

А. КУУЗИК, Х. КОПВИЛЛЕМ

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ О ХОЛОДОСТОЙКОСТИ ЯИЦ РЫЖЕГО СОСНОВОГО ПИЛИЛЬЩИКА *NEODIPRION SERTIFER* GEOFFR. В ЭСТОНСКОЙ ССР

Широко распространенный в СССР вредитель сосны рыжий сосновый пилильщик *Neodiprion sertifer* Geoffg. за последние десятилетия неоднократно вызывал серьезные локальные повреждения сосновых насаждений в Эстонской ССР (Zolk, 1926; Karu, 1940, 1941; Maavara и др., 1961). Еще недостаточно изучены факторы, контролирующие колебания численности этого вредителя.

В Эстонии рыжий сосновый пилильщик развивается в одном поколении и в отличие от других местных видов лесных пилильщиков зимует в фазе яйца. Таким образом, стадия яйца у него очень длительная (около 8—9 месяцев) и представляет собой наиболее критический период в цикле развития.

Так как примерно $\frac{2}{3}$ отложенных яиц вредителя обычно находится в верхней и средней частях кроны деревьев (Juutinen, 1967), подавляющее большинство его яиц зимует всегда над снежным покровом и подвержено воздействию минимальных зимних температур, а временами снег на ветках не может служить надежной теплоизоляцией для этих кладок. В связи с этим яйца пилильщика должны обладать определенной способностью переносить низкие зимние температуры.

Однако для Эстонии имеются данные о вымерзании и гибели яиц рыжего соснового пилильщика в течение некоторых более суровых зим (Karu, 1940). Следовательно, получение экспериментальных данных о границах возможной холодостойкости этих яиц имеет практическое значение для разработки основ прогнозирования появления этого вредителя.

Географические расы рыжего соснового пилильщика из разных климатических зон обладают различной холодостойкостью, а, следовательно, и различной выживаемостью в одних и тех же опытных условиях (Sullivan, 1965). Так, популяция рыжего соснового пилильщика из юго-восточной части Канады, вероятно, средневропейского происхождения, оказалась менее холодостойкой по сравнению с популяцией из Литовской ССР — у первых вымерзло 50% яиц уже при -32°C , у последних эта смертность наблюдалась при -34° . Точка переохлаждения (ТП) финляндских популяций рыжего соснового пилильщика изучалась П. Ютиненом (Juutinen, 1967), который установил для южной части страны ТП -34° , а на 175 км севернее уже -37° . Следовательно, оценка холодостойкости рыжего соснового пилильщика конкретной местной популяции не может быть распространена на популяции этого вредителя, развивающиеся в других климатических условиях.

Приведенные в настоящей работе ТП яиц рыжего соснового пилильщика получены в основном при помощи методики, сходной с используемой вышеуказанными авторами (Sullivan, 1965; Juutinen, 1967), поэтому данные о ТП между собой сравнимы. Следует все же подчеркнуть, что выживаемость яиц рыжего соснового пилильщика зимой зависит от продолжительности воздействия минимальными отрицательными температурами (так наз. фактора времени), так как удлинение срока экспозиции сублетальными температурами вызывает повышение смертности в популяции пилильщика. Так, согласно данным П. Ютинена (Juutinen, 1967), после 10-дневного воздействия температурой — 30° выжило 60—61,5% подопытных яиц пилильщика, а после 15-дневной экспозиции при той же температуре смертность повысилась почти на 14%.

В настоящей работе изучалась динамика смертности яиц пилильщика при удлинении сроков их экспозиции отрицательными сублетальными температурами, близкими к ТП. Для более точной оценки холодостойкости подробно изучено действие фактора времени на замерзание яиц.

Материал и методика

Исходный материал — зимующие яйца рыжего соснового пилильщика — был собран в ноябре 1968 г. из очага размножения этого вредителя в лесничествах Вихтерпалу и Клоостри (северо-западная часть побережья Эстонии). Сбор проводился на опушке леса, на молодых культурах сосны (от 15 до 22 лет) при бонитете 4 и полноте насаждений 0,9. Примерно 0,5-метровые ветки сосны с яйцами пилильщика обламывались с верхней половины или трети кроны дерева.

Плотность заселения яиц вредителя была незначительной и яйца, взятые для опытов с одной ветки (примерно 100—200 штук), можно было достоверно отнести к половой продукции одной и той же самки.

