

Успешность зимовки гусениц разных возрастов боярышницы *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) на Среднем Урале

Hibernation survival success of different instars in black-veined white *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) in the Central Urals

Е.Ю. Захарова*, А.О. Шкурихин*, Т.С. Ослина*, И.Д. Ключерева**
E.Yu. Zakharova*, A.O. Shkurikhin*, T.S. Oslina*, I.D. Kluchereva**

* Институт экологии растений и животных УрО РАН, ул. 8 Марта 202, Екатеринбург 620144 Россия. E-mail: zakharova@ipae.uran.ru.

* Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Vos'mogo Marta Str. 202, Yekaterinburg 620144 Russia.

** Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина, ул. Ленина 51, Екатеринбург 620083 Россия.

** Ural Federal University named after the first President of Russia B.N. Yeltsin, Lenina Str. 51, Yekaterinburg 620083 Russia.

Ключевые слова: успешность зимовки, морозоустойчивость, личиночные возраста, диапауза, *Aporia crataegi*, Средний Урал.

Key words: hibernation survival, freeze tolerance, instars, diapause, *Aporia crataegi*, Central Urals.

Резюме. В работе проведена оценка успешности зимовки гусениц разных возрастов из природной популяции боярышницы *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) на Среднем Урале в условиях зимы с экстремальными похолоданиями и без них. Показано, что при резких понижениях среднесуточной температуры ниже $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$ уровень смертности зимующих гусениц боярышницы в течение зимы 2013–2014 гг. достиг 90–95 %, в несколько раз превышая значение данного показателя за предыдущий год. Полученные результаты позволяют сделать предположение о большей морозоустойчивости гусениц боярышницы III возраста по сравнению со II возрастом.

Abstract. Estimates are determined for the survival success of different instars from a natural population of black-veined white *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) during hibernation under extreme cold and usual winter conditions in the Central Urals. It is shown that the decrease in average daily temperatures below $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$ led to 90–95 % mortality of caterpillars during the winter of 2013–2014, which is several times higher than the index value for the previous year. These results suggest a greater freeze tolerance of III instar caterpillars of black-veined white *A. crataegi* compared with II instar ones.

Проблема приспособленности живых организмов к обитанию в сезонном климате с контрастными погодными условиями широко обсуждается в современной экологической литературе. Начиная с трудов А.С. Данилевского [1961 (Danilevsky, 1961)] и его школы, хорошо известно, что для насекомых характерны различные типы годичных жизненных циклов, регуляцию которых и выживание особей в неблагоприятные сезоны обеспечивает диапауза. Формы, приуроченность, длительность и адаптив-

ное значение диапауз у насекомых весьма разнообразны. В пределах отряда Lepidoptera обнаружено всё разнообразие онтогенетических типов диапаузы: диапауза на стадии яйца, личинки, куколки, имаго. Обычно диапауза приурочена к определённым личиночным возрастам, специфичным у разных видов, но возможны исключения, например, у *Dendrolimus pini* (Linnaeus, 1758) диапауза может наступать в любом возрасте и в любой части межличиночного периода [Гейспитц, 1965 (Geispits, 1965); Заславский, 1984 (Zaslavsky, 1984)].

Из литературы известно, что гусеницы боярышницы *Aporia crataegi* (Linnaeus, 1758) могут диапаузировать на II и III личиночных возрастах [Золотарёв, 1950 (Zolotarev, 1950); Кузнецова, Пальникова, 2013 (Kuznetsova, Palnikova, 2013) и др.]. Интересно, что близкий вид этого же рода — барбарисовая белянка *A. hippia* (Bremer, 1861) диапаузирует в IV возрасте [Кошкин, 2005 (Koshkin, 2005)]. Гусеницы боярышницы зимуют группами, каждая в индивидуальном коконе в гнёздах из листьев, скреплённых шелковиной нитью. В связи с тем, что зимующие гнёзда располагаются открыто, над уровнем снежного покрова, они подвержены непосредственному влиянию ветра, отрицательных температур и колебаниям влажности воздуха в отличие от насекомых, зимующих под корой, в почве и других укрытиях. В связи с приспособленностью гусениц переживать суровые морозы зимой, например, на территории Якутии достигающие $-55\text{ }^{\circ}\text{C}$, боярышница представляет собой удобный объект для изучения механизмов холодоустойчивости насекомых.

