

Т. К. МАТИНЯН

АДАПТАЦИИ СЕЗОННЫХ ЦИКЛОВ К ГЕОГРАФИЧЕСКИМ ИЗМЕНЕНИЯМ ДЛИНЫ ДНЯ И ТЕМПЕРАТУРЫ У КРЕСТОЦВЕТНЫХ БЕЛЯНОК (*PIERIS NAPI* L. и *PIERIS RAPAE* L.)

Развитие экспериментальных эколого-физиологических исследований за последнее время наряду с другими фактами выявило сильную дифференцировку географических популяций насекомых в отношении факторов, управляющих сезонным развитием [1, 3—8, 11]. Обнаруженная закономерность интересна не только в теоретическом отношении в связи с проблемой начальных этапов видовой дивергенции, но имеет непосредственное практическое значение, так как позволяет уточнить методы прогнозирования сроков развития и дает новый аспект проблеме расселения и акклиматизации насекомых. Хотя самый факт географической изменчивости физиологических признаков установлен уже для значительного числа видов, но анализ для практического использования этих данных дан в единичных случаях.

Белянки (*P. napi* L. и *P. rapae* L.) являются очень удобным объектом для исследования этих вопросов в связи с широким ареалом и экологической пластичностью.

Задачей настоящей работы было: а) детальное исследование характера эколого-физиологической адаптации разных географических популяций белянок к влиянию основных климатических факторов (света и температуры); б) анализ на этой основе фенологии белянок в разных широтных зонах; в) изучение причин сезонной и географической изменчивости в окраске и внешних признаках бабочек.

Материал и методика. Работа была начата в 1962 г. Объектом исследований послужили ленинградская, белгородская и сухумская популяции брюквенной и репной белянок. Опыты проводились в фототермостатированных камерах. Гусеницы с первого дня отрождения воспитывались в стеклянных банках по 50 особей в варианте. Влажность в банках составляла около 100%. Кормом служили листья капусты и геспериса. Корм менялся ежедневно. Работа проводилась в лаборатории Петергофского биологического института.

Экспериментальная часть. Для выяснения роли фотопериодических условий в регуляции жизненного цикла, гусеницы трех популяций *P. napi* L. воспитывались в условиях двух световых режимов: длинного (24 часа) дня и короткого (12 часов) при различной постоянной температуре.

Из полученных данных (табл. 1, рис. 1) видно, что диапауза определяется двумя факторами: температурой и светом.

Таблица 1

Влияние световых и температурных условий на возникновение диапаузы у *Pieris parī* L.

Длина дня в часах	Популяция	10°			18°			25°		
		количество особей в опыте	% диапа. особей	% развв. особей	количество особей в опыте	% диапа. особей	% развв. особей	количество особей в опыте	% диапа. особей	% развв. особей
Короткий день 12 часов	ленинградская	54	100	0	46	100	0	43	100	0
	белгородская	12	100	0	3	100	0	47	100	0
	сухумская	7	100	0	18	100	0	21	9,5	90,5
Длинный день 24 часа	ленинградская	51	90,2	9,8	43	0	100	52	28,8	71,2
	белгородская	13	7,7	92,3	49	0	100	63	0	100
	сухумская	9	0	100	19	0	100	27	0	100

На рис. 1 и табл. 1 обращает внимание то, что в условиях короткого дня реакция ленинградской и белгородской *P. parī* на температурные условия оказывается сходной. При температуре от 25° и ниже обе попу-

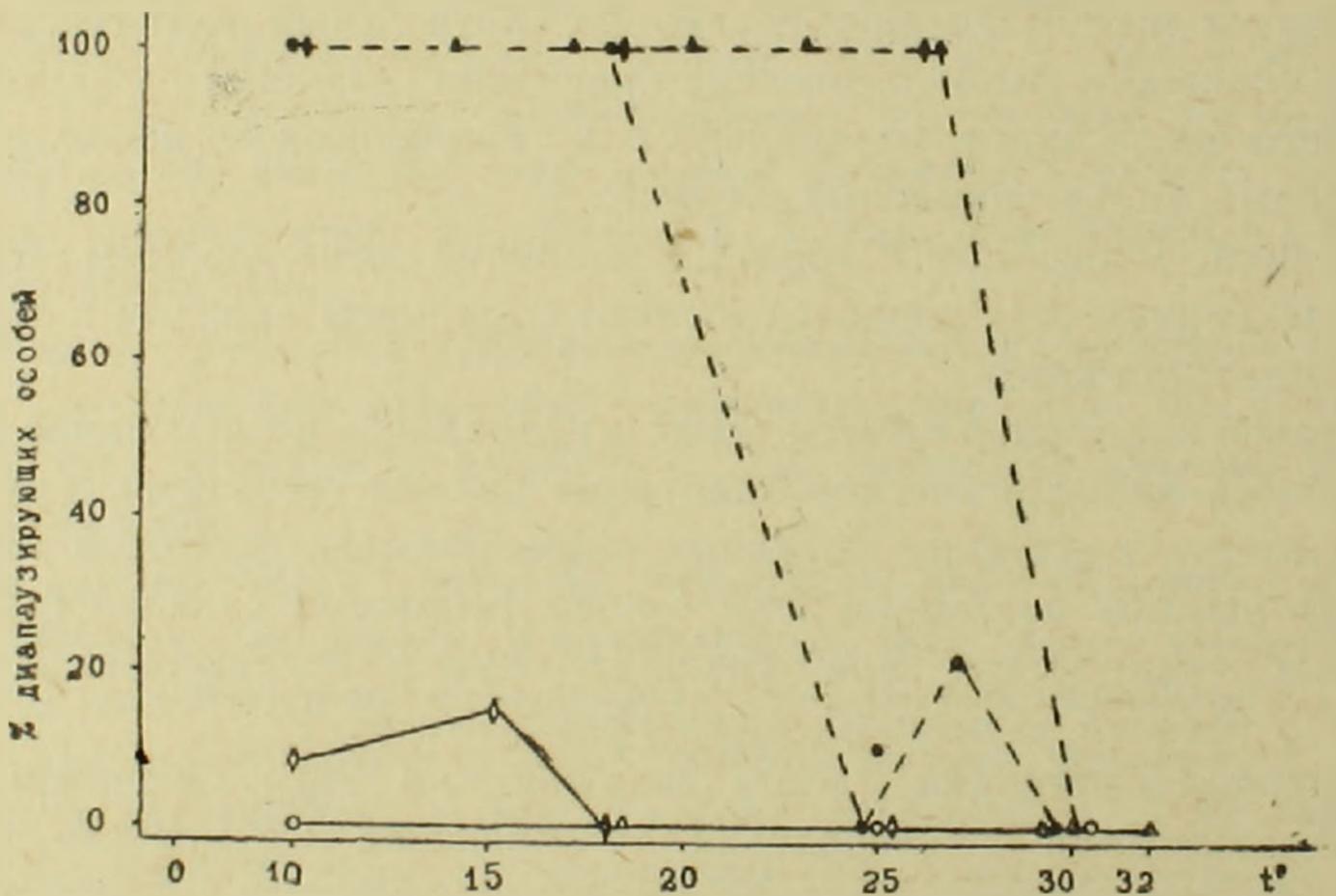


Рис. 1. Зависимость диапаузы куколок у географических популяций *P. parī* L. от температурных и световых условий во время развития гусениц. Пунктир — в условиях 12-часового освещения; сплошные линии — в условиях непрерывного освещения. Δ \blacktriangle — ленинградская популяция. \diamond \blacklozenge — белгородская популяция, \circ \bullet — сухумская популяция.

ляции дают только диапаузирующих куколок, а при 30° — почти исключительно развивающихся. Южная сухумская значительно отличается от них. Для нее температура выше 18° даже в условиях короткого дня подавляет формирование диапаузы и вызывает активное развитие. В условиях длинного дня соотношение между этими популяциями несколько иное. У ленинградской понижение температуры сильно подавляет эф-

эффект длинного дня и ведет к возрастанию процента диапаузирующих особей. А в условиях температуры ниже 15° все особи диапаузируют. У сухумской популяции эффект длинного дня настолько силен, что его не удается подавить пониженной температурой и даже в условиях 10° все куколки развиваются без диапаузы. Белгородская Р. парі в этом отношении ближе к сухумской, чем к ленинградской; у нее незначительный процент (15,4) диапаузирующих особей появляется лишь при 15° .

Уже эти данные показывают наличие у Р. парі четкой географической дифференцировки. Крайние положения по температурным порогам формирования диапаузы занимают ленинградская и сухумская популяции, а белгородская — промежуточное.

Для анализа фенологии необходимо иметь более полную картину фотопериодической реакции и определить критическую длину дня в разных температурных условиях. С этой целью в качестве фона были взяты температуры 18° и 25° , близкие к средней температуре летних месяцев для двух крайних популяций.

