

Влияние экологических факторов на соотношение ранних возрастов гусениц *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) при уходе на зимовку в условиях Среднего Урала

The influence of environmental factors on the caterpillars early instars ratio of *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) during wintering in the Middle Urals

Е.Ю. Захарова, А.О. Шкурихин, Т.С. Ослина, И.А. Солонкин
E.Yu. Zakharova, A.O. Shkurikhin, T.S. Oslina, I.A. Solonkin

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.

Ключевые слова: фенология, личиночные возраста, зимовка, *Aporia crataegi*, Средний Урал.

Key words: phenology, larval instars, wintering, black-veined white, *Aporia crataegi*, Middle Urals.

Резюме. Проанализировано соотношение личиночных возрастов до и после прохождения зимовки гусеницами боярышницы *Aporia crataegi* L. на Среднем Урале (Свердловская область, Сысертский район). Анализировали влияние на соотношение возрастов температуры воздуха в период развития, вида кормового растения и уровня освещённости участка обитания гусениц. Оценку состояния популяции после зимовки проводили в период с 2013 по 2018 г., оценку соотношения возрастов гусениц до ухода в диапаузу — в августе–сентябре 2014, 2017 и 2018 гг. Фенологические наблюдения показали, что из-за холодных погодных условий весны вылет имаго может происходить позже на целый месяц, следствием чего становится сдвиг периода роста гусениц младших возрастов и их подготовки к диапаузе. Возраст гусеницы боярышницы при впадении в диапаузу не зависит от погодных условий вегетационного сезона, вида кормового растения и условий освещённости биотопа.

Abstract. In this paper we estimated the larval instars ratio before and after wintering in natural population of black-veined white *Aporia crataegi* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Pieridae) in the Middle Urals (Sverdlovskii Raion of Sverdlovskaya Oblast). Our objective was to analyze the larval instars ratio depending on a number of environmental factors, namely: 1) the species of host plant, 2) the lighting conditions of the sites, 3) the growing season weather conditions. Phenological observations of adult emergence and monitoring *A. crataegi* instars ratio after wintering were carried out since 2013. We have collected the *A. crataegi* winter nests from wild cherry and rowan in August–September 2014, 2017 and 2018 on the same areas, and determined the larval instar ratio before wintering. The weather conditions of the warm season, the host plant species type or biotopic specificity do not affect the diapause of larvae instar of *A. crataegi* in the Sverdlovskaya Oblast. These factors influence the development rate causing a phenological shift in diapause entering.

Введение

Глобальное изменение климата вызывает отчётливые фенологические сдвиги, смещение границ ареалов, изменения численности и сезонной динамики, а также физиологические и поведенческие реакции у многих видов насекомых [Parmesan, Yohe, 2003; Parmesan, 2006; Musolin, Saulich, 2012]. Удобной моделью для эволюционно-экологических исследований являются чешуекрылые (Lepidoptera) в силу высокой степени изученности, разнообразия и пластичности жизненных циклов, а также чувствительности к изменениям климата [Watt, Boggs, 2003; Altermatt, 2010]. На фоне глобальных климатических трендов происходят погодные колебания, которые вызывают физиологические реакции в виде замедления или ускорения тех или иных процессов на любой стадии жизненного цикла насекомого. Изучение адаптаций насекомых к долговременным климатическим изменениям, физиологических и морфологических реакций на кратковременные погодные колебания возможно при проведении длительных наблюдений за популяциями в их естественной среде.

Хорошо известно, что жизнедеятельность насекомых как пойкилотермных организмов в значительной степени зависит от климатических факторов, особенно от температуры воздуха. Поскольку физиологические адаптации к температуре и продолжительности дня тесно взаимосвязаны, изучение соотношения фотопериодизма и температуры является одним из центральных вопросов в проблеме экологической регуляции сезонных циклов и диапаузы насекомых. Эти работы были начаты А.С. Данилевским [Danilevsky, 1961] и успешно продолжают-

ся в современной экологической физиологии насекомых [Saulich, 1999; Musolin, 2007; Musolin, Saulich, 2012]. При обитании в условиях умеренных широт длительность развития насекомых, как правило, ограничена вегетационным периодом, поэтому основная стратегия сезонных адаптаций насекомых направлена на максимальное использование вегетационного сезона, что достигается продуцированием максимального числа поколений и хорошо реализуется у поливольтинных видов. Однако строго моновольтинные виды, развивающиеся всегда в одной генерации, реагируют на сезонные изменения климата множеством фенологических схем, которые осуществляются самыми разными способами [Saulich, Volkovich, 1996].

В настоящей статье мы рассматриваем один из аспектов жизненного цикла моновольтинного вида — боярышницы *Aporia crataegi* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Pieridae) — соотношение личиночных возрастов до и после прохождения зимовки в природных условиях в зависимости от ряда экологических факторов. Эта работа представляет собой продолжение исследования, начатого нами в 2013 г. и опубликованного ранее [Zakharova et al., 2015].