Как было установлено в эксперименте, гусеницы боярышницы III возраста выдерживают замораживание в жидком азоте, если их предварительно содержать в течение часа при $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$ [Asahina et al., 1972 цит по: Block, 1982]. Боярышница является морозоустойчивым видом, для которого характерен целый комплекс адаптивных реакций как физиолого-биохимических, так и поведенческих. В серии работ Н.Г. Ли было показано, что гусеницы боярышницы обладают способностью предотвращать летальное образование льда посредством эндогенных белков-нуклеаторов, секретируемых в гемолимфу, и консервируют до 72 % воды в своём организме в зимний период. Для предотвращения вредных последствий осмотических процессов, возникающих при замерзании жидкости организма, происходит синтез глицерина. Высокий криопротекторный эффект глицерина обусловлен его участием в формировании и, возможно, стабилизации высокомолекулярных лёд-нуклеирующих полипептидных ассоциатов, активность которых обеспечивает устойчивость данного вида к ультранизким температурам. Установлено, что кутикула гусениц боярышницы обладает низкой транскутикулярной проницаемостью для воды [Ли и др., 2003 (Li et al., 2003); Ли, 2006, 2011, 2014 (Li, 2006, 2011, 2014)].

В последнее время, начиная с 2010 г., на территории некоторых районов Среднего и Южного Урала наблюдается вспышка массового размножения боярышницы, которая перешла экономический порог вредоносности [Танский, 1988 (Tansky, 1988)]. В связи с высокой численностью и необходимостью проведения надзора и прогноза численности вредителя актуально изучение особенностей популяционной динамики данного вида на разных стадиях жизненного цикла, в том числе и на ранних личиночных возрастах. Цель нашей работы — оценка успешности зимовки гусениц разных возрастов из природной популяции боярышницы на Среднем Урале.

Материалы и методы

Зимующие гнёзда боярышницы были собраны в окрестностях биостанции Уральского федерального университета в Сысертском районе Свердловской области (окр. д. Фомино) 30 марта 2013 г. и 15 марта 2014 г. Данная территория ($56^{\circ}36'$ с.ш., $61^{\circ}03'$ в.д.) расположена в междуречье Исети и Сысерти, которое согласно лесорастительному районированию Свердловской области относится к сосново-берёзовому предлесостепному лесорастительному округу Зауральской холмисто-предгорной и равнинной провинции Западно-Сибирской лесорастительной области [Лесорастительные условия..., 1973 (Forest conditions..., 1973)]. Зональные геокомплексы относятся к зоне тайги, подзоне южной тайги.

В 2013 г. гнёзда были собраны на двух кормовых *Malus baccata* (L.) Borkh. и черёмухе (*Padus avium* Mill.), в 2014 г. — на трёх: яблоне, черёмухе и рябине (*Sorbus aucuparia* L.).

Таблица 1. Собранный материал (Свердловская обл., окр. д. Фомино)

Table 1. Number of plants and winter-nests in samples (Sverdlovskaja oblast', near Fomino village)

Кормовая порода	Участок	Год	Кол-во деревьев	Кол-во гнёзд
Яблоня	Опушка леса	2013	3	77
Черёмуха	Открытый (поле)	2013	3	106
Черёмуха	Опушка леса	2013	6	260
Яблоня	Опушка леса	2014	10	153
Черёмуха	Открытый (поле)	2014	10	203
Черёмуха	Полог леса	2014	10	192
Рябина	Полог леса	2014	10	120

Растения, с которых были собраны гнёзда, произрастали на трёх разных по степени освещённости участках: 1) на открытом участке (поле и берег р. Сысерть), 2) на опушке леса (на обочине дороги), 3) под пологом смешанного сосново-берёзового леса. Всего было собрано 1111 зимующих гнёзд (табл. 1).