Фотопериодическая реакция в условиях 18° проявилась у всех популяций очень четко (рис. 2). Так же четко выражены различия между

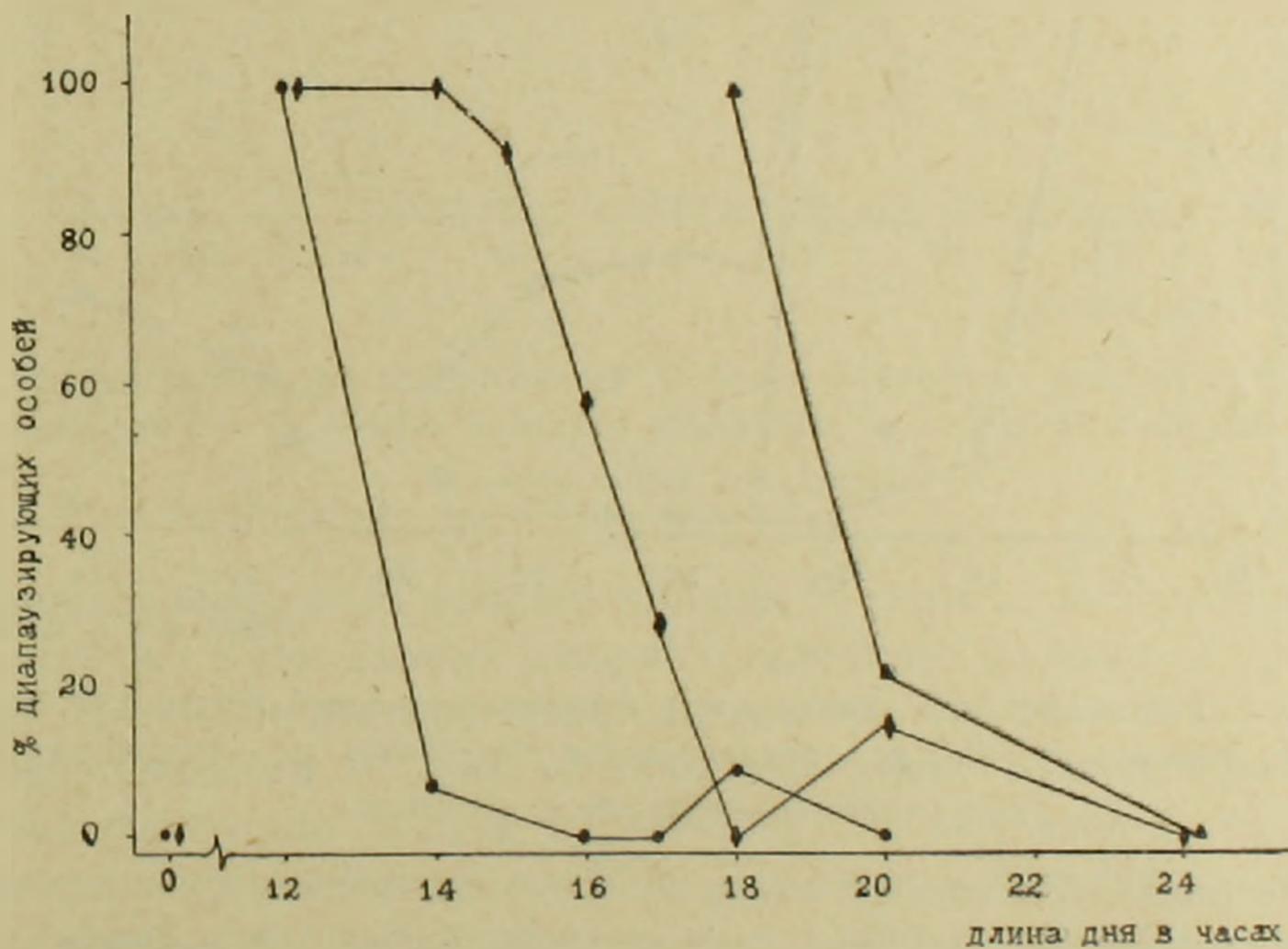


Рис. 2. Географическая изменчивость фотопериодической реакции Р. парі L. Температура 18° . ▲ — ленинградская популяция. ◆ — белгородская популяция. ⊙ — сухумская популяция.

географическими популяциями. У наиболее северной ленинградской популяции при развитии в условиях дня короче 18 час. наблюдается 100% диапауза. При более длинном дне процент диапаузы резко снижается. Так, при длительности освещения равной 20 час. диапаузируют около 20% особей, а при круглосуточном освещении диапауза достигает минимума или полностью отсутствует. Критическая длина дня, вызывающая диапаузу у 50% особей, для ленинградской равна 19 час. 30 мин.

Фотопериодическая кривая для белгородской популяции имеет тот же тип, что и у ленинградской, но сдвинутый примерно на 3 часа в сторону короткого дня. 100% диапауза формируется при 14-часовом дне, а 50% — при 16 час. 30 мин.

Для сухумской популяции фотопериодическая кривая сдвинута еще далее. Чтобы вызвать диапаузу у всех куколок необходим очень короткий день — около 12 час., так как при развитии гусениц в условиях 14-часового дня куколки не диапаузируют. Критическая длина дня по сравнению с белгородской популяцией сдвинута на 3 часа и составляет 13 час.

В условиях 25° наблюдается иное соотношение реакции у исследованных популяций (рис. 3). У всех популяций критический порог сдвигается в сторону более короткого дня, но в разной степени.

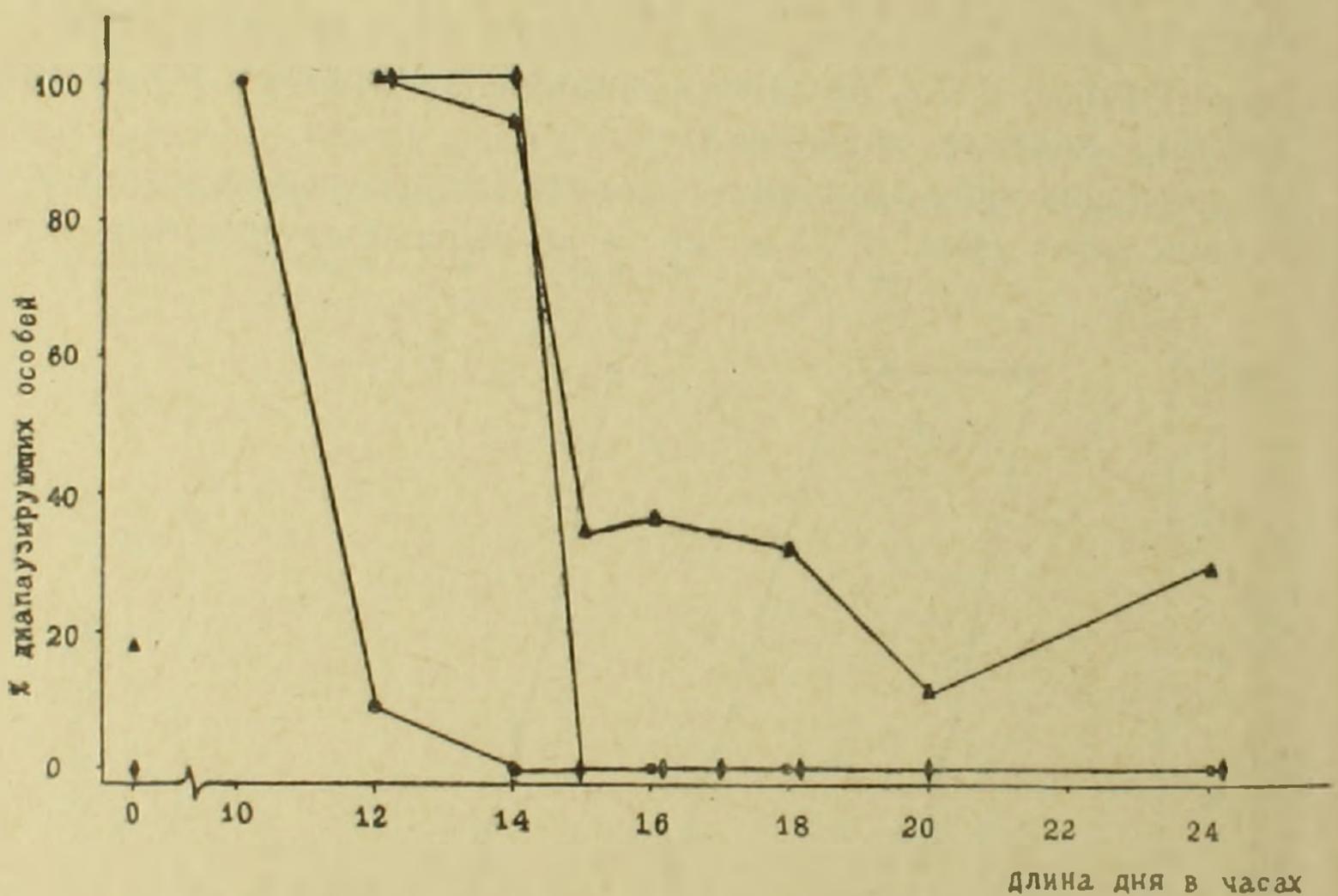


Рис. 3. Географическая изменчивость фотопериодической реакции *P. parvulus* L. Температура 25°. ▲ — ленинградская популяция. ◆ — белгородская популяция. ● — сухумская популяция.

Своеобразный характер имеет фотопериодическая кривая у ленинградской популяции. Процент диапаузирующих особей приближается к 100 при 14 час. При более длинном дне (15 час.) он резко снижается до 33,4%, но в дальнейшем увеличение длины дня лишь постепенно увеличивает процент развивающихся особей. У белгородской перелом приходится на те же часы, что и при 18°, но уже при 15 час. идет полное развитие. Критический порог равен 14 час. 30 мин. Сухумская популяция заметно отличается по реакции на длину дня от предыдущих и 100% диапаузирующих особей отмечается лишь при 10-часовом дне, снижаясь до 9,5% при 12 час. Примерно те же соотношения сохраняются между популяциями и при длинном дне.

Тип географической изменчивости фототермических реакций, наблюдаемый у *P. parі*, по своему направлению близок к обнаруженному у *Agropyta gumicis* L. и *Barathra brassicae* L., но резко отличается от установленного для *Pieris brassicae* L., у которой значительная территория внутри ареала занята однотипной расой с критической длиной дня 15 час. для Ленинградской, Белгородской и Брестской областей [6].

