S. Atwal (1955) võrdles kapsakoi arenemist 17- ja 9-tunnilise päeva puhul ja leidis, et pika päeva tingimustes toimub see 2,4 päeva võrra kiiremini (oluline erinevus 1% tasemel). Ühtlasi on liblikate eluiga sel puhul pikem ja nende viljakus suurem.

Agrotis segetum'il kestis vastsejärk pidevas pimeduses kasvades 116,5 päeva. Päeva pikenedes röövikute arenemine kiirenes. Pidevas valguses kulus selleks vaid 27,1 päeva (Templin, 1960). Ka lutikalisel *Ischnodemus sabuleti* kiirendab päeva pikenemine arenemist (Tischler, 1960). Kummalgi liigil ei esine diapausi.

Päeva pikkus avaldab analoogilist mõju ka diapausiga liikide kasvule ja arenemisele. Diapausi vältel putukate arenemine aeglustub ja kehakaal tõuseb (Andrewartha, 1952). *Pectinophora gossypiella* (Saunders) diapausiga röövikud kaalusid 33—38 g, kuna samas arenemisjärgus aktiivsete röövikute kaal näitas vaid 24—29 g (Adkisson jt., 1963).

Liblikatel, kellel diapaus esines nukujärgus lühikese päeva tingimustes (*Hyloicus pinastri* L., *Clostera curtula* L., *Panolis flammea* Schiff.), oli röövikujärk pika päeva tingimustes 3—5 päeva lühem (Templin, 1960).

Seega mõjub päeva pikkus nii diapausita kui ka diapausiga liikide arenemisele ühesuguselt; esimesed on ainult päeva pikkuse suhtes vähem tundlikud, mistõttu nende fotoperioodilised reaktsioonid on nõrgemad.

Kui talveperioodi üleelamiseks kohastumise alusel on putukaliike jagatud kolme selgepiirilisse rühma — diapausita ning fakultatiivse ja obligatoorse diapausiga liigid —, siis fotoperiodismi uurimise põhjal võib konstateerida teravate rühmadevaheliste piiride taandumist.

On selgunud, et diapaus kujutab endast enamasti fotoperioodilist reaktsiooni ja et mõnede liikide senini obligatoorseks peetud diapausi on võimalik teatud eksperimentaalsetes tingimustes (kõrge temperatuur, loodusliikust pikem päev) vältida (Данилевский, 1961).

H. J. Müller (1960) näitas, et fotoperioodilised reaktsioonid on putukatel väga erineval määral välja kujunenud ja et esinevad igasugused üleminekud fotoperioodilisest neutraalsusest kuni diapausile omaste sügavate füsioloogiliste kohastumisteni.

Tüüpiline diapaus kujutab endast pöördumatute füsioloogiliste protsesside rida, mille läbimiseks on tarvilikud teatavad tingimused ja aeg. Lutikalisel *Ischnodemus sabuleti* pidurdub arenemine küll lühikese päeva puhul, kuid pika päeva tingimustesse üle viiduna hakkavad vastsed kohe edasi arenema (Tischler, 1960).

Niisuguse fotoperioodilise tundlikkuse rea algusesse kuuluvad sellised liigid, kellel päeva pikkus muudab ainult arenemise kiirust (*Agrotis segetum* Schiff.). Nõrga fotoperioodilise tundlikkusega liikide hulka võib arvata ka kapsakoi. Viimase fotoperioodiline reaktsioon on senini läbiuuritud liikidest kõige nõrgem, ainult statistiliselt avastatav.

Tuleks välja selgitada, missugused füsioloogilised muutused kaasnevad nõrga fotoperioodilise tundlikkusega liikide fotoperioodiliste reaktsioonidega ja kuivõrd nad soodustavad selliste liikide, kaasa arvatud kapsakoi, talvituvate faaside külmakindluse tõusu.

On ilmne, et meie kliimas pole kapsakoi fotoperioodilised kohastumised talve üleelamiseks piisavad. Pehmema kliimaga piirkondades võivad nad aga omada teatavat kohastuslikku tähtsust.

Kokkuvõte

1. Kapsakoil esineb nõrk pika päeva tüüpi fotoperioodiline reaktsioon, mis seisneb tema arenemise aeglustumises, putukate kehakaalu ja lineaarsete mõõtmete suurenemises ja liblikate eluea lühenemises vähem kui 15-tunnilise päeva tingimustes.