Зимующие гнёзда были помещены в пластиковые контейнеры, затянутые марлей, и содержались при постоянной комнатной температуре $22\text{--}24\text{ }^{\circ}\text{C}$ в условиях лаборатории. В день реактивации у каждой гусеницы измеряли ширину головной капсулы на бинокулярном микроскопе МС-2 с использованием окулярного микрометра при увеличении $10\times$. Спустя месяц после окончания выхода с зимовки живых гусениц, был произведён учёт оставшихся в гнёздах целых коконов. Обнаруженные целые коконы свидетельствовали о гибели гусениц в ходе зимовки. Их количество подсчитывали с целью определения уровня смертности. Для характеристики погодных условий двух холодных периодов (с ноября по март) использовали среднесуточные значения температуры воздуха ($^{\circ}\text{C}$) на основе данных из архива (<http://www.pogodaiklimat.ru/>) для метеостанции № 28448, расположенной в г. Сысерть ($56^{\circ}31'$ с.ш., $60^{\circ}49'$ в.д., 266 м н.у.м.) (рис. 1).

Результаты и обсуждение

После помещения зимующих гнёзд в условия лаборатории гусеницы начали покидать коконы на 3 день в 2013 г. и на 2 день в 2014 г. после начала эксперимента. Если в 2013 г. мы наблюдали выход живых гусениц после зимовки из гнёзд со всех деревьев, то в 2014 г. не на всех деревьях оказались гнёзда с жизнеспособными гусеницами. В таблице 2 приведено количество деревьев и гнёзд, в которых были обнаружены живые гусеницы боярышницы. Подсчёт числа коконов в зимующих гнёздах позволил установить уровень смертности гусениц в ходе про-

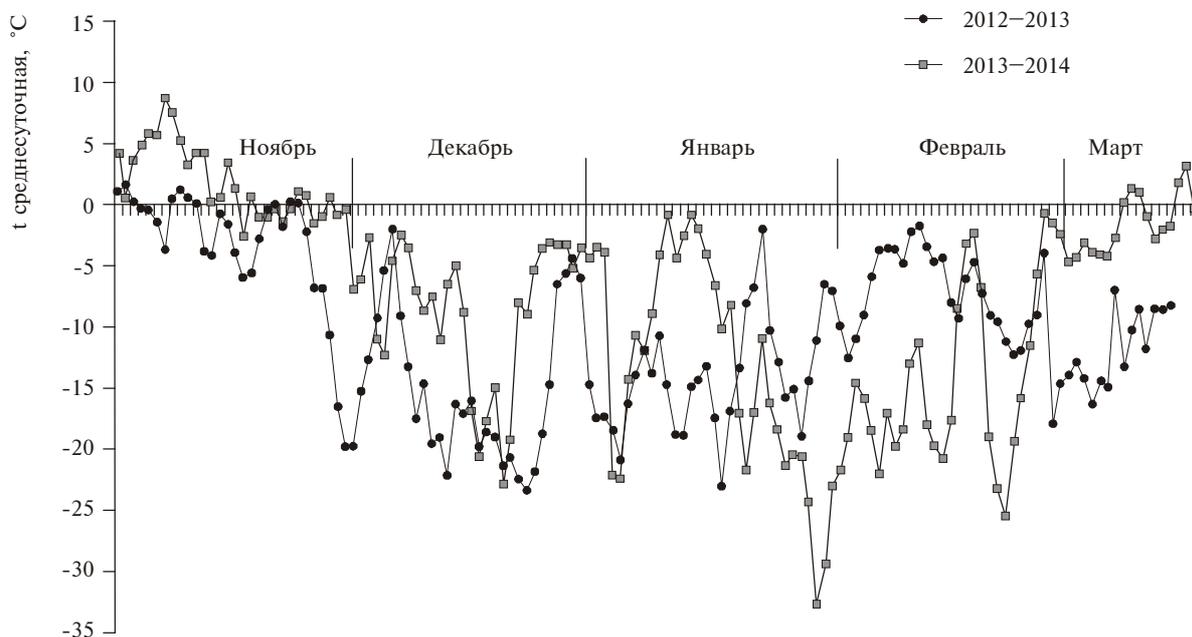


Рис. 1. Динамика среднесуточных температур в течение холодных периодов 2012–2013 и 2013–2014 гг. по данным метеостанции г. Сысерть (Свердловская обл.).

Fig. 1. Dynamics of average daily temperatures during the cold periods of 2012–2013 and 2013–2014 periods according to meteorological station in Sysert (Sverdlovskaja oblast').

