

Т. К. МАТИНЯН

ОБ ОСОБЕННОСТЯХ РЕГУЛЯЦИИ СЕЗОННОГО ЦИКЛА  
У ГЕОГРАФИЧЕСКИХ РАС КАПУСТНОЙ ТЛИ  
*BREVICORYNE BRASSICAE* L.

Благодаря своеобразному циклу, в котором сочетается сложный полиморфизм с чередованием партеногенетического и обоеполого размножения, тли представляют собой интересный объект для эколого-физиологических исследований. Особого внимания заслуживает недостаточно выясненный вопрос об адаптациях, обеспечивающих согласованность жизненных циклов тлей с сезонностью климата разных географических зон. Капустная тля *Brevicoryne brassicae* L., как распространенный вредитель с широким географическим ареалом, является подходящим объектом для исследования этого вопроса.

Годичный цикл капустной тли в природе протекает следующим образом. Из перезимовавших яиц весной отрождаются самки-основательницы, которые дают начало ряду партеногенетических поколений, состоящих из живородящих, бескрылых или крылатых самок. Число таких поколений непостоянно и зависит от длительности вегетационного периода растений и температурных условий. Осенью появляются особые партеногенетические особи-полоноски, производящие половое поколение — самцов и самок. Последние откладывают оплодотворенные яйца, которые остаются зимовать в состоянии диапаузы.

Появление среди девственниц крылатых форм наблюдается у капустной тли в течение всего лета без правильной периодичности. Такие особи обеспечивают расселение и образование новых партеногенетических колоний. Причиной их появления у капустной тли является чрезмерное увеличение плотности колоний [3, 4, 5], у других видов, по-видимому, также изменение биохимического состава корма с возрастом и фазой вегетации растений [2, 6, 12].

Образование обоеполого поколения у тлей и, связанное с ним, формирование зимующего запаса, регулируется комплексом внешних условий, среди которых основными являются температура и сезонное изменение длины дня [5, 7—11]. По данным Бонмезона [5], половые особи у капустной тли появляются при развитии в условиях температуры ниже 20° и длине дня менее 14 часов. Однако реакция на эти условия проявляется лишь через несколько поколений и не ранее, чем через два месяца со дня выхода основательниц из яйца.

Сходство механизма экологической регуляции полового поколения у тлей и диапаузы у других насекомых дает основание предполагать, что у тлей также должны наблюдаться внутривидовые географические ра-

сы, специально приспособленные к длине дня и сезонности разных географических зон. Целью данной работы было выяснение особенностей регуляции сезонного цикла у капустной тли из разных географических пунктов.

Работа проводилась в лаборатории энтомологии Биологического института Ленинградского университета в Старом Петергофе в 1961—62 гг. В лаборатории тля воспитывалась на листьях капусты под полиэтиленовыми изоляторами; лист менялся через 2—4 дня. В природе опыты велись на растениях в вегетационных сосудах при естественном освещении и укороченном дне (12 час. света в сутки: с 9 до 21 часа). Растения менялись один раз в месяц.

**Экспериментальная часть.** В 1961 г. работа велась с двумя географическими расами капустной тли: ленинградской и сухумской. Исходным материалом были партеногенетические самки, собранные в мае. Культура была размножена в лабораторных условиях при температуре 18° и круглосуточном освещении, после чего были поставлены полевые и лабораторные опыты.

С конца июля (23—25) по 35 и 50 партеногенетических самок обеих рас были пересажены на растения под изоляторы и перенесены в природные условия. Обе географические расы в августе и начале сентября размножались только партеногенетически. Интересно отметить, что погодные условия Ленинградской области не угнетали развития сухумской тли. Она размножалась даже интенсивнее, чем местная. Кроме того, ленинградская раса сильно заражалась паразитом афидиусом, а сухумская оставалась абсолютно чистой, несмотря на сходные условия воспитания. Массовое появление крылатых партеногенетических особей у обеих рас было зарегистрировано в августе и начале октября.