2. Meie kliimas pole kapsakoi fotoperioodiline reaktsioon talve üleelamiseks piisav, pehmemas kliimas võib see aga omada mõningat kohastuslikku tähtsust. Lõpliku vastuse sellele küsimusele peaks andma lühikese ja pika päeva tingimustes kasvatatud isendite külmakindluse erinevuste uurimine.

3. Looduslikest väga erinevad valgusrežiimid (pidev valgus ja pidev pimedus) on kapsakoi arenemisele ebasoodsad.

4. Kapsakoi fotoperiodismi avastamine on uueks tõendiks selle nähtuse laiast levikust putukate hulgas.

5. Termoperiodismi kapsakoil ei leitud, kuid fotoperioodiline reaktsioon avaldub selgemini madalamas temperatuuris.

KIRJANDUS

Adkisson P. L., Bell R. A., Wellso S. G., 1963. Environmental factors controlling the induction of diapause in the pink bollworm, *Pectinophora gossypiella* (Saunders). J. Insect. Physiol. **9** (3) : 299—310.

Andrewartha H. G., 1952. Diapause in relation to the ecology of insects. Biol. Rev. **27** : 50—107.

Ankersmit G. W., 1964. Voltinism and its determination in some beetles of cruciferous crops. Meded. Landb. Wagen. **64** (8).

Asahina E., 1959. Diapause and frost-resistance in a slug caterpillar. Kontyu **27** (1) : 47—55.

Atwal A. S., 1955. Influence of temperature, photoperiod and food on the speed of development, longevity, fecundity, and other qualities of the diamondback moth (*Plutella maculipennis* Curtis). Austral. J. Zool. **3** (2) : 185—221.

Bonnemaison L., 1962. Etude de quelques facteurs de la fécondité et de la fertilité chez la noctuelle du chou (*Mamestra brassicae* L.) (*Lep.*). Bull. Soc. Entomol. France **67** (1/2) : 15—24.

Brethes J., 1923. La polilla del repollo (*Plutella maculipennis* Curt.). Ann. Soc. Rural Argentina **7** (4) : 162—166. (Tsit. Rev. Appl. Entomol. **A** (11) : 233.)

Frost S. W., 1949. The diamondback moth in Pennsylvania. J. Econ. Entomol. **42** : 681—682.

Fuzeau-Braesch S., 1961. Les déterminentes de la diapause chez des insectes. Année Biol. **37** (1/2) : 43—69.

Green C. D., 1964. The effect of crowding upon the fecundity of *Folsomia candida* (William) var. *distincta* (Bagnall). Entomol. Exptl et Appl. **7** (1).

Hanec W., Beck S. D., 1960. Cold-hardiness in the European corn borer, *Pyrausto nubilalis* (Hübn.). J. Insect. Physiol. **5** (1) : 169—180.

Hardy J. E., 1938. *Plutella maculipennis* Curt., its natural and biological control in England. Bull. Entomol. Res. **29** (4) : 343—372.

Harcourt D. G., 1957. Biology of the diamondback moth, *Plutella maculipennis* (Curt.) (*Lepidoptera* : *Plutellidae*), in eastern Ontario. II. Life history, behaviour and host relationship. Canad. Entomol. **89** (12) : 554—564.

Harcourt D. G., 1962. Biology of cabbage caterpillars in eastern Ontario. Proc. Entomol. Soc. Ont. **93** : 61—75.

Harcourt D. G., 1963. Major mortality factors in the population dynamics of the diamondback moth, *Plutella maculipennis* (Curtis). Mem. Entomol. Soc. Canad. **32** : 55—66.

Johnson C. G., 1963. The aerial migration of insects. Scient. Amer. **209** (6) : 132—138.

Kanervo V., 1936. Kaalikoi (*Plutella maculipennis* Curt.) ristikukkaiskasvien tuhalaisena Suomessa. Valt. Maatalousk. Julk. **86**. Helsinki.

Klomp H., 1964. Intraspecific competition and the regulation of insect numbers. Ann. Rev. Entomol. **9** : 17—41.

Lees A. D., 1955. The physiology of diapause in arthropods. Cambridge Monogr. Experim. Biol. **4** : 1—151.

Lees A. D., 1956. The physiology and biochemistry of diapause. Ann. Rev. Entomol. **1** : 1—16.

Mackenzie J. M. D., 1958. Invasion of diamond back moths (*Plutella maculipennis* Curtis). Entomologist **91** (1146) : 247—250.

Mishima J., 1962. The influence of larval population density on the weight and the emerging percentage of *Drosophila melanogaster*. Japan. J. Ecol. **12** (6) : 235—241.