хождения зимовки в 2013–2014 гг. Выживаемость гусениц в течение холодного периода 2013 г. можно охарактеризовать как весьма успешную, поскольку уровень смертности не превышал 19 % (табл. 2). На следующий год гусеницы значительно хуже перенесли зимовку, поскольку уровень их смертности варьировал от 81 до 96 %. Различия уровня смертности при сравнении этого показателя между 2013 и 2014 гг. статистически значимы ($\chi^2 = 196,98$, $df = 2$, $p = 0,001$). Статистически значимых различий зимней смертности гусениц на одной и той же кормовой породе, но в различных биотопах, нами не обнаружено. В пределах одного и того же биотопа

(опушка леса) в 2013 г. на яблоне гусеницы боярышницы перезимовали более успешно, чем на черёмухе ($\chi^2 = 11,9$, $df = 2$, $p < 0,01$).

Мы предполагаем, что высокая смертность гусениц в течение холодного периода 2013–2014 гг. обусловлена падениями среднесуточных температур ниже -30°C в январе. В целом период с ноября по март 2012–2013 гг. был достоверно холоднее того же периода 2013–2014 гг. ($T_{\text{средн.}(2012-13)} = -9,69^\circ\text{C}$, $T_{\text{средн.}(2013-14)} = -7,80^\circ\text{C}$, $t = 2,02$, $df = 286$, $p < 0,05$), но при этом не было резких похолоданий и среднесуточная температура воздуха не опускалась ниже -25°C (рис. 1).

Таблица 2. Выживаемость гусениц боярышницы в течение двух зимних периодов на Среднем Урале
Table 2. Survival success of *Aporia crataegi* caterpillars during two winter periods in the Central Urals

Кормовая порода	Участок	Кол-во деревьев	Кол-во гнёзд	Всего гусениц	Гусениц/гнездо	Всего коконов	Смертность, %
2013 г.							
Яблоня	Опушка леса	3	77	346	4,5	367	5,7
Черёмуха	Открытый (поле)	3	106	89	0,8	106	16,0
Черёмуха	Опушка леса	6	260	438	1,7	566	18,7
2014 г.							
Яблоня	Опушка леса	5	76	125	0,8	677	81,5
Черёмуха	Открытый (поле)	8	166	74	0,4	1123	93,4
Черёмуха	Полог леса	2	37	30	0,2	770	96,1
Рябина	Полог леса	2	19	46	0,4	563	91,8

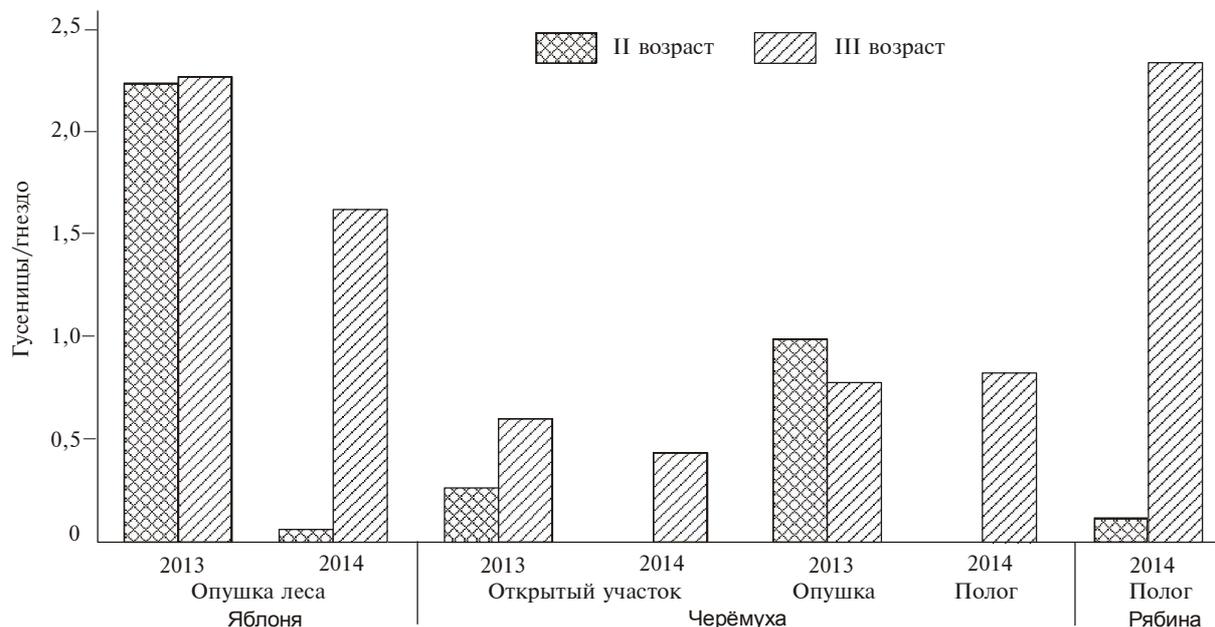


Рис. 2. Соотношение II и III личиночных возрастов при реактивации гусениц боярышницы в 2013 и 2014 гг.
Fig. 2. The ratio of II and III instars during *A. crataegi* caterpillars reactivation in 2013 and 2014 years.