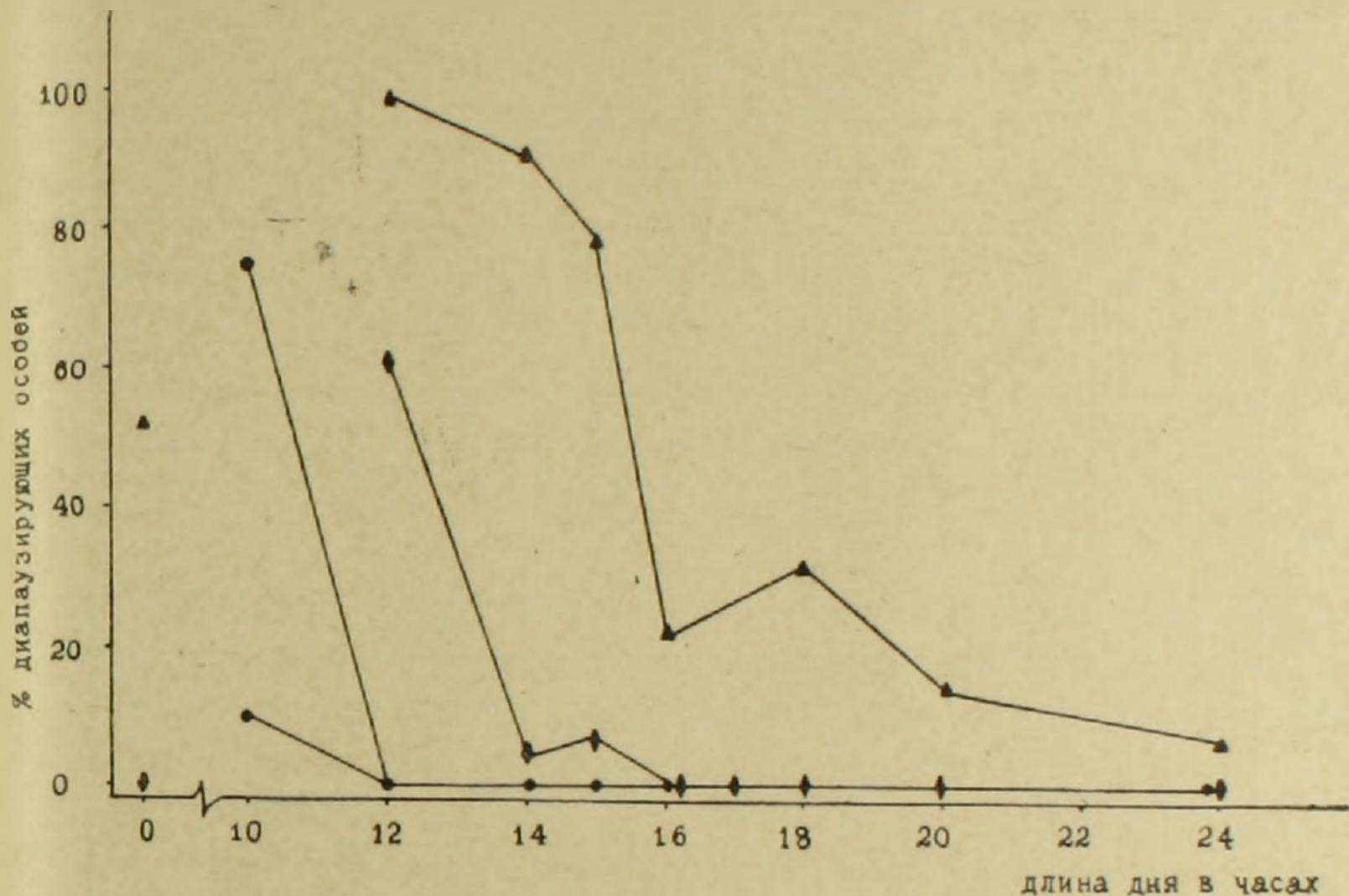


Рис. 4. Географическая изменчивость фотопериодической реакции *P. gaeae* L. Температура 25°. ▲ — ленинградская популяция, ◆ — белгородская популяция, ● — сухумская популяция.

Фотопериодическая реакция репницы *P. gaeae* L. исследована менее полно, однако и эти данные говорят о заметной разнице с реакцией *P. parі*. На рис. 4 приведены результаты опытов, полученные при 25°. Для ленинградской *P. gaeae* критический порог оказался близким к установленному для *P. parі*, но даже при 12 час. количество диапаузирующих особей не достигало 100%. Это не случайно, так как у других более южных популяций тенденция к диапаузе ослаблена еще сильнее. Критические пороги различны у всех популяций. Белгородская занимает также промежуточное положение между двумя другими. У сухумской диапаузирующие особи появляются лишь при 10 час. и процент диапаузирующих особей сильно варьирует. Это говорит о слабой фотопериодической реакции, которая легко снимается высокими температурами.

Данные по влиянию температуры на длительность и скорость развития полного цикла ленинградской *P. parі* изображены на рис. 5. Исходя из скоростей развития определен нижний температурный порог развития, равный 7,5°. Сумма эффективных температур, нужная для развития ленинградской *P. parі* при пороге 7,5°, составляет в интервале температур от 14 до 32°C, около 425 гр./дней. Данные по длитель-

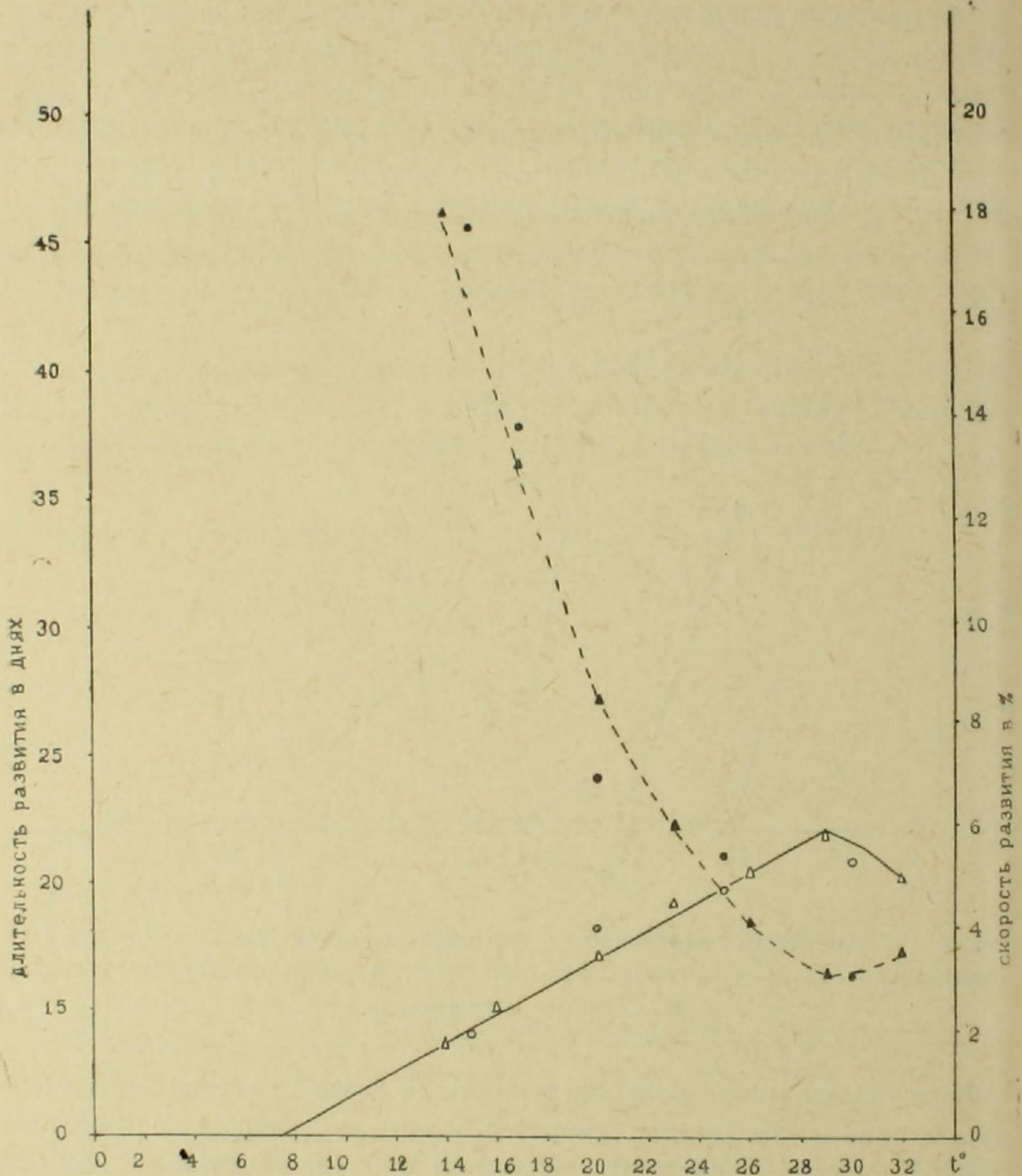


Рис. 5. Влияние температуры на длительность развития *P. parvulus*. Пунктир — скорость (в % за сутки); сплошная линия — длительность развития в днях. Δ \blacktriangle — данные А. С. Данилевского. \circ \bullet — наши данные.

ности развития всего цикла и отдельных стадий для географических популяций приведены в табл. 2.

Принципиальных различий в сроках развития у разных географических популяций как для общего цикла, так и для отдельных стадий нет. Длительность развития у ленинградской несколько дольше, однако это не может иметь приспособительного характера. Так как в основном характер реакции на температуру сохраняется у всех географических популяций, то можно считать, что сумма эффективных температур и пороги развития являются видовым признаком и, следовательно, фенологические расчеты для разных зон можно вести по сумме эффективных температур, подсчитанной для ленинградской популяции. Из получен

Таблица 2

Влияние температуры на длительность развития географических популяций
P. parī L.