До использования в опытах весь материал хранился в условиях, близких к природным. До наступления устойчивых морозов ветки нижними концами помещались в сосуды с водой, а после наступления морозов закапывались в снег, откуда брались по мере надобности.

ТП определялась термоэлектрическим методом при помощи термопары медь-константан (сечением соответственно 0,06 мм и 0,1 мм). Термопары включались в цепь по пяти штук параллельно, что допускало определение ТП у серии из пяти яиц одновременно. В качестве измерительной аппаратуры использовались микроамперметры типа М95 (0,1—1 мка) и самопишущие потенциометры постоянного тока типа ЭПП-09, чувствительность которых была увеличена способом А. Голубева (1964).

Градуировка термопар измерительных приборов производилась с помощью образцовых стеклянных термометров, помещенных в наполненный спиртом сосуд Дьюара. Холодильной средой служил углекислый снег в сосуде Дьюара. Скорость падения температуры ограничивалась в критической зоне до 2—2,5° в минуту с помощью бумажных подкладок над сухим снегом.

Для замораживания яиц в константных температурах нами были сконструированы специальные термопарные комплекты из 15 параллельно включенных термопар. Незначительный вес объектов приводил к быстрому и корсткому, но еще четкому температурному скачку при данном количестве параллельно включенных термопар. Этими скачками фиксировались сроки замерзания отдельных яиц. Счет количества замороженных яиц велся уже с коротких экспозиций, начиная с 3,75 мин.

Показания термограммы на диаграммной ленте регулярно контролировались переключением термопар с потенциометра на микроамперметр.

Время, требуемое для охлаждения яиц до температуры опыта, не включено в срок их замерзания. Так как малейшее повреждение хориона яиц пилильщика приводило к повышению ТП, яйца для опытов не извлекались из иглы сосны полностью, а обнажались лишь с одной стороны. Таким образом были заморожены части иглы вместе с

яйцами, но так как ТП частей иглы была между -12° и -18° , то их замерзание не помешало замораживанию яиц.

Для получения постоянных температур был сконструирован специальный аспирационный криостат, позволяющий поддерживать в течение нескольких суток температуру с точностью не менее $\pm 0,1^{\circ}$ в интервале $0 \dots -58^{\circ}$. Принцип устройства криостата*: через пространство между внешними стенками 3-стенной алюминиевой коробки (три коробки разных размеров), находящиеся в сосуде Дьюара над углекислым снегом, просасывается поступающий извне относительно теплый воздух. Командным прибором, открывающим и закрывающим воздушный поток, в первых образцах служил контактный термометр, который в дальнейшем был заменен более удобным электронным автоматическим мостом МСР1-08 (с регулирующим устройством) вместе с нестандартным термометром сопротивления — медной проволокой, намотанной вокруг средней стенки криостатной коробки.

Обсуждение результатов

По всей вероятности, яйца рыжего соснового пилильщика зимуют в состоянии диапаузы, а последняя, как известно, вызывает повышенную холодостойкость. Хотя яйца вредителя можно инкубировать уже осенью и вызвать вылупление из них гусениц, это еще не говорит об отсутствии у них диапаузы. Для доказательства наличия диапаузы у яиц рыжего соснового пилильщика П. Ютинен (Juutinen, 1967) ссылается на то, что хотя и в природных условиях у них начинается осенью развитие зародыша, этот процесс несколько позже прекращается, причем у всех яиц на одинаковой стадии независимо от сроков откладки.

Таблица 1

Средняя точка переохлаждения (ТП) у яиц подопытных серий *Neodiprion sertifer* Geoffr.

Время опыта	Количество яиц	ТП, $^{\circ}\text{C}$	Размах вариации, $^{\circ}\text{C}$
		$\bar{x} \pm m$	
20/I	20	$-37,3 \pm 0,34$	$-33,5$ до $-39,2$
28/I	14	$-38,5 \pm 0,22$	$-37,0$ до $-39,8$
31/I	23	$-37,4 \pm 0,28$	$-35,0$ до $-39,2$
1/II	24	$-34,3 \pm 0,17$	$-33,2$ до $-35,5$
3/II	16	$-35,8 \pm 0,22$	$-33,4$ до $-37,5$
5/II	12	$-34,2 \pm 0,61$	$-31,7$ до $-37,4$
6/II	24	$-37,2 \pm 0,30$	$-35,0$ до $-39,5$