Для определения возраста гусеницы измеряли ширину ее головной капсулы. По результатам измерений гусениц, собранных весной 2013 г., было получено бимодальное распределение, позволившее отнести каждую особь к тому или иному возрасту. Размер головной капсулы гусениц II возраста варьировал в пределах от 0,67 до 0,78 мм, а у гусениц III возраста — в пределах от 0,83 до 1,09 мм. Средние значения ширины головной капсулы составили, соответственно, $0,77 \pm 0,02$ мм и $0,87 \pm 0,04$ мм для гусениц II и III возрастов.

После выхода с зимовки в 2013 г. доля гусениц II возраста была сопоставима или превышала долю III возраста. Как видно из рисунка 2, соотношение гусениц обоих возрастов на яблоне приближается к 1:1. В собранных с черёмухи на опушке леса гнёздах преобладали гусеницы II возраста, а на открытом участке — III возраста. В течение реактивации весной 2014 г. мы наблюдали выход с зимовки особей в основном III возраста и только единичные экземпляры II возраста. Всего из 275 гусениц только 3 на яблоне и 2 на рябине перезимовали во II возрасте, на черёмухе были обнаружены особи только III возраста (рис. 2).

Заключение

Фенология и особенности жизненного цикла боярышницы изучены достаточно подробно для ряда регионов её обширного трансевразийского ареала. Известно, что практически на всей территории ареала вид является моновольтинным с диапаузой на

стадии гусеницы [Золотарев, 1950 (Zolotarev, 1950); Blunck, Wilbert, 1962; Аммосов, 1966 (Ammosov, 1966); Кузнецова, 2004 (Kuznetsova, 2004); Дубинина, Пономаренко, 2010 (Dubinina, Ponomarenko, 2010) и др.], а на европейском Северо-Востоке России становится бициклическим [Татаринов, Долгин, 2001 (Tatarinov, Dolgin, 2001)]. На Среднем Урале боярышница имеет одну генерацию в году и может диапаузировать как во II, так и в III личиночном возрастах.

Полученные результаты позволяют сделать предположение о разной морозоустойчивости гусениц боярышницы II и III возраста, поскольку в 2012–2013 гг. гусеницы перезимовали во II и III личиночных возрастах, а в 2013–2014 гг. — преимущественно в III возрасте. Уровень смертности зимующих гусениц боярышницы в течение морозной зимы 2013–2014 гг. достиг 90–95 %, в несколько раз превышая значение данного показателя за предыдущий год.

Мы предполагаем, что для такого широко распространённого вида как боярышница существует географическая изменчивость как по морозоустойчивости гусениц, так и их способности проходить диапаузу в разных возрастах. Вероятно, на территориях с резко континентальным климатом, например, Якутии, гусеницы зимуют преимущественно в III возрасте, в то время как в условиях умеренно континентального климата (Средний Урал), гусеницы диапаузируют во II и III возрастах. Способность впасть в диапаузу в двух возрастах выгодна для популяции в целом, поскольку позволяет не успевшим перелинять в III возраст гусеницам успешно перезимовать,

если зимой не происходит экстремальное снижение температуры.

Благодарности

Авторы выражают признательность за помощь в сборе энтомологического материала сотрудникам Уральского федерального университета П.В. Рудоискателю и К.И. Фадееву.

Работа выполнена при поддержке проекта 12-П-4-1048, а также гранта Президента РФ (НШ-2840.2014.4).