Популяция	Стадия развития	30°	25°	18°
		длительность развития в днях ср. (мин.—макс.)		
Ленинградская Белгородская Сухумская	Весь цикл	16,2 (15,4—17,0)	23,1 (20,1—32,3)	30,3 (30,1—30,6)
		14,5 (14,5—14,6)	23,1 (20,1—25,7)	30,4 (28,6—31,4)
		—	23,4 (20,1—27,6)	28,2 (23,1—34,6)
Ленинградская Белгородская Сухумская	Гусеницы	10,9 (8,5—12,1)	15,5 (14,0—18,0)	21,9 (20,1—25,7)
		8,6 (8,3—9,0)	15,7 (11,4—18,6)	20,3 (17,0—22,6)
		—	14,5 (11,7—20,0)	19,2 (17,3—23,9)
Ленинградская Белгородская Сухумская	Куколки	5,6 (4,2—8,5)	7,6 (6,8—8,4)	10,3 (10,1—10,5)
		5,9 (5,5—6,3)	7,4 (5,8—8,8)	10,1 (8,7—10,2)
		—	8,8 (7,5—10,4)	9,1 (6,0—11,2)

ных данных видно, что у белянок внутривидовая географическая изменчивость сильно проявляется только в фотопериодической и температурной реакциях, определяющих возникновение диапаузы. Вместе с тем, реакция на температуру при развитии активных стадий оказалась относительно постоянным видовым признаком. Была сделана попытка оценить адаптивное значение этих особенностей и возможность использовать полученные эколого-физиологические показатели для расшифровки фенологии белянок в разных климатических зонах. Это важно для обоснования методики фенологического анализа и прогнозирования.

У всех полициклических видов насекомых число поколений к югу увеличивается. Этот факт известен и для белянок. Однако исчерпывающих материалов по фенологии этих видов в разных географических пунктах в литературе нет, за исключением сравнительно полных данных для ленинградской популяции *P. parī* [6]. Сведения, которые нам удалось собрать для других географических популяций, хотя и недостаточно полны, но все же позволяют наметить схему зональных изменений фенологии этого вида, с которой можно сравнивать результаты подсчетов, проведенных на основании экспериментальных показателей.

На рис. 6 показана теоретически рассчитанная длительность периода развития, возможное число генераций и время наступления диапаузы у *P. parī* в разных географических зонах. Методика расчетов заключалась в следующем. Так как реакция активных стадий на температуру является довольно постоянным видовым признаком, то для расчета сроков развития и числа поколений в разных зонах была взята определенная для ленинградской *P. parī* средняя сумма эффективных температур, равная 425 гр./дней. Она сопоставлялась с сезонным ходом температурных условий в разных пунктах. Хотя использованные при этом данные стандартной метеорологической сети не вполне соответствуют температуре в местах обитания белянок, но в летнее время отличаются от них не-

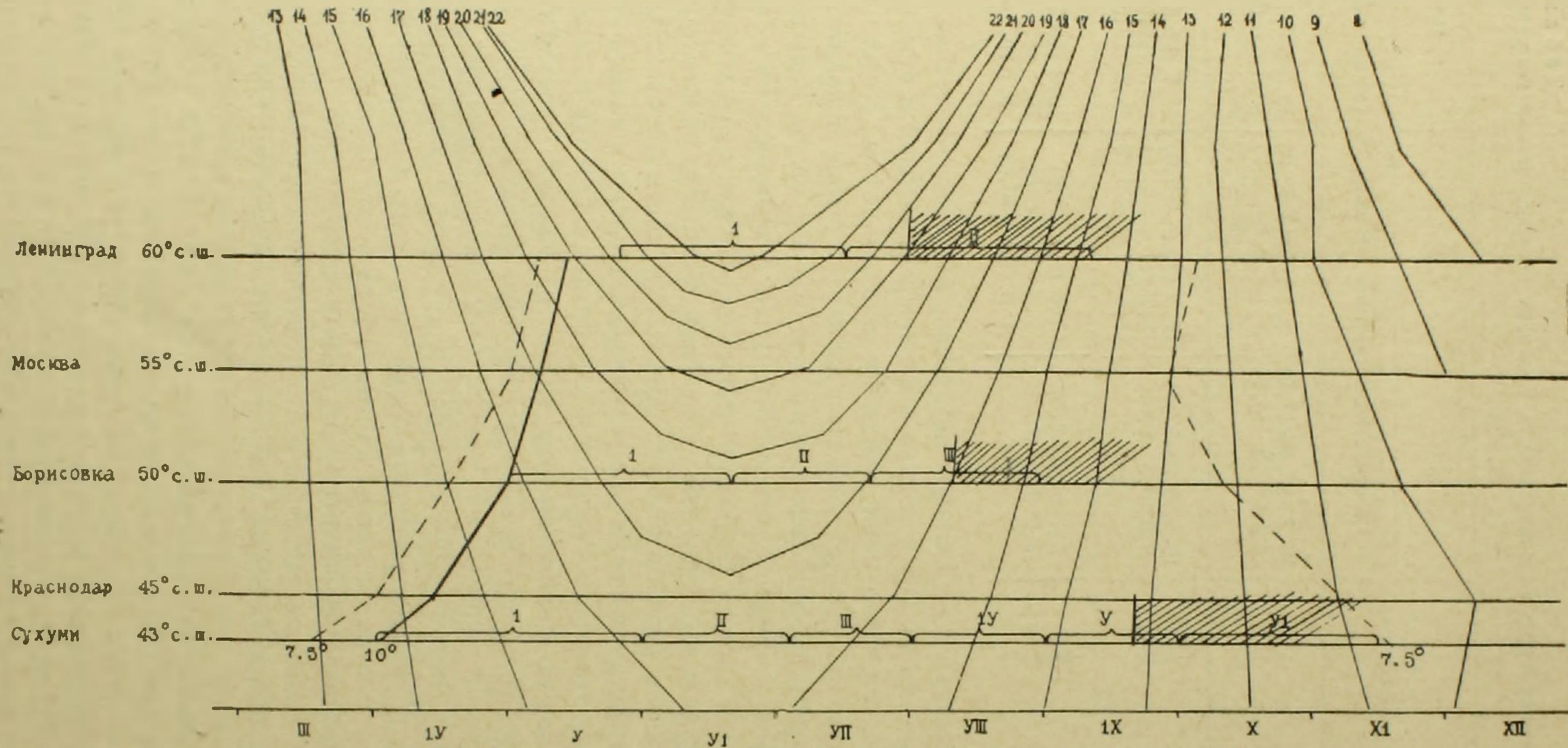


Рис. 6. Связь фенологии *P. parvulus* L. в разных природных пунктах с широтными изменениями длины дня. Система кривых — изменение продолжительности дня; римские цифры — поколения; штриховка — период с длиной дня, вызывающей диапаузу; пунктир — границы периода с температурой выше 7,5°C; жирная линия — граница периода с температурой выше 10°C.

значительно. Весной и осенью, когда ночью регулярно наблюдаются падения температуры ниже пороговой для развития, среднесуточные метеорологические данные дают уменьшенное значение эффективных температур, так как не учитываются нагревы, за счет которых может идти развитие. Поэтому в качестве исходной точки для расчетов была взята не дата наступления эффективной температуры, а дата выхода бабочек из перезимовавших куколок. Наблюдения в природе показали, что она повсеместно близко связана с наступлением среднесуточной температуры 10° .

Срок наступления диапаузы определялся, исходя из экспериментально установленного критического фотопериода для соответствующей популяции и уровня температуры. Длина дня в природе взята с учетом периода так называемых «гражданских сумерек» [9], так как фотопериодическая реакция насекомых протекает даже при очень низкой освещенности.

Перейдем к сравнению полученной теоретической схемы с ходом сезонного развития *P. parvi* в разных пунктах. В Ленинграде сумма эффективных температур для *P. parvi* составляет 925 гр./дней, что достаточно для развития в течение вегетационного периода двух поколений. Бабочки появляются во второй декаде мая, а учитывая период их созревания, яйцекладку следует ожидать с 25 мая. Для развития первого поколения требуется около 50 дней. Так как длина дня в период развития гусениц превышает пороговую для возникновения диапаузы, то начало появления бабочек второго поколения нужно ожидать в середине июля. Второе поколение по ходу температурных условий должно развиваться с третьей декады июля до октября. Развитие большинства гусениц этого поколения совпадает с условиями длины дня короче 19 час. и температуры ниже 17° , что должно вызвать диапаузу подавляющей части особей. Только за счет самых ранних гусениц в теплые годы могут наблюдаться единичные недиапаузирующие куколки и вылет бабочек третьего поколения.

Фенологические наблюдения, проведенные в Ленинградской области, показывают близкое совпадение с этими расчетами. В Ленинграде *P. parvi* дает всегда два поколения, а в исключительно теплые годы в сентябре появляются единичные бабочки третьего поколения, которые не оставляют потомства. Фактические сроки появления бабочек второго поколения иногда несколько сдвигаются по сравнению с расчетами, но не более чем на пятидневку. У ленинградской *P. parvi* уже в первом поколении обычно наблюдается диапауза некоторой части куколок. Процент диапаузирующих особей сильно варьирует, достигая 40—60% [6], но иногда развиваются все особи. Это вполне согласуется с фотопериодической кривой, полученной в лабораторных условиях.

В Белгородской области (Борисовка) сумма эффективных температур составляет 1400 гр./дней и возможный период развития длится с первых чисел мая по начало октября. За это время может развиваться три полных поколения. На развитие первого поколения, вследствие невысокой температуры весной, требуется 1,5 месяца; следующие два должны

развиваться значительно быстрее. Температурные и фотопериодические условия в течение первых двух поколений должны способствовать бездиапаузному развитию. В дальнейшем, с начала августа, вследствие сокращения длины дня и снижения температуры, нужно ожидать быстрого возрастания процента диапаузирующих, и все гусеницы, развивающиеся после 10 августа, будут давать только зимующих куколок.