Результаты определения ТП у серии яиц рыжего соснового пилильщика представлены в табл. 1, из которой видно, что средние ТП отдельных серий значительно расходятся (до $4,3^{\circ}$) между собой. Следует подчеркнуть, что в каждую серию включались яйца только с одной ветки, т. е. как сказано выше, вероятно, принадлежавшие одной самке пилильщика. Так как весь подопытный материал был доставлен из одного очага, различные ТП яиц и, следовательно, различная их холодостойкость у различных самок пилильщика, очевидно, не носят наследственного характера, а, вероятно, отражают лишь условия развития предыдущих стадий. В какой-то степени на полученные результаты могло повлиять удаление побегов от дерева, так как физиологическое состояние яиц пилильщика

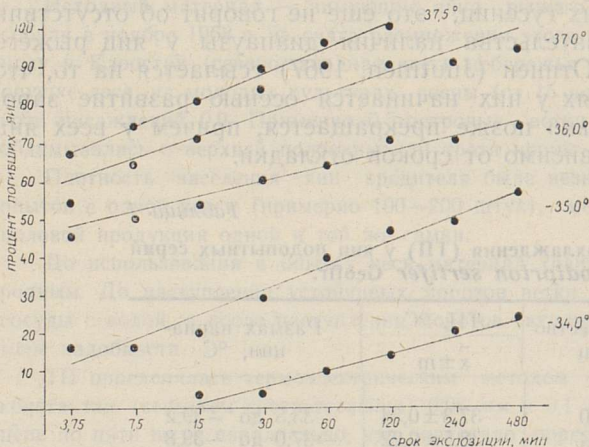
* Более подробное описание аспирационного криостата и примененной измерительной техники дано в отдельной статье.

во многом зависит от состояния самой иглы, внутри которой они помещаются.

Есть данные (Sullivan, 1965), что от размеров яиц рыжего соснового пилильщика отчасти может зависеть их холодостойкость. Следовательно, и ТП яиц в какой-то мере должна коррелироваться с их размерами. Нам, однако, не удалось установить достоверных различий между средними размерами двух серий яиц этого пилильщика и наибольшими колебаниями их средних ТП ($-34,2$ и $-38,5^{\circ}$).

Однако при решении главной задачи настоящего исследования — выяснение роли фактора времени при замерзании яиц пилильщика — причины различий между ТП разных серий яиц имеют второстепенное значение.

Для определения холодостойкости яйца пилильщика замораживались при константных сублетальных температурах. Чтобы увеличение смертности при удлинении времени экспозиции лучше выявилось, замораживались лишь серии с незначительными расхождениями в средних ТП; их было пять и все имели среднюю ТП ниже $-37,0^{\circ}$, т. е. представляли собой наиболее холодостойкую часть всего подопытного материала. Общая средняя ТП этих серий равнялась $-37,2 \pm 0,21^{\circ}$.



Зависимость смертности яиц *Neodiprion sertifer* Geoffr. от времени экспозиции при константных сублетальных температурах.

на $0,3^{\circ}$. Такую летальную для подопытных серий температуру, однако, несколько экземпляров выдерживали в течение почти 2 ч, разумеется ТП у них находилась около нижнего предела для данного материала ($-39 \dots -40^{\circ}$). Такой же срок достижения полной смертности установлен статистическим путем (по уравнению линии регрессии, рисунок). Если учесть, что нижний порог ТП яиц был -40° , то у наиболее холодостойких особей ТП должна была подняться за 2 ч примерно на 3° .

При константной температуре -37° погибших яиц было 53% уже после 2-минутной экспозиции, хотя три экземпляра выдержали такую температуру по крайней мере в течение 8 ч. Статистически найденный (рисунок) срок полной гибели яиц при данной температуре был также 8 ч.

При температуре -35° критическое время (гибель 50% яиц) равнялось 4 ч, а все особи в серии замерзали в течение 15—25 суток (данное число особей не допускало более точной оценки). Количество замороженных яиц при постоянной температуре -34° после 8-часовой экспозиции достигало лишь 23,3%, а критическое время равнялось 20—30 суткам.

Следует подчеркнуть, что ТП порядка -37° и ниже не были исключением, а характеризовали вполне определенную часть популяции. Это доказывалось тем, что пробы по пяти яиц с 26 ветвей в шести случаях показали ТП, принадлежащие к этой наиболее холодостойкой группе популяции пилильщика ($-37 \dots -38^{\circ}$), составлявшей 23,1% проанализированного материала.