Müller H. J., 1957. Die Wirkung exogener Factoren auf die zyklische Formenbildung der Insekten, insbesondere der Gattung *Euscelis* Brullee. Zool. Jahrb., Abt. Syst., Ökol. u. Geograph. Tiere **85** (4/5) : 317—430.

Müller H. J., 1960. Die Bedeutung der Photoperiode im Lebenslauf der Insekten. Z. Angew. Entomol. **47** (1) : 7—24.

Müller H. J., 1962. Über die Induktion der Diapause und der Ausbildung der Saisonformen bei *Aleurochiton complanatus* (Baerensprung). (*Homoptera*) (*Aleyrodidae*). Z. Morphol. u. Ökol. der Tiere **51** (5) : 575—620.

Norris M. J., 1962. The effects of density and grouping on sexual maturation, feeding and activity in caged *Schistocerca gregaria*. Collog. Internat. Centre Nat. Rech. Scient. **114** : 23—32.

Ohba S., 1961. Analytical studies on the experimental population density upon the preadult growth in *D. melanogaster* and *D. vittatus*. Biol. J. Oxayama Univ. **7** (3/4) : 87—125.

Rivnay E., 1956. On the diapause of some Mediterranean Insects. Proc. of the Tenth Intern. Congr. of Entomol. Montreal **2**.

Robertson P., 1939. Diamond-back moth investigations in New Zealand. N. Z. J. Sci. Tech. A, **20** (5A/6A) : 330—364.

Saunders D. S., 1962. The effect of the age of female *Nasonia vitripennis* (Walker) (*Hymenoptera, Pteromalidae*) upon the incidence of larval diapause. J. Insect. Physiol. 8 (May-June) : 309—318.

Schnal F., 1962. Materialy do poznania wedrowek motyli w Polsce. I. Fragm. faunist. **9** (24) : 373—389.

Shaw W., 1962. The diamondback moth migration of 1958. Weather **17** (7) : 221—234.

Templin E., 1960. Einfluss des Lichtes in Laboratoriumsversuchen mit Insekten. Ontogeny Insects : 283—289. Prague.

Thorsteinson A. J., 1953. The chemotactic responses that determine host specifity in an oligophagous insect (*Plutella maculipennis* (Curt.) *Lepidoptera*). Canad. J. Zool. **31** : 52—72.

Tischler W., 1960. Einfluss von Temperatur, Feuchtigkeit und Tageslänge auf die Entwicklung von *Ischnodemus sabuleti* (*Hemiptera*). Ontogeny Insects : 253—256. Prague.

Zaher M. A., Mocessa M. A., 1961. Effects of population density on *Prodenia litura* (*Lepidoptera* : *Noctuidae*). Ann. Entomol. Soc. Amer. **54** (2) : 145—149.

Данилевский А. С., 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.

Данилевский А. С., Горышин Н. И., 1960. Соотношение температурных и световых условий в регуляции диапаузы насекомых. Тр. Петергофск. биол. ин-та ЛГУ **18** : 147—168.

Копвиллем Х. Г., 1961. Капустная моль и капустная совка, энтомофаги этих вредителей в Московской области и возможности повышения их эффективности. Рукопись дисс. канд. биол. н. Тарту, Библиотека ТГУ.

Копвиллем Х. Г., 1965. Капустная моль, ее биология и энтомофаги. Тарту.

Степанова Л. А., 1962. Опыт экологического анализа условий развития вредителей крестоцветных овощных культур в природе. Энтомол. обозр. **41** (4) : 721—736.

Ушатинская Р. С., 1960. Физиологические особенности гусениц китайского дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi* G. M.) на длинном и коротком световом дне и некоторые соображения о природе фотопериодической реакции. Ontogeny Insects : 238—246. Prague.

Хелевин Н. В., 1958. Влияние внешних условий на возникновение эмбриональной диапаузы и на количество поколений у *Aëdes caspius dorsalis Mg.* (*Diptera, Culicidae*) в течение сезона. Энтомол. обозр. **37** (1) : 24—26.

Хирата С., 1960. О фазовой изменчивости капустной совки *Barathra brassicae* L. 5. Влияние кормового растения на зависимую от плотности популяции изменчивость гусеничной и куколочной стадий. Нихон оё добуцу контю гаккаиси. РЖБ 1961 : 14Д334.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Zooloogia ja Botaanika Instituut

Saabus toimetusse
12. IV 1966

Э. МЕРИВЕЭ

ФОТОПЕРИОДИЧЕСКАЯ РЕАКЦИЯ КАПУСТНОЙ МОЛИ (PLUTELLA MACULIPENNIS CURT.)