Появление обоеполого поколения и первых диапаузирующих яиц у ленинградской расы было отмечено со второй декады сентября, т. е. в обычный для этой местности срок. С октября партеногенетическое размножение ленинградской расы прекратилось и появлялись только особи обоеполого яйцекладущего поколения. Яйцекладка закончилась в начале ноября.

Вскрытие последних особей ленинградской расы, взятых 3—4 ноября из природных серий, показало, что все эти, уже погибающие экземпляры были яйцекладущими самками. Характерно, что тенденция к образованию обоеполого поколения окончательно определилась у всех особей ленинградской расы уже с третьей декады сентября. Так, колония партеногенетических самок, перенесенная 24 сентября из природных условий в помещение с постоянной температурой 18° и круглосуточным освещением, дала только обоеполое потомство, отложившее зимующие, диапаузирующие яйца.

Таким образом, в 1961 г. у ленинградской расы проявилась нормальная реакция на комплекс осенних условий и, в частности, на сокращение дня. Партеногенетических особей к зиме у нее не осталось.

Совершенно иначе вела себя сухумская раса. В течение всего сен-

тября и октября она продолжала размножаться только партеногенетически, хотя наступившее изменение условий—сокращение длины дня и понижение температуры—казалось бы должно было привести к появлению полоносок, а затем и полового поколения. Это не наступило даже в ноябре. При вскрытии большого числа (136) сухумских тлей 3—4 ноября (одновременно с остатками ленинградской) были обнаружены только партеногенетические самки, содержавшие много развитых зародышей; ни одной полоноски и яйцекладущей среди них не было. В колониях, перенесенных осенью в лабораторию, с температурой 18° и круглосуточным освещением продолжалось, в отличие от ленинградской расы, интенсивное партеногенетическое размножение. В результате, к моменту наступления значительных морозов, которые достигли 9—11 ноября —10°, сухумская раса состояла только из девственниц, т. е. оказалась неподготовленной к зимовке, и погибла. Невозможность зимовки партеногенетических самок подтвердилась и опытом, в котором 20 особей сухумской расы на растении были перенесены из лабораторных условий (18° и непрерывный свет) в естественные, где температура колебалась от 0 до —5°, а длина дня составляла 11 час. На 11—13 день все они погибли, не дав полового поколения.

Таким образом, в 1961 г. в природных условиях ленинградская раса дала 100% диапаузу, а сухумская развивалась только партеногенетически, не образуя способных к зимовке яиц. Это показывает, что исследованные географические расы глубоко различны по типу жизненного цикла и реакциям на внешние условия.

Однако опыты, проведенные в полевых условиях, не позволяют еще решить вопрос о физиологической основе этих различий. Может быть предложено два объяснения полученных результатов: 1) сухумская раса капустной тли отличается от ленинградской тем, что требует для формирования обоуполого поколения гораздо более короткого дня. Необходимые для нее световые условия в Ленинградской области наступают слишком поздно, не ранее ноября, когда температура становится уже отрицательной; 2) сухумская раса является наследственно аномоциклической, полностью утратившей обоуполое поколение и способность реагировать на сезонные изменения длины дня.

Как показывают результаты, полученные в 1961 г. в лабораторных опытах с сухумской расой тли и полевые наблюдения над ее зимовкой на Черноморском побережье Кавказа, правильно второе из этих объяснений.

25 августа были заложены опыты в фототермостатных камерах при различной длине дня (от 12 до 24 час. света в сутки с промежутком между вариантами в 2—4 час.), на фоне постоянных температур 18 и 25°; кроме того тли содержались в двух световых режимах—12 и 24 час. света в сутки при температуре 10 и 15°. Наблюдения за этими сериями велись до 21 декабря, т. е. более 200 дней. Этот срок значительно больше необходимого по данным Бонмезона [5] и Лиса [8] для формирования обоуполого поколения. Поэтому можно было ожидать, что реакция

на фотопериод проявится и в определенных условиях будет получено обоеполое потомство.