В природных условиях наблюдаются небольшие отклонения от этой схемы. Лет и яйцекладка бабочек весеннего поколения приходятся на конец апреля—начало мая; бабочки второго поколения появляются с 20—25 июня, а третьего — с 22—24 июля. Первые два поколения развиваются без диапаузы и лишь в третьем куколки диапаузируют. Вследствие значительной продолжительности жизни бабочек и растянутой яйцекладки, к концу лета наблюдается частичное наложение или сближение поколений; поэтому зимующие куколки, по-видимому, могут формироваться за счет двух последних поколений и возможно частично четвертого.

В Сухуми период с эффективной температурой очень большой, продолжается с середины марта до начала декабря. По сумме эффективных температур (2460 гр./дней) максимально возможно до шести поколений. Первое развивается довольно долго. В течение же лета ожидаемая продолжительность развития одного поколения составляет менее одного месяца. Критический фотопериод (13 час. 30 мин. при 18°C) наступает в конце сентября, т. е. в конце пятого поколения, а следующее уже должно обязательно диапаузировать. Фактические наблюдения показывают, что первые бабочки появляются в марте и летают до начала мая. Второе поколение в 1962 году наблюдалось с 20 мая, третье — с середины июня. Дальнейшие поколения в природе трудно разграничить в силу неизбежно возникающего перекрывания и бабочки встречаются почти непрерывно до середины октября. Диапауза, по-видимому, формируется в пятом и шестом поколениях.

Проведенный анализ особенностей фотопериодической реакции показывает, что географические популяции *P. parі* оказываются хорошо приспособленными к климатическим условиям района обитания. В результате наследственных различий критического порога, диапауза в любой климатической зоне наступает только в последнем, возможном по температурным условиям, поколении, т. е. используется для развития весь период, обеспеченный эффективной температурой. Сильная географическая изменчивость фотопериодической реакции является причиной того, что на севере, несмотря на большую продолжительность дня, диапаузирующие куколки *P. parі* появляются календарно значительно раньше, чем на юге, что невозможно было бы объяснить, если бы реакция на длину дня была постоянным видовым признаком.

Соответствие теоретических и фактических величин при прогнозе и анализе фенологии наблюдается только в случаях, если расчеты строятся на эколого-физиологических показателях, специфических для местной популяции. Если же представить ход развития сухумской популя-

ции *P. parī* в естественных условиях Ленинграда, то легко обнаружить несоответствие ее реакции климатическим условиям этой зоны. Критическая для нее длина дня наступит лишь с конца сентября, когда температура слишком низка для развития, и поэтому перенесенная в Ленинград сухумская популяция в отличие от местной уйдет на зимовку в неподготовленном состоянии и, следовательно, не может здесь акклиматизироваться. Этот вывод подтвержден на ряде других видов опытом воспитания южных популяций в Ленинградской области [1, 4, 5, 8].

Менее ясен вопрос о возможности акклиматизации северных популяций на юге ареала. Теоретически следует ожидать, что ленинградская популяция *P. parī* в условиях южных широт с значительно более коротким днем должна очень рано, по-видимому, еще в первом поколении, впасть в диапаузу. С этой целью в 1963 г. был проведен небольшой опыт воспитания этой популяции в условиях Армении. Кладки были получены от бабочек, собранных в Ленинграде в конце мая и доставлены в Ереван. Гусеницы воспитывались в естественных условиях. Из-за эпизоотии большая часть их погибла и удалось получить лишь несколько куколок. Очень важно, однако, что все они оказались диапаузирующими и оставались в этом состоянии до наступления зимы, хотя температура в течение этого времени была очень высокой. Следовательно, северная популяция гораздо менее приспособлена к южным фотопериодическим условиям, чем местная. Вопрос о возможности акклиматизации северных популяций в южных условиях представляет большой интерес и заслуживает дальнейшего, более полного исследования.

Оба исследованных вида белянок отличаются большой изменчивостью внешних признаков, главным образом, окраски и рисунка крыльев. В литературе для *P. parī* описано несколько десятков цветовых форм [15, 16, 17], очень различных по своей природе и систематическому значению. Некоторые из них имеют определенную зонально-географическую приуроченность и иногда рассматриваются как подвиды (южная форма *meridionalis* H—R., горные формы *bruniae* и *adalwinda*). Другие представляют собой сезонные формы: *parī* и *paraeae*. Наконец, имеется множество форм невыясненной природы или представляющих индивидуальные отклонения — абберации. Картина усложняется тем, что некоторые из этих отклонений внешне исключительно сходны с близкими самостоятельными видами *P. gaeae* и *P. mannī*.

Внутривидовая изменчивость белянок представляет самостоятельный интерес с точки зрения внутривидовой систематики. Мы ограничимся лишь рассмотрением двух вопросов: во-первых, в какой мере изменчивость морфологических признаков связана с установленной внутривидовой изменчивостью эколого-физиологических реакций; во-вторых, насколько цветовая географическая и сезонная изменчивость зависят от прямого влияния внешних условий и, в частности, от температуры.

В природных условиях у всех популяций *P. parī* имеется как географическая, так и сезонная изменчивость. По внешним признакам существенных отличий между бабочками ленинградской и белгородской попу-

ляций нет. Весеннее поколение их относится к средне-европейскому типу *P. parī parī*, а летнее — к *P. parī paraeae*. Различия между этими сезонными формами вполне устойчивы.

У весеннего поколения окраска передних крыльев сверху белая с тонкими темными жилками, клиновидно опыленными темными чешуйками у наружного края крыла. У самцов имеется небольшое медио-кубитальное пятно, а у самок еще и кубито-анальное. Общий фон испода заднего крыла у обоих полов бледного зеленовато-желтого цвета с оливково-бурыми полосами по продольным жилкам. Степень темного опыления жилок в весеннем поколении варьирует слабо, темные полосы всегда доходят до края крыла.

Летнее поколение бабочек характеризуется несколько большими размерами. Окраска верхней поверхности передних крыльев как у самцов, так и у самок в общем светлее, чем у весенних, но общий тип рисунка сохраняется. Различия гораздо заметнее выражены в окраске испода заднего крыла, что и послужило причиной выделения сезонной формы *paraeae*. Фон более яркого желтого цвета, а зеленовато-бурое опыление вдоль жилок гораздо слабее, чем у весенних и полосы уже. Они развиты преимущественно по жилкам, образующим срединную ячейку. Хотя степень зеленовато-бурого опыления у бабочек летнего поколения сильно варьирует, однако даже у наиболее темно-окрашенных она слабее, чем у самых светлых весеннего поколения. «Летний» тип сохраняется до последнего поколения даже в случае вылета третьего у ленинградской или третьего—четвертого у белгородской.

Бабочки сухумской популяции значительно отличаются от предыдущих. В первом поколении у бабочек основание передних крыльев сверху интенсивно опылено темно-серым. На исподе крыльев оливково-бурое опыление вдоль жилок варьирует от слабого до очень сильно развитого. Основное отличие от предшествующих популяций заключается в том, что полосы вдоль жилок сильно размыты. Часто темное опыление настолько расплывчато и диффузно, что рисунок в виде продольных полос почти исчезает.

Бабочки летней генерации резко отличаются от весенних, и также от летнего поколения северных популяций. Они значительно крупнее весенних особей. Пятна на вершине и верхней поверхности передних крыльев большие, почти черные. Испод задних крыльев у обоих полов светло-желтый и почти лишен оливкового опыления. Никогда не бывает достаточно выраженных полос. Часто темное опыление настолько слабо, что бабочки становятся очень сходными с *P. garae* и отличить их можно лишь по отсутствию желтоватой окраски у основания срединной ячейки переднего крыла. Этот тип окраски сохраняется у бабочек всех летних и осенних поколений. Среди кавказских *P. parī* летом часто встречается своеобразная, очень крупная вариация *dubiosa*, описанная в свое время как форма *P. garae*. По внешним признакам сухумскую популяцию следует отнести к южному подвиду *P. parī meridionalis*.

Для выяснения степени морфологической обособленности географических популяций была исследована изменчивость генитальных структур. Эти признаки оказались очень устойчивыми. У самцов всех популяций, у горного подвида *P. parī byroniae* и формы *dubiosa* неизменно сохранялись типичные для *P. parī* строение тегумена и ункуса, с хорошо развитыми буграми в сочленовной области, которыми этот вид хорошо отличается от *P. гарае* и других видов белянок. У самок также не удалось установить географической изменчивости в строении характерной для этого вида зубчатой пластинки (*lamina dentata*) в копулятивной сумке, вагинальных лопастей и других генитальных структур.

Сравнивая географическую изменчивость морфологических и эколого-физиологических признаков *P. parī* можно видеть, что между ними отсутствует прямая связь. Если в эколого-физиологических реакциях три исследованных популяции дают последовательный географический ряд и белгородская занимает промежуточное положение между двумя другими, то в морфологических признаках соотношения иные. По типу окраски и ее сезонной изменчивости две северные популяции относятся к подвиду *P. parī parī*, а сухумская — к южному *P. parī meridionalis*. В строении гениталий географическая изменчивость не проявляется. Очевидно, что изменчивость морфологических и экологических признаков определяется различными механизмами.

Нами была сделана попытка выяснить природу наблюдающихся различий в окраске бабочек разных географических популяций *P. parī*. Известно, что окраска чешуекрылых в большой степени зависит от температуры во время развития куколок. Поэтому нами была поставлена серия температурных опытов с активными и диапаузирующими куколками *P. parī*. В табл. 3 приведены результаты в отношении окраски испода задних крыльев, которая, как мы видели, наиболее изменчива.

Таблица 3

Влияние температуры в период развития куколок на окраску испода задних крыльев бабочек *Pieris parī* L.