Самой низкой температурой экспозиции было $-37,5^{\circ}$, т. е. ниже ТП

Таблица 2

Зависимость смертности яиц *Neodiprion sertifer* Geoffr. от времени экспозиции в разных сублетальных температурах

Температура экспозиции, °С	Количество яиц в серии	b	σ	r
-37,5	50	23,1	1,62	0,99
-37,0	50	18,7	5,66	0,93
-36,0	30	13,5	2,16	0,98
-35,0	50	20,9	3,24	0,98
-34,0	60	14,7	1,74	0,99

Примечание. b — коэффициент регрессии процента гибели на логарифм экспозиционного времени, σ — стандартное отклонение от b , r — коэффициент корреляции.

Коэффициенты (табл. 2), показывающие высокую корреляцию между логарифмом экспозиционного срока и смертностью в течение 8 ч, не позволяют, однако, еще заключить, что линейная зависимость между двумя приведенными показателями существует и при более длительных экспозициях. Нужно также учесть, что оценка критического времени с помощью экстраполяции опытных данных на сроки более полутора — двух месяцев теряет смысл, ибо за это время ТП обычно меняется.

Приведенные в табл. 2 коэффициенты регрессии смертности (на логарифмы экспозиционного времени) показывают возрастание числа замороженных особей при определенном сроке экспозиции. Удвоение времени воздействия холодом увеличивает число замороженных яиц на 7—8%. Различия в коэффициентах регрессии в какой-то мере отражают вариацию ТП отдельных серий.

При температуре -37° 60%-ная смертность яиц пилильщика была достигнута уже за 3,75 мин, при -35° — лишь по прошествии 8—16 ч. Учитывая также смертность при остальных экспозиционных температурах, можно констатировать, что при поднятии константной температуры на $0,5^{\circ}$ смертность яиц остается на прежнем уровне в случае увеличения длительности экспозиции в 2,5—4 раза. Другими словами, при удвоении времени воздействия холодом процент погибших яиц остается тем же, если повысить константную температуру почти на четверть градуса. Этот температурный интервал показывает воздействие фактора времени при замерзании яиц и характеризует их холодостойкость при определенной ТП. Очевидно, число градусов, на которое приходится поднять константную температуру, чтобы удвоение срока экспозиции привело к одинаковой смертности, не универсально, а сильно варьирует у отдельных объектов. Названный показатель может зависеть и от самой ТП, некоторых других невыясненных факторов и в известной степени от особенностей методики, применяемой различными авторами. Например, у пилильщика *Cephus cinctus* Nort. критическое время удваивается, если поднять экспозиционную температуру на $0,53^{\circ}$ (Salt, 1966). В то же время из диаграммы, приведенной в работе другого автора (MacPhee, 1961), видно, что для сохранения смертности зимующих яиц клеща *Panonychus ulmi* (Koch) на прежнем уровне при поднятии температуры на $0,5^{\circ}$ требуется по крайней мере 8-кратное увеличение экспозиционного срока.

В наших опытах с яйцами рыжего соснового пилильщика критическое время равнялось 4 ч при температуре выше средней ТП на $2,2^{\circ}$. Но критическое время у личинок *Cephus cinctus* Nort. при температуре

на 2—3° выше ТП не превысило 1 мин (Salt, 1966). У этих двух видов ТП расходятся лишь незначительно, следовательно, сходные ТП, очевидно, не означают еще одинаковую холодостойкость. Яйца рыжего соснового пилильщика в наших опытах выдержали явно более длительное воздействие холодом в пределах сублетальных температур (близких к ТП), чем, например, личинки указанного выше *Cephus cinctus* Nort.

Вышеизложенное представляет собой общую характеристику подопытных серий яиц со средней ТП —37...—38°. Разумеется, эти данные сравнимы лишь с таковыми, полученными аналогичной методикой. Если же найти критическое время и время замерзания всех особей без статистических поправок, то результаты могут получиться иными, ибо они в большей степени подвержены случайностям. Единичные особи, имеющие ТП значительно ниже общей нормы серии, удлиняют эти сроки.

Знание воздействия фактора времени позволяет оценить по опытным данным холодостойкость яиц рыжего соснового пилильщика в природных условиях. Для этого, однако, необходимо учитывать колебания и продолжительность критических температур в природе.