Наблюдения показали однако, что во всех испытанных условиях тли размножались только партеногенетически. Полное отсутствие обоеполого поколения, даже при длительном воспитании в условиях короткого дня и низкой температуры, позволяет заключить, что сухумская раса капустной тли является наследственно аномоциклической. С экологической стороны важно, что с потерей фотопериодической реакции и обоеполого поколения такие расы тли лишаются способности давать морозостойкие зимующие стадии и должны развиваться непрерывно.

С целью выяснения вопроса о зимующей стадии сухумской расы капустной тли, в конце декабря 1961 г. в Сухуми и Адлере были проведены специальные полевые обследования. Зимующие яйца на капусте ни разу не были обнаружены, а все тли в пробах оказались партеногенетическими. Это окончательно убеждает в неполноциклости местной расы.

Такой тип цикла свойственен однако не всем южным расам капустной тли. Сравнение с развитием капустной тли в других южных районах показывает, что аномоциклическая представляет собой адаптацию не к световым особенностям низких широт, а к особенностям субтропического климата Черноморского побережья Кавказа с его очень мягкими зимами, допускающими круглогодичную вегетацию кормового растения и непрерывное размножение тли. В Армении, расположенной значительно южнее Сухуми, но отличающейся резко-континентальным климатом и относительно холодными зимами, цикл развития капустной тли полностью сохраняется. При обследовании в декабре—январе 1961—62 гг. в Ереване в природе нами были собраны диапаузирующие яйца на оставшихся листьях и кочерыжках капусты, а партеногенетические самки не были обнаружены. Интересно, что в Туркмении обоеполое поколение сохраняется лишь частично. Так, в материале, присланном М. Ф. Ломовой из Ашхабада в начале февраля оказались как зимующие яйца, так и значительное число девственниц. На зимовку капустной тли в различных состояниях указывает и Бонмезон [5] для окрестностей Парижа.

Следующая серия полевых опытов была проведена летом 1962 г. Кроме ленинградской и сухумской были использованы еще две географические расы—армянская и белгородская, заведомо имеющие полные циклы.

Яйца белгородской и ленинградской рас были собраны в природе в ноябре 1961 г., а армянской—в январе 1962 г. Из реактивированных в холодильнике яиц этих трех рас капустной тли в конце апреля были получены основательницы, давшие начало ряду партеногенетических поколений, развивавшихся в лаборатории при температуре 20° и естественном освещении, которые впоследствии были использованы в опытах.

Опыты в природе были поставлены 27 июля в двух вариантах: а) в условиях естественного освещения по две повторности и б) в условиях искусственно укороченного дня (12 час. света в сутки). Начальное число особей в каждой повторности было 10 партеногенетических самок. Если

сезонный ход развития этих трех полициклических рас капустной тли регулируется фото-термическими условиями, то следовало ожидать, что при естественном освещении сроки появления обоеполого поколения и диапаузирующих яиц у них будут различными. В условиях укороченного дня у всех географических рас, кроме сухумской, можно было ожидать более раннего появления полового поколения.

Лето 1962 г. в Ленинграде, по сравнению с 1961, было холодным и дождливым. Температура июля и августа была на 3° ниже средней многолетней. Осадки выпадали почти ежедневно. Несмотря на это размножение всех рас тли в течение лета шло успешно и были получены большие колонии. Зато в отношении сезонного цикла результаты оказались неожиданными.

В опытах с искусственно укороченным днем особи обоеполого поколения были обнаружены только в колониях двух более северных рас — ленинградской и белгородской, но в ничтожном числе, составляя лишь доли процента. Так, в больших (несколько сот особей) колониях ленинградской тли, в одной из повторностей опыта, было отложено всего 11 зимующих яиц (24 сентября), а в другой повторности обнаружено 7 яиц, отложенных очень поздно, 4 ноября.