Температура в градусах	Ленинградская популяция				Белгородская популяция			
	активные		диапаузирующие		активные		диапаузирующие	
	количество особей	интенсивность окраски в баллах	количество особей	интенсивность окраски в баллах	количество особей	интенсивность окраски в баллах	количество особей	интенсивность окраски в баллах
32	16	2,3 (1—3)	—	—	—	—	—	—
30	15	2,7 (2—4)	10	5	17	1,9 (1—3)	—	—
25	20	2,7 (2—4)	10	5	5	3,6 (3—4)	—	—
18	24	3,0 (2—4)	15	5	7	3,0 (2—4)	15	4,7 (4—5)
15	14	3,3 (3—4)	—	—	5	3,1 (3—4)	—	—
10	5	4,0 (3—5)	—	—	—	—	—	—

Для удобства сравнения, степень развития темного пигмента вдоль жилок оценивалась по 5-балльной шкале (рис. 7—11). Единицей обозна-

чалось полное отсутствие темной пигментации или наличие одиночных рассеянных чешуи, не образующих продольных полос даже по основным жилкам. Это соответствует преобладающему типу окраски летних сухумских бабочек. Пятью баллами обозначалось сильное развитие пи

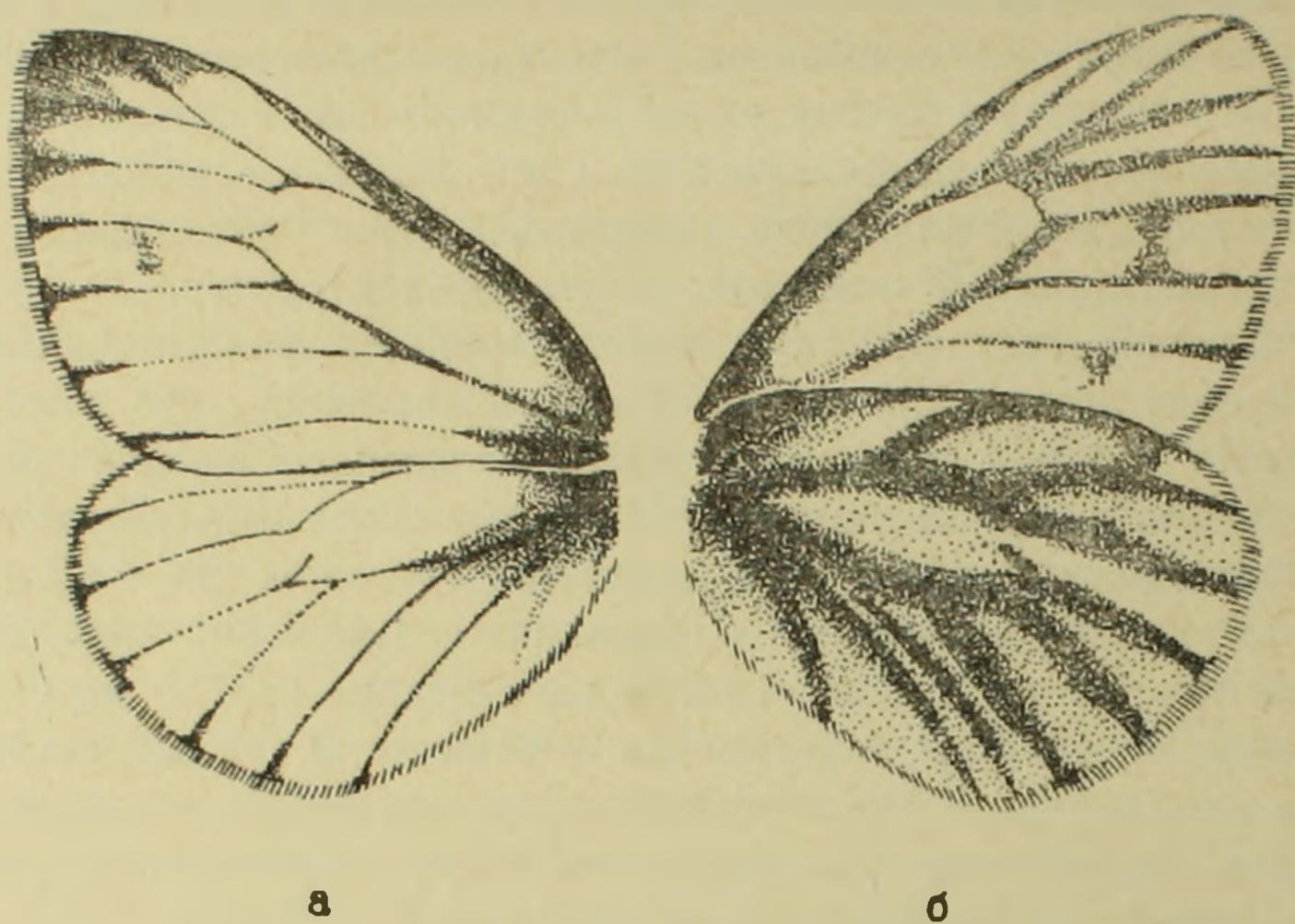


Рис. 7. Степень развития темного пигмента на крыльях *P. parī* L.—5 баллов: а — верхняя поверхность крыльев; б — испод крыльев.

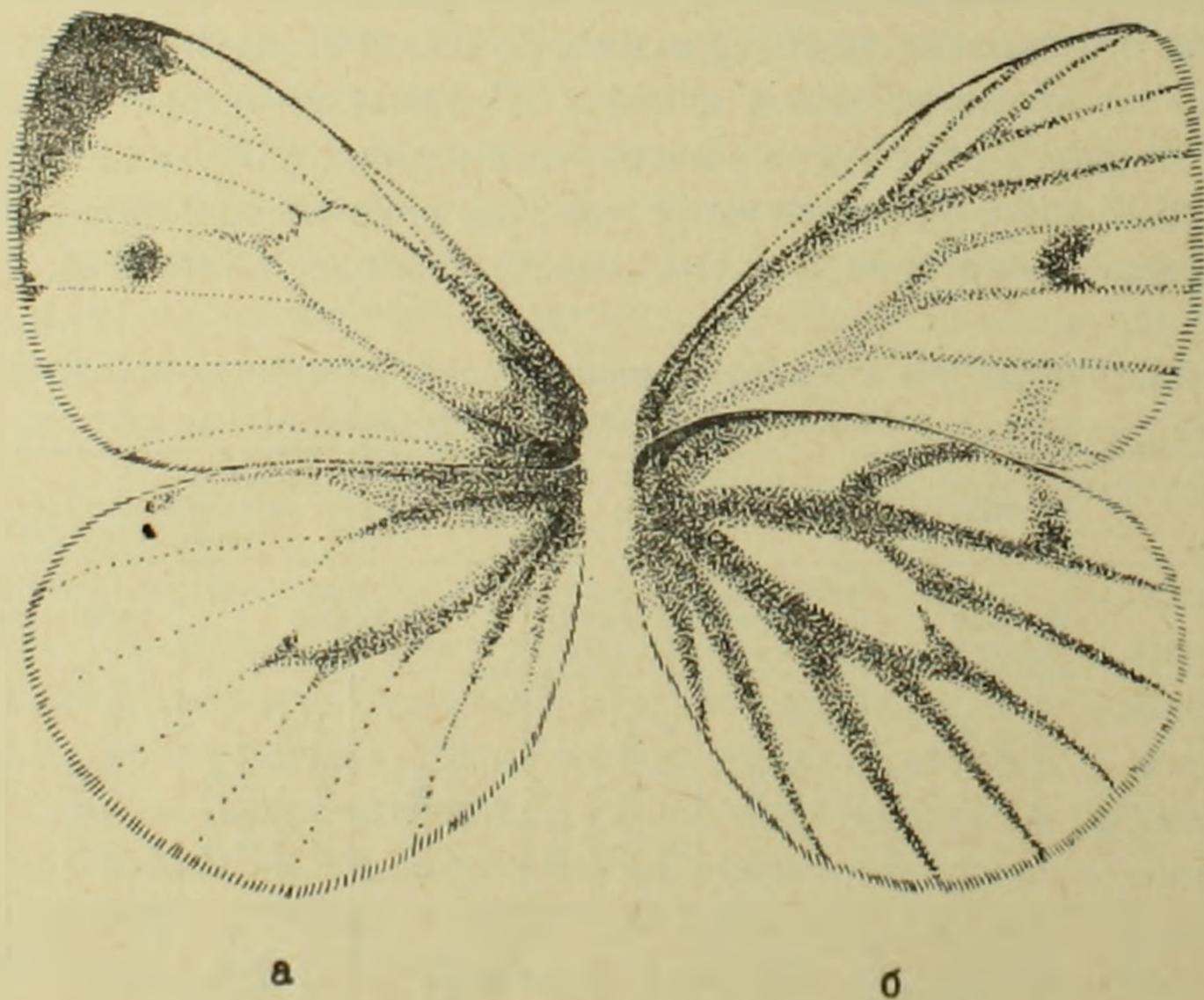


Рис. 8. Степень развития темного пигмента на крыльях *P. parī* L.—4 балла: а — верхняя поверхность крыльев; б — испод крыльев.