Фенология и особенности жизненного цикла боярышницы изучены достаточно подробно для ряда регионов её обширного транспалеарктического ареала, что обусловлено способностью давать периодические вспышки массового размножения [Krasnyuk, 1928; Zolotarev, 1950; Ammosov, 1966; Isaev et al., 2001, 2015; Kuznetsova, Pal'nikova, 2013]. Боярышница — моновольтинный вид, сроки лёта имаго которого варьируют в зависимости от широты и высоты местности [Krasnyuk, 1928; Nasekomye i kleshchi..., 1999; Merrill et al., 2008]. Для боярышницы характерна «осенне-весенняя жизненная стратегия» [Bogacheva, Zamshina, 2013]: гусеница начинает питаться зрелыми листьями в конце лета, затем зимует и продолжает питаться весенней листвой в начале следующего сезона. Всего для боярышницы характерно 5 личиночных возрастов. Данный вид является широким олигофагом на древесных розоцветных (черёмухе, яблоне, рябине, боярышнике и др.), повреждающим почки, бутоны и листья [Sakharov, 1947; Baranchikov, 1987]. На большей части ареала лёт длится около месяца в мае–июле, на Среднем Урале, как правило, вылет первых имаго приходится на начало июня [Shkurikhin et al., 2018]. Очень важной характеристикой боярышницы является её фотопериодическая нейтральность по отношению к индукции диапаузы гусениц, что показано многими исследованиями [Danilevsky, 1961; Danilevsky, Shel'deshova, 1968].

Несмотря на достаточную изученность биологии боярышницы, информация о том, в каком возрасте зимуют гусеницы в литературе неоднозначна. Так, по данным П.И. Краснюка [Krasnyuk, 1928] и Ю.Н. Аммосова [Ammosov, 1966] гусеницы этого

вида диапаузируют в III возрасте. По другим данным [Zolotarev, 1950; Migulin, Osmolovsky, 1976; Dubinina, Ponomarenko, 2010] они могут диапаузировать во II и III возрастах. Наши наблюдения показывают, что даже в одной и той же популяции в разные годы гусеницы могут перезимовывать на разных возрастах [Zakharova et al., 2015]. По мнению ряда авторов, наиболее уязвимой стадией жизненного цикла чешуекрылых являются ранние личиночные возраста, то есть чем гусеница младше и, соответственно, мельче, тем более она уязвима к факторам окружающей среды [Zalucki et al., 2002; Despland, 2018]. Неоднократно регистрировались случаи смертности более 50 % гусениц ранних возрастов у представителей разных семейств, например, *Malacosoma disstria* Hübner, 1820 (Lasiocampidae) [Nixon, Roland, 2012], *Ochrogaster lunifer* Herrich-Schäffer, 1855 (Thaumetopoeidae) [Floater, Zalucki, 1999], *Pieris rapae* Linnaeus, 1758 (Pieridae) [Dempster, 1967]. Гибель гусениц может быть обусловлена различными причинами, такими как хищничество, механические повреждения дождём и ветром, непригодность корма, резкие погодные колебания, рассинхронизация фенофаз кормового растения и насекомого-филлофага и т.д. Возникает вопрос о том, что обуславливает зимовку гусениц боярышницы во II возрасте.

Согласно нашим наблюдениям и литературным данным [Bogacheva, Zamshina, 2013] на территории Свердловской области вспышка массового размножения боярышницы продолжалась в 2010–2013 гг., после чего популяция перешла в стабильно разреженное состояние. Мы предполагаем, что причиной задержки роста и развития гусениц в конце лета и начале осени могут быть, во-первых, неблагоприятные погодные условия, во-вторых, недостаток или плохое качество корма. Достаточность кормовых ресурсов напрямую связана с фазой градиционного цикла популяции. В ходе вспышки массового размножения гусеницы в значительной степени (от 30 до 100 %) дефолируют предпочитаемые кормовые растения [Kuznetsova, Pal'nikova, 2013]. Поэтому при нехватке корма в природной популяции возникает вероятность ухода на зимовку гусениц во II возрасте.

Помимо температурных условий, при анализе скорости и темпов роста гусениц важнейшими факторами являются доступность и качество корма, а также освещённость кормового растения солнечными лучами. В природных условиях Свердловской области двумя основными кормовыми породами гусениц боярышницы является черёмуха *Padus avium* Mill. и рябина *Sorbus aucuparia* L. Хорошо известно, что эти виды растений обладают различным биохимическим составом листы [Atlas of medicinal..., 1962; Shaparev, Vshivkova, 1978; Vshivkova, 2009]. Как было показано на примере непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.), выживаемость и скорость развития гусениц ранних возра-

тов на листьях данных кормовых пород различны [Vshivkova, 2009].

Прямые наблюдения в природе показали, что на прогреваемых открытых участках гусеницы боярышницы реактивируются после зимовки раньше, чем под пологом леса. Так, на черёмухах, растущих на опушке сосняка, где к моменту наблюдения (6 апреля 2019 г.) уже сошёл снег, гусеницы собирались в характерные для них «зеркала» на гнёздах и прогревались. В тот же день под пологом леса, где высота снежного покрова составляла 25 см, на зимующих гнёздах реактивировавшихся гусениц обнаружено не было. В открытых местообитаниях, лучше прогреваемых солнцем, развитие гусениц весной начинается раньше, чем под пологом леса. Вследствие этого возникает вопрос, зависит ли соотношение возрастов гусениц боярышницы до и после зимовки от температурных условий вегетационного периода, вида кормового растения и условий освещённости участка обитания.