У белгородской расы зимующих яиц было еще меньше — всего 4, отложенных 24 сентября. Основная масса тлей этих двух географических рас и все без исключения особи армянской и сухумской, размножались партеногенетически до 25 ноября, когда установилась отрицательная температура и выпал снег.

Столь же необычно вели себя тли в условиях естественной длины дня. В 1962 г. ни одна из испытываемых рас не дала обоеполого поколения и зимующих яиц, продолжая развиваться вплоть до наступления зимы только партеногенетически.

Отсутствие в 1962 г. полового поколения у ленинградской расы тли подтвердилось и при осмотрах капустных полей в октябре — ноябре в окрестностях Ленинграда. Вплоть до наступления устойчивых морозов здесь нигде не было найдено зимующих яиц. Все многочисленные колонии тлей состояли только из живородящих девственниц. Было вскрыто 2496 особей. Из них 306 оказались зараженными афидиусом, 1671 бескрылых и 519 крылатых партеногенетических самок с развитыми эмбрионами. Ни одной полоноски или яйцекладущей самки не обнаружено. Таким образом, нарушение у ленинградской расы нормального сезонного цикла не было следствием каких-то дефектов опыта, а результатом необычных погодных условий 1962 г.

Это явление трудно объяснить прямым влиянием низкой температуры на тлей, так как колонии ленинградской и всех других рас, перенесенные осенью в помещение с температурой 18° и естественным освещением, также не дали полового поколения. Очевидно, погодные условия действовали косвенно, изменив состояние кормового растения. Известно, что при избыточном увлажнении и низкой температуре осеннее созревание задерживается. Этот вопрос требует дальнейших исследований.

В связи с тем, что у ленинградской расы капустной тли сезонный цикл не всегда оказывается согласованным с условиями климата, возникает вопрос о ее происхождении. Возможно, что капустная тля здесь не является аборигенной, а проникла на север сравнительно недавно с расширением культуры крестоцветных и поэтому еще не вполне приспособилась к местным условиям. В пользу этого говорит приуроченность капустной тли к окультуренным участкам. В этом отношении она сходна с капустной белянкой *Pieris brassicae* L., также расширяющей свой ареал в северных районах по мере распространения культуры капусты [1].

### В ы в о д ы

1. Партеногенетические стадии капустной тли экологически пластичны; у разных географических рас тли они не обнаруживают заметных отличий в требованиях к температуре. Даже самые южные расы нормально размножаются в северных районах.

2. Сезонный цикл капустной тли очень неустойчив, и при изменении внешних условий половое поколение легко выпадает. Это может наблюдаться у всех географических рас, но легче происходит у более южных.

3. Неустойчивость сезонного цикла капустной тли может приводить, в зависимости от погодных условий лета и осени, к резким колебаниям запаса зимующих яиц. Это должно отразиться на численности популяции в следующем году.

4. В субтропических условиях, где возможно круглогодичное развитие, возникают аномоциклические расы, окончательно потерявшие способность производить обоеполое поколение.

5. Экологическое значение обоеполого поколения тлей определяется его связью с диапаузой яйца, как стадии, приспособленной к переживанию суровых, зимних условий. Аномоциклия тлей по своей экологической сущности соответствует бездиапаузным циклам других насекомых.

6. В регуляции обоеполого поколения капустной тли сезонные изменения длины дня играют меньшую роль, чем это принято считать в литературе [5]. Фотопериодическая реакция этого вида проявляется только на фоне комплекса других условий и в большой мере зависит от погодных условий и, судя по литературным данным, также от состояния кормового растения.