мента, образующего вдоль жилок четкие, широкие полосы, доходящие до края крыла, как у весенних бабочек ленинградской популяции. Окраска летних бабочек этой популяции соответствует, в среднем, индексу

В данной шкалы. Из опытов с недиапаузирующими (активными) куколками ленинградской популяции видно, что средний индекс пигментации закономерно понижается с повышением температуры, но зависимость не очень сильна. Только при развитии активных куколок при постоянной

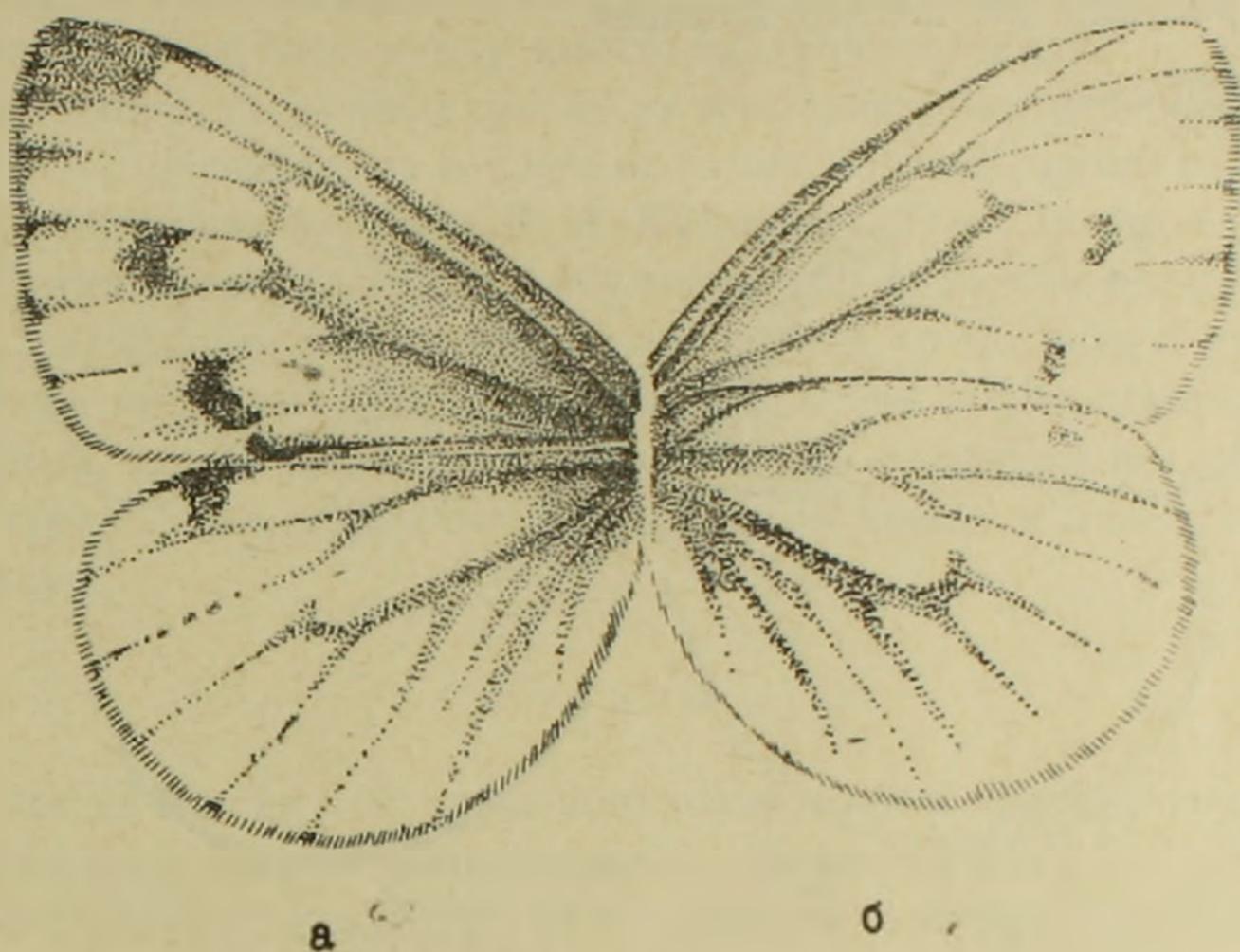


Рис. 9. Степень развития темного пигмента на крыльях *P. парі L.* — 3 балла: а — верхняя поверхность крыльев; б — испод крыльев.

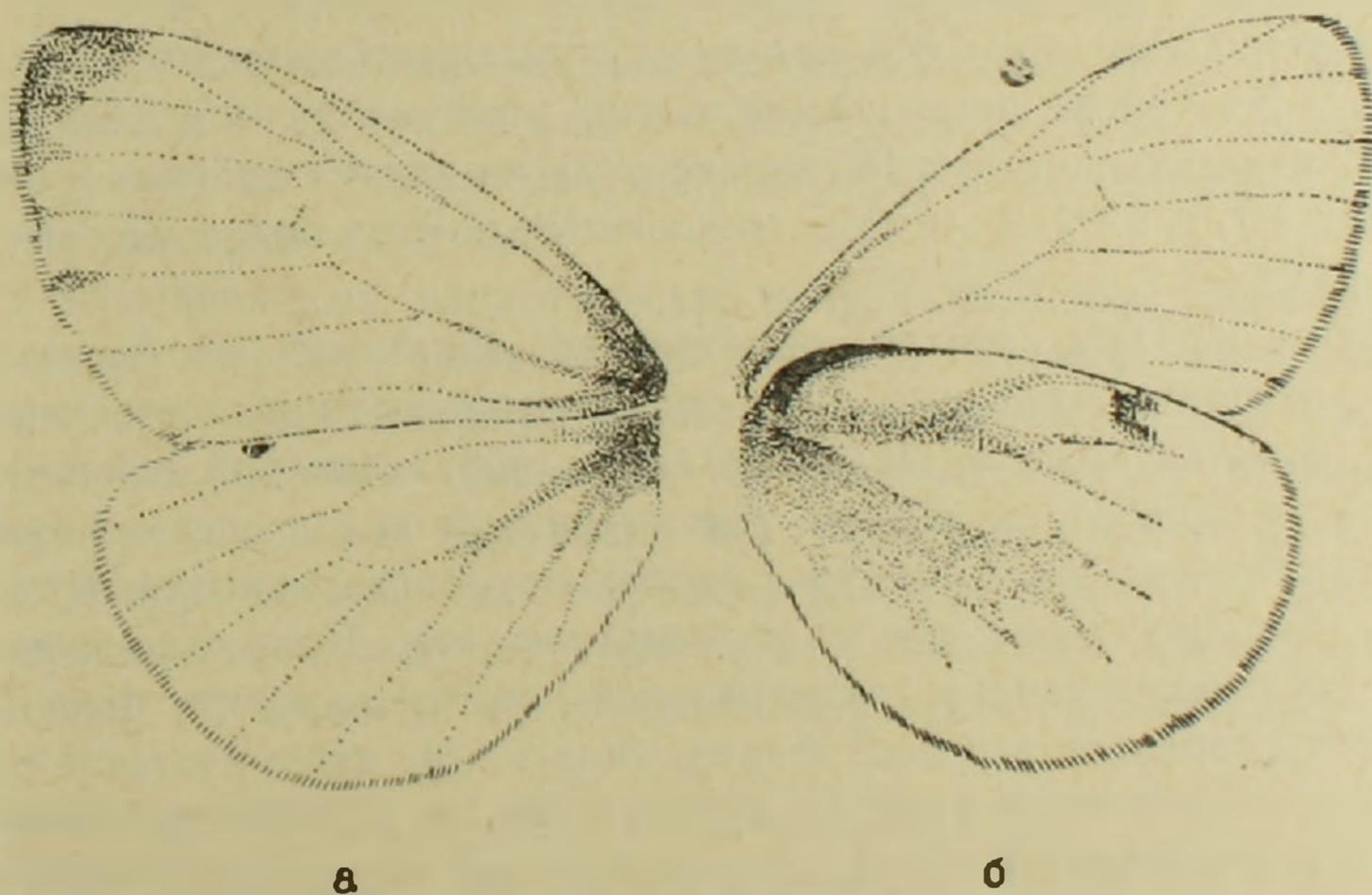


Рис. 10. Степень развития темного пигмента на крыльях *P. парі L.* — 2 балла: а — верхняя поверхность крыльев; б — испод крыльев.

температуре, близкой к порогу (10°), индекс окраски задних крыльев бабочек достигает 4, т. е. приближается к весенним. В средних условиях, т. е. при температуре от 15 до 30°C , в общем сохраняется летний тип окраски и лишь при крайне высокой температуре, уже угнетающей развитие (32°), пигментация ослаблена и у отдельных особей исчезает.

т. е. становится близкой к окраске летних сухумских бабочек. Та же зависимость наблюдается у активных куколок белгородской популяции, но, по-видимому, пигментация у нее подавляется высокой температурой несколько легче, чем у ленинградской и уже при 30° появляются особи с темного рисунка на исподе крыльев.