Резюме

Литературные данные по фотопериодизму капустной моли противоречивы: большинство авторов считает этот вид фотопериодически совершенно нейтральным, однако некоторые данные характеризуют капустную моль слабо выраженной фотопериодической реакцией.

Целью настоящей работы была проверка противоречивых результатов по фотопериодизму капустной моли, полученных различными авторами. Гусеницы этого вредителя выращивались в различных световых и температурных условиях (в термостатах) и определялись важнейшие показатели их развития (смертность, скорость развития, доля диапаузирующих особей, вес и размеры куколок, продолжительность имагинальной жизни). Было установлено, что полная темнота и непрерывное освещение, т. е. световые режимы, резко отличающиеся от природных, вызывают повышенную смертность гусениц и куколок, так как эти условия неблагоприятны для развития.

У капустной моли слабая фотопериодическая реакция длиннодневного типа, которая состоит в замедлении развития, увеличении веса тела и линеарных размеров куколок и укорочении имагинальной жизни при световых ритмах менее 15 часов света в сутки. Таким образом, у капустной моли при укорачивании длины дня проявляются аналогичные, хотя и гораздо более слабые изменения, чем у видов с факультативной диапаузой в преддиапаузный период.

В Эстонской ССР этой слабой фотопериодической реакции недостаточно для перезимовки вредителя, однако в более мягких климатических условиях она может иметь адаптивное значение для данного насекомого.

Открытие фотопериодической реакции у капустной моли — новое доказательство универсальности этой реакции как важнейшей сезонной адаптации в жизни насекомых.

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
12/IV 1966

E. MERIVEE

DIE PHOTOPERIODISCHE REAKTION DER KOHLSCHABE (PLUTELLA MACULIPENNIS CURT.)

Zusammenfassung

Es gibt in der Literatur widersprechende Angaben über den Photoperiodismus der Kohlschabe: der grösste Teil der Verfasser hält sie für eine photoperiodisch ganz neutrale Art, doch gibt es auch einige Angaben, denen gemäss die Kohlschabe durch eine schwach ausgeprägte photoperiodische Reaktion gekennzeichnet wird.

Aufgabe der vorliegenden Arbeit ist, die widersprechenden Ergebnisse verschiedener Autoren über die photoperiodische Reaktion der Kohlschabe zu prüfen.

Zu diesem Zweck wurden die Raupen dieses Schädlings in verschiedenen Licht- und Temperaturbedingungen gezüchtet und ihre wichtigsten Entwicklungskoeffiziente (Sterblichkeit, Entwicklungsgeschwindigkeit, Anteil der diapausierenden Individuen, Gewicht und Dimensionen der Puppen, Lebensdauer der Schmetterlinge) bestimmt.

Es wurde festgestellt, dass die von den natürlichen scharf abweichenden photoperiodischen Rhythmen (ununterbrochene Dunkelheit und Helligkeit) eine erhöhte Sterblichkeit der Raupen und Puppen verursachen, da diese Bedingungen für die Entwicklung ungünstig sind.

Die Kohlschabe ist eine Langtagart mit schwacher photoperiodischer Reaktion, die in der Verlangsamung der Entwicklung, in zunehmenden Dimensionen und zunehmendem Körpergewicht der Puppen, in der Abkürzung der Lebensdauer der Schmetterlinge bei Tageslängen kürzer als 15 Stunden besteht. Also treten bei der Kohlschabe mit der Abkürzung der Tageslänge analogische Veränderungen auf, wie bei den Arten einer fakultativen Diapause. Doch sind diese Veränderungen vielmals schwächer ausgedrückt.

Unter den klimatischen Bedingungen der Estnischen SSR ist diese schwache photoperiodische Reaktion ungenügend für eine erfolgreiche Überwinterung, doch will sie bei milderen klimatischen Bedingungen für dieses Insekt eine adaptive Bedeutung haben.

Die Entdeckung der photoperiodischen Reaktion der Kohlschabe ist ein neuer Beweis der Universalität der photoperiodischen Reaktion als einer wichtigen saisonbedingten Adaptation im Lebenslauf der Insekten.

Institut für Zoologie und Botanik
der Akademie der Wissenschaften der Estnischen SSR

Eingegangen
am 12. April 1966