Цель работы: проанализировать соотношение личиночных возрастов боярышницы при уходе на зимовку в зависимости от ряда экологических факторов: 1) кормовое растение гусениц, 2) степень освещённости местообитания, 3) погодные условия вегетационного периода.

Материалы и методы

Исследования проводились нами с 2013 по 2018 г. в окрестностях д. Фомино Сысертского района Свердловской области (53°36' с.ш., 61°03' в.д.). Участки сбора зимующих гнёзд боярышницы мы разделили на 2 группы по степени освещённости. К затенённым участкам относились заросли или одиночно произрастающие кусты черёмухи и рябины под пологом ягодниковых сосняков, представляющих собой основной тип леса в окрестностях д. Фомино. К открытым участкам относились следующие биотопы: поле, опушка, обочина дороги.

Работа включала в себя следующие этапы.

1. Оценка соотношения возрастов гусениц боярышницы после зимовки. Зимние гнёзда с двух кормовых пород (черёмухи и рябины) на разных по степени освещённости участках ежегодно собирали в конце марта – начале апреля до момента естественной реактивации. Всего собрано и проанализировано 906 зимних гнёзд боярышницы за 6 лет исследования. Гнёзда помещали в пластиковые контейнеры, затянутые марлей, и содержали при комнатной температуре 22–24 °С. У каждой гусеницы в день её реактивации с целью определения возраста измеряли ширину головной капсулы под бинокулярным микроскопом МС-2 с использованием окулярного микрометра при увеличении 10х2. Среднее значение ширины головной капсулы гусениц II возраста составляет $0,77 \pm 0,02$ мм, у гусениц III возраста — $0,87 \pm 0,04$ мм [Zakharova et al., 2015]. В 2017 и 2018 гг. спустя месяц после окончания выхода живых гусениц у оставшихся в коконах погибших особей также

определяли возраст. Объём собранного и проанализированного материала приведён в таблице 1.

2. Оценка соотношения возрастов гусениц до ухода в диапаузу. Гнёзда с активно питающимися и скелетирующими листья гусеницами боярышницы собирали с черёмухи и рябины на участках с различной степенью освещённости (полог леса, и открытый участок — поле, опушка) в августе–сентябре 2014, 2017 и 2018 гг. Затем у каждой гусеницы измеряли ширину головной капсулы под бинокулярным микроскопом МБС-10 при увеличении 8х2. Если гусеница уже находилась в зимовочном паутинистом коконе, его вскрывали и также измеряли ширину головной капсулы. Всего собрано и проанализировано 137 зимующих гнёзд боярышницы (таблица 1).

3. Фенология лёта имаго. На той же территории, где собирали зимующие гнёзда боярышницы, с конца мая до начала августа проводились ежедневные (за исключением дождливых дней) маршрутные учёты с целью установления точных сроков лёта имаго. Информация о фенологии имаго, особенно сроках начала лёта генерации, необходима при расчёте суммы эффективных температур (СЭТ), накопленных преимагинальными стадиями в ходе развития весной. В целом сроки лёта имаго, которые по нашим наблюдениям на Среднем Урале могут смещаться на месяц, обуславливают сроки развития гусениц следующего поколения до их ухода в диапаузу.

4. Характеристика погодных условий. Для характеристики погодных условий периода развития гусениц (с апреля по сентябрь) использовали среднесуточные значения температуры воздуха (°С) на основе данных из архива (<http://www.pogodaiklimat.ru/>) для метеостанции № 28440, расположенной в г. Екатеринбург. Среднедекадные и среднемесячные значения температуры в вегетационный период 2012, 2014, 2017, 2018 гг. представлены в таблице 2. На основе тех же архивных данных рассчитаны подекадные суммы эффективных температур (СЭТ) апреля, мая и июня (рис. 1). Для этого суммировались среднесуточные значения температуры воздуха выше 7 °С, так как данная величина является температурным порогом весеннего развития гусениц боярышницы [Migulin, Osmolovsky, 1976; Babenko, 1982].

5. Статистические методы. Статистическую значимость различий в соотношении возрастов гусениц между выборками с разных кормовых пород и разных по степени освещённости участков оценивали с помощью критерия χ^2 Пирсона, для множественных сравнений использовалась поправка Бенджамини-Хохберга. Для оценки значимости различий погодных условий использовали однофакторный дисперсионный анализ. При этом анализировали массив исходных архивных данных (<http://www.pogodaiklimat.ru/>) среднесуточных температур, а не усреднённые значения по месяцам. Расчёты проводили в программе Past 2.17 с [Hammer et al., 2001], MS Excel и Statistica.

Таблица 1. Объём собранного материала для анализа возрастного состава гусениц боярышницы *A. crataegi* до