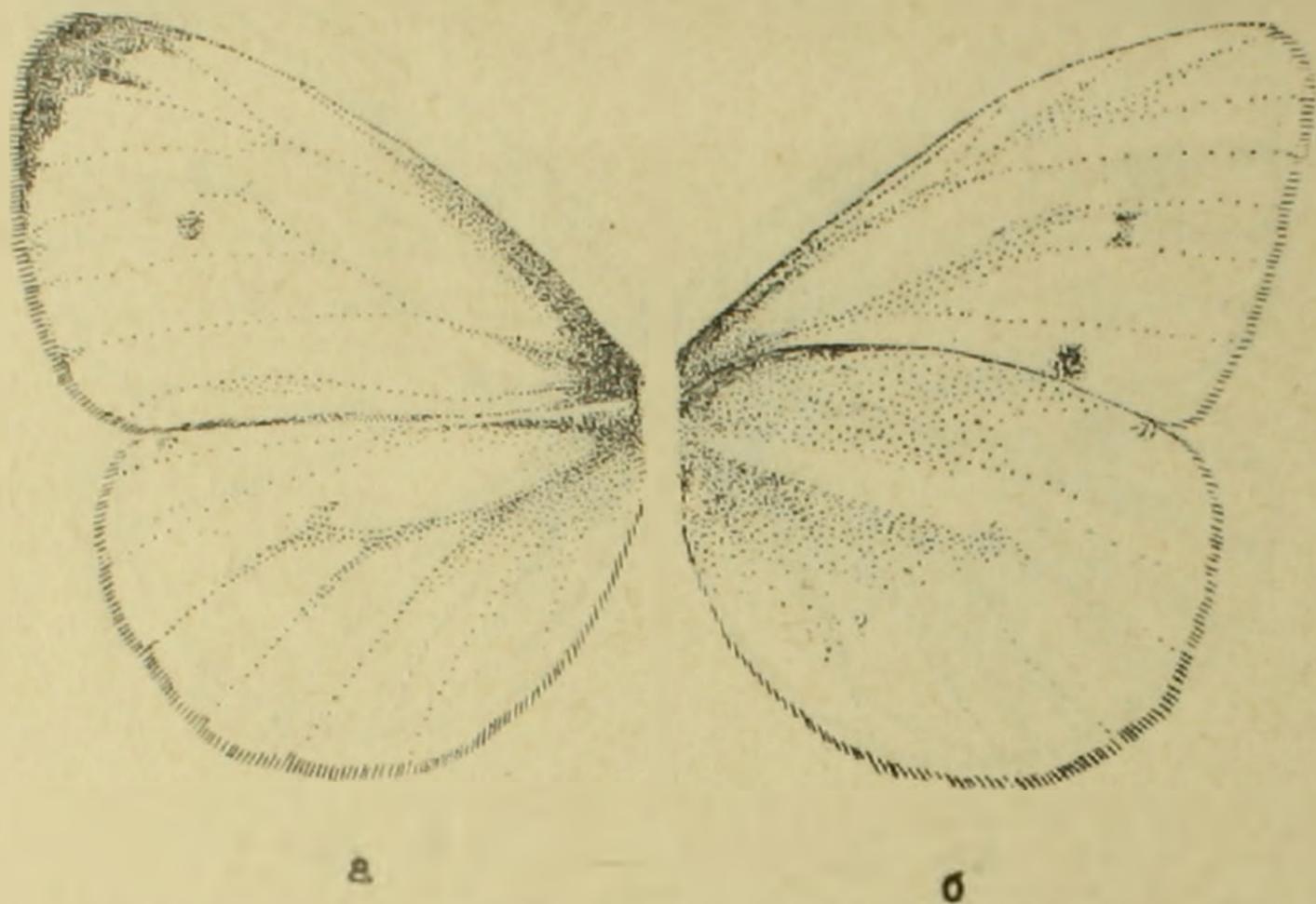


Рис. 11. Степень развития темного пигмента на крыльях *P. парі* L — 1 балл:
а — верхняя поверхность крыльев; б — испод крыльев.

Многочисленные наблюдения над сухумскими бабочками показывают, что у нее темная пигментация задних крыльев очень слабая. Даже при развитии куколок при 18° индекс окраски задних крыльев у них превышает 1, реже 2, и этот тип сохраняется во всех более высоких температурах.

Таким образом, можно определенно заключить, что различия в окраске внутривидовых географических форм имеют наследственный характер. Неожиданным оказался механизм, определяющий сезонную изменчивость окраски. Ее обычно рассматривают как следствие прямого влияния температуры, но опыты с диапаузирующими куколками показали, что зависимость имеет более сложный характер. Как видно из таблицы, диапаузирующие куколки ленинградской популяции всегда дают бабочек только типичной весенней формы (индекс 5), даже в случае развития куколок при очень высокой температуре, до 30° . Четко отличается степень пигментации бабочек, полученных при одинаковых температурах из активных и диапаузирующих куколок также у белгородской и сухумской популяций. Диапаузирующие куколки для всех опытов были получены в тех же температурных условиях, что и активные, следовательно, различия в окраске нельзя объяснить влиянием температуры преддиапаузный период. Таким образом, интенсивная пигментация весенних форм определяется самим состоянием диапаузы. Но диапауза, как мы видели, зависит от продолжительности дня и таким образом сезонная изменчивость окраски *P. парі* является косвенным эффектом ф

топериодических условий. Этот механизм сезонной изменчивости *P. parі* оказывается совершенно сходным с установленным для такого классического объекта как *Agaschnia levana-progsa* [2, 12—14]. Примеры подобной регуляции обнаружены и у некоторых других видов.

Независимость сезонной окраски от температурных условий реактивации особенно убедительна в случаях имагинальной диапаузы, например у *Acalla fembriana* в опытах В. И. Кузнецова [7] и у *Polygonia c-augestum* [10]. У этих видов особые диапаузирующие формы появляются под влиянием сокращения дня еще в теплый период конца лета и осени.

Сезонные морфозы, обусловленные диапаузой и фотопериодическими условиями, могут проявляться у этих видов не только в окраске, но и в структурных признаках: степени развития крыла и даже генитальных структур.

Выводы

1. Развитие *P. parі* и *P. гарае* контролируется в природе двумя климатическими факторами: температурой и фотопериодом. У разных географических популяций каждого вида имеются глубокие различия в фотопериодических и температурных реакциях, определяющих наступление диапаузы.

2. Пороговая длина дня, вызывающая наступление диапаузы у *P. parі* при 18°C для ленинградской популяции равна 19 час. 30 мин., для белгородской—16 час. 30 мин. и для сухумской—13 час. Повышение температуры до 25° сдвигает критический порог в сторону более короткого дня примерно на 2 часа.

3. У исследованных географических популяций *P. parі* принципиальных различий в сроках развития как для общего цикла, так и для отдельных стадий нет. Реакция на температуру у активных стадий является постоянным видовым признаком. Сумма эффективных температур для одного поколения *P. parі* равна 425 гр./дней при пороге 7,5°C.

4. У *P. parі* имеется как географическая, так и сезонная изменчивость окраски бабочек: а) географическая изменчивость является наследственной; б) сезонная изменчивость определяется состоянием диапаузы.

Зоологический институт
АН АрмССР

Поступило 14.IV 1965 г.

Տ. Կ. ՄԱՏԻՆՅԱՆ

ԽԱՉԱՉԳԻՆԵՐԻ ՃԵՐՄԱԿԱԹԻԹԵՈՆԵՐԻ ՍԵՉՈՆԱՅԻՆ ՑԻԿԼԵՐԻ ՀԱՐՄԱՐԵՑՈՒ
ՄԸ ՕՐՎԱ ՏԵՎՈՂՈՒԹՅԱՆ ԵՎ ԶԵՐՄԱՍՏԻՃԱՆԻ ԱՇԽԱՐՀԱԳՐԱԿԱՆ
ՓՈՓՈԽՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻՆ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Փորձերի արդյունքները ցույց են տալիս, որ ճերմակաթիթեոնների երկու ուսումնասիրված տեսակների (*P. napi* L. և *P. rapae* L.) մոտ զարգացումը պայմանավորված է արտաքին գործոններով՝ ջերմաստիճանով և ֆոտոպերիոդով: Այդ տեսակների տարբեր աշխարհագրական պոպուլյացիաները իրենց ֆոտոպերիոդիկ և ջերմաստիճանային ռեակցիաներով խիստ տարբերվում են միմյանցից: Կրիտիկական շեմքային օրվա տևողությունը, որը դիապաուզա է առաջացնում անհատների 50% -ի մոտ, նույնպես տարբեր է: 18°C-ի դեպքում *P. napi* L. մոտ լենինգրադի պոպուլյացիայի համար այն հավասար է 19.30 ժամի, Բելգորոդի պոպուլյացիայի համար՝ 16.30, իսկ Սուխումիի պոպուլյացիայի համար՝ 13.00 ժամի: Զերմաստիճանի բարձրացումը մինչև 25 աստիճանում է շեմքի փոփոխում դեպի ավելի կարճ օրվա կողմը: Իսկ զարգացման ժամկետները ինչպես ամբողջ ցիկլի, այնպես էլ առանձին ստադիաների համար *P. napi* L. ուսումնասիրված աշխարհագրական պոպուլյացիաների մոտ տարբերություն չեն տալիս: Ակտիվ զարգացող ստադիաների ռեակցիան ջերմաստիճանի ազդեցությանը՝ կայուն տեսակային հատկանիշ է: Էֆեկտիվ ջերմաստիճանների գումարը *P. napi* L. մեկ սերնդի համար 7.5 շեմքի դեպքում կազմում է 425 աստիճան օրեր:

P. napi L. մոտ գոյություն ունի թիթեոնների ներկվածքի և՛ աշխարհագրական, և՛ սեզոնային փոփոխականություն: Աշխարհագրական փոփոխականությունը ժառանգական է, իսկ սեզոնայինը պայմանավորված է դիապաուզայով:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Гейспиц К. Ф. Уч. записки ЛГУ, 240, 1958.
2. Данилевский А. С. ДАН СССР, 60, 3, 1948.
3. Данилевский А. С. Фотопериодизм как регулятор сезонной цикличности насекомых. Чтения памяти Холодковского Н. А. 1954—1955. Изд. АН СССР, М.-Л., 1956.
4. Данилевский А. С. Энтومол. обозр., 36, 1957.
5. Данилевский А. С. Вестник ЛГУ, 21, 1957.
6. Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л., 1961.
7. Кузнецова И. А. Зоол. ж., 34, 3, 1955.
8. Кузнецова И. А. Энтومол. обзор., 41, 3, 1962.
9. Шаронов В. В. Таблицы для расчета природной освещенности и видимости. Л., 1945.
10. Hidaka T. and Aida. Zoological Magazine (Dobutsugaku Zasshi) vol. 3, March 15, 1963.
11. Masaki S. Bull. Fac. Agr. Mie Univ. № 13, October, 1956.
12. Müller H. J. Naturwiss., 42, 1955.
13. Müller H. J. Naturwiss., 43, 1956.
14. Müller H. J. Umschau, 2, 1959.
15. Petersen B. Zool. Blvd. Uppsala, 26, 1947.
16. Seltz A. Die Gross-Schmetterlinge der Erde. Stuttgart., 1909—1932.
17. Verity R. Rhopalocera Palearctica 1—2, 1905—1911.