Литература

- Ammosov Yu.N. 1966. [Black-veined white (*Aporia crataegi* L.) in Central Yakutia] // *Vrednye nasekomye lesov Sovetskogo Dal'nego Vostoka*. Vladivostok: Dal'izdat. P.169–172 [In Russian].
- Asahina E., Ohyama Y., Takahashi T. 1972. Formation of normal adults of a butterfly, *Aporia crataegi*, developed from larvae frozen to liquid nitrogen temperature // *Low Temperature Science*. Ser.B. Vol.30. P.91–98.
- Block W. 1982. Cold hardiness in invertebrate poikilotherms // *Comparative Biochemistry and Physiology*. Vol.73A. No.4. P.581–593.
- Blunck Von H., Wilbert H. 1962. Der Baumweißling *Aporia crataegi* (L.) (Lep., Pieridae) und sein Massenwechsel // *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*. Vol.50. Nos1–4. P.166–221.
- Geispits K.F. 1965. [Photoperiodic and temperature reactions that determine the seasonal development of coniferous silkworms *Dendrolimus pini* L. and *D. sibiricus* Tschetw. (Lepidoptera, Lasiocampidae)] // *Entomologicheskoe Obozrenie*. Vol.44. No.3. P.538–553 [In Russian].
- Danilevsky A.S. 1961. [Photoperiodism and seasonal development of insects]. L.: LGU. 243 pp. [In Russian].
- Dubinina V.A., Ponomarenko M.G. 2010. [Primary Lepidopteran pests of the agricultural, fruit and berry plants in agrocenoses of the Sakhalin island] // *Chteniya pamyati Aleksey Ivanovicha Kurentsova*. Vol.21. P.109–120 [In Russian].
- Zaslavsky V.A. 1984. [Photoperiodic and temperature control of insects]. L.: Nauka. 180 pp. [In Russian].
- Zolotarev E.H. 1950. [On development of caterpillars of black-veined white (*Aporia crataegi* L.) in the wintering period] // *Zoologichesky Zhurnal*. Vol.19. No.2. P.152–158 [In Russian].
- Koshkin E.S. 2005. [New data on the bionomy of four butterfly species (Lepidoptera, Diurna) from the vicinity of Khabarovsk] // *Evrasiatskii Entomologicheskii Zhurnal*. Vol.4. No.3. P.251–255 [In Russian].
- Kuznetsova V.V. 2004. [Black-veined white (*Aporia crataegi* L.) in suburban plantations of Krasnoyarsk: biology, population dynamics, interactions with host plants]. Avtoreferat dis. cand. biol. nauk. Krasnoyarsk. 18 pp. [In Russian].
- Kuznetsova V.V., Palmikova E.N. 2013. [Analysis of the basic population indices of black-veined white (*Aporia crataegi* L.) in suburban plantations of Krasnoyarsk] // *VII Chteniya pamyati O.A. Kataeva. Verediteli i bolezni drevesnykh rastenii Rossii*. SPb.: SPbGLTU. P.51–52 [In Russian].
- [Forest conditions and forest types of Sverdlovsk Region]. 1973. Sverdlovsk: IERiZk UNTs AN SSSR. 174 pp. [In Russian].
- Li N.G. 2006. [Physiological and biochemical adaptation of *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera, Pieridae) to the dry and cold climate of Central Yakutia] // *Evrasiatskii Entomologicheskii Zhurnal*. Vol.5. No.2. p.173–180 [In Russian].
- Li N.G. 2011. [Some physiological features of the strategy of cold hardiness of *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera, Pieridae) and *Upis ceramoides* L. (Coleoptera, Tenebrionidae) of Central Yakutia] // *Trudy Russkogo entomologicheskogo Obshestva*. SPb. Vol.82. P.5–12 [In Russian].
- Li N.G. 2014. [Physiological mechanisms of adaptation of insects to the cold and dry climate of Yakutia]: avtoref. dis.... d-ra biol. nauk. Kazan. 40 pp. [In Russian].
- Li N.G., Osakovskii V.L., Ivanova S.S. 2003. Chemical composition and cryoprotective activity of ethanol extract from wintering caterpillars of the black-veined white *Aporia crataegi* L // *Biology Bulletin*. Vol.30. No.5. P.453–457.
- Tansky V.I. 1988. [Biological basis of harmful of insects]. M: VO «Agropromizdat». 182 pp. [In Russian].
- Tatarinov A.G., Dolgin M.M. 2001. [Species diversity of butterflies of European North-East of Russia]. SPb.: Nauka. 244 pp. [In Russian].

Поступила в редакцию 3.6.2014