Зоологический институт  
АН АрмССР

Поступило 30.XII 1963 г

Տ. Կ. ՄԱՏԻՆՅԱՆ

ԿԱՂԱՄԻԻ ԼՎԻՃԻ *BREVICORYNE BRASSICAE* L. ԱՇԽԱՐՀԱԳՐԱԿԱՆ  
ՌԱՍԱՆԵՐԻ ՍԵՉՈՆԱՅԻՆ ՅԻԿՎԻ ԿԱՐԳԱՎՈՐՄԱՆ  
ՍՌԱՆՁՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Մեր նպատակն է եղել պարզել տարրեր աշխարհագրական գոտիներից վերցված կաղամբի լվիճի զարգացման սեզոնային ցիկլի կարգավորման առանձնահատկությունները

Փորձերը և դիտողութիւնները ցույց տվեցին, որ հետադրուած ոսսաները իրենց ցիկլի տիպով խորապես տարբերվում են միմյանցից: Նրանք տարբեր կերպ են հակազդում արտաքին պայմանների փոփոխութիւններին: Արտաքին պայմանների ազդեցութիւնը կաղամբի լվիճի սեզոնային ցիկլի վրա այնքան ուժեղ է, որ վերջինս կորցնում է ցիկլի մի մասը: Այսպես, Սուխումիի ոսսան, ի տարբերութիւն Լենինգրադի ոսսայի, լրիվ կորցնում է երկսեռ սերունդը, զրկվում է ձմեռող (դիապաուզող) ստադիա ձևավորելու ունակութիւնից և դարգանում է անընդհատ: Այդ երևույթը իղենտիկ է առանց դիապաուզայի դարգացող մյուս միջատների ցիկլերին:

Շնորհիվ Հայաստանի խիստ կոնտինենտալ կլիմայի, հայկական ոսսայի մոտ զարգացման ցիկլը լրիվ պահպանված է:

Կաղամբի լվիճի զարգացման ցիկլի անկայունութիւնը կարող է հանգեցնել ձմեռող ձվերի քանակի տատանմանը, որը կարող է ազդել այդ տեսակի հաջորդ տարվա քանակի վրա:

Կաղամբի լվիճի երկսեռ սերնդի ձևավորման դործում օրվա տևողութիւնը սեզոնային փոփոխութիւնը վճռական դեր չի խաղում:

Ուսումնասիրվող տեսակի մոտ ֆոտոպերիոդիկ ռեակցիան դրսևորվում է մյուս արտաքին պայմանների կոմպլեքսի ֆոնի վրա: Դրանք են՝ կլիմայական պայմանները և, հավանաբար, կերային բույսի վիճակը:

#### Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых, Изд. ЛГУ, 1961.
2. Попова А. А. Влияние кормового фактора на развитие и размножение тлей (на примере зеленой яблонной тли *Aphis pomi* Deg.). Автореферат дисс. канд. с/х н., Ленингр. с/х ин-т, Л., 1956.
3. Шапошников Г. Х. Короткохвостые тли и их связи с кормовыми растениями, Л., 1952.
4. Шапошников Г. Х. и Елисейев Э. И. Зоол. ж., 40, 2: 189—192, 1961.
5. Bonne maison L. Contribution à l'étude des facteurs provoquant l'apparition des formes ailées et sexuées chez les Aphidinae, Paris, 1—381, 1951.
6. Lal R. Indian J. Entomol., 17, 1:52—62, 1955.
7. Lees A. D. J. Ins. physiol., 3:92—117, 1959.
8. Lees A. D. J. Ins. physiol., 4:154—175, 1960.
9. Lees A. D. Aphid clocks, New Scientist, 11, 244:148—150, 1961.
10. Marcovitch S. Plants lice and light exposure, Science 58:537—538, 1923.
11. Shull A. F. Roux-Arch. Entw. Mech. 113:210—239, 1928.
12. Weismann L., Macko V., Fekete P. Biologické práce. Edicia sekcie biologických a lekarských vied slovenskej Akademie vied. VI/2. Bratislava, 1960.