ЛИТЕРАТУРА

- Голубев А. В., 1964. Измерение и регистрация температуры в грунтах с помощью термозлементов. М.
- Juutinen P., 1967. Zur Bionomie und zum Vorkommen der Roten Kiefernbuschhornblattwespe (*Neodiprion sertifer* Geoffr.) in Finnland in den Jahren 1959—65. *Metsäntutkimuslaitoksen Julkaisuja* 63 (5) : 1—129.
- Karu A., 1940. Punaka männivaablase (*Lophyrus rufus* Rtz.) esinemisest Eestis 1938. ja 1939. a. *Eesti Mets* (12) : 456—460.
- Karu A., 1941. Punaka männivaablase (*Lophyrus rufus* Rtz.) massiline esinemine Eestis 1938. ja 1939. a. *Metsamajandus* (1) : 50—56.
- Maavara V., Merihein A., Parmas H., Parmasto E., 1961. *Metsakaitse*. Tallinn.
- MacPhee A. W., 1961. Mortality of winter eggs of the European red mite *Panonychus ulmi* (Koch), at low temperatures, and its ecological significance. *Canad. J. Zool.* 39(3) : 229—243.
- Salt R. W., 1966. Relation between time of freezing and temperature in supercooled larvae of *Cephus cinctus* Nort. *Canad. J. Zool.* 44 (5) : 947—952.
- Sullivan C. R., 1965. Laboratory and field investigations on the ability of eggs of the European pine sawfly, *Neodiprion sertifer* (Geoffrey) to withstand low winter temperatures. *Canad. Ent.* 97(9) : 978—993.
- Zolk K., 1926. Männi vaablane (*Lophyrus rufus* Latr.) Ülemiste järve noore männiku hävitajana. *Eesti metsanduse aastaraamat* 1 : 91—96.

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
20/VI 1969

A. KUUSIK, H. KOPVILLEM

KATSEANDMED PUNAKA MÄNNIVAABLASE *NEODIPRION SERTIFER* GEOFFR. MUNADE KÜLMAKINDLUSEST EESTI NSV-S

Resüme

Uuriti *N. sertiferi* munade suremuse sõltuvust kuni 8-tunnisest ekspositsiooniajast konstantsetes alumistes subletaalsetes temperatuurides. Munade keskmine allajahtumispunkt oli —37,2°. Nende külmutamine toimus seadmes, mille põhiosa moodustasid 15 paralleelselt lülitatud termopaari ja isekirjutav potentsiomeeter. Külmutajana kasutati aspiratsioonikrüostaati, milles saavutati püsiv temperatuur täpsusega $\pm 0,1^{\circ}$ piirkonnas 0...—58°.

—35° juures oli kriitiliseks ajaks kuni 4 tundi, kuid kogu katseseeria külmumiseks kulus 15...25 ööpäeva. Peale 8-tunnist ekspositsiooni —34° juures oli suremus 23,3%. Külmutusaja kahekordistamine tõstis suremust 7—8%. Temperatuuriintervalliks, mille võrra tuli konstantset temperatuuri tõsta, et suremus jääks endiseks, oli 0,2...0,3°.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Zooloogia ja Botaanika Instituut

Saabus toimetusse
20. VI 1969

A. KUUSIK, H. KOPVILLEM

EXPERIMENTAL DATA ON THE COLD-HARDINESS OF THE EGGS OF
THE EUROPEAN PINE SAWFLY *NEODIPRION SERTIFER* GEOFFR.
FROM THE ESTONIAN SSR

Summary

The relation between the percentage of frozen eggs and the time of exposure to sublethal temperatures was studied.

The eggs with the mean undercooling point of —37.2°C were held at constant temperatures of a few degrees above the undercooling point range and the incident of freezing was recorded by a potentiometer and 15 parallel connected termocouples. The temperature was held constant by means of an original aspiration-cryostat, where dry ice was used as refrigerator.

Half-life (the time of freezing a sample at a rate of 50 per cent), with an exposure at —35° was 4 hours, but the time needed for freezing the whole sample was estimated at 15 to 25 days. At the constant temperature of —34°, the mortality was 23.3 per cent after 8 hours of exposure, but half-life was estimated at 20 to 30 days. The doubling of the time of exposure caused an increase in mortality of about 7—8 per cent. Mean freezing time doubles with each 0.2—0.3° of rise in temperature.

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

Received
June 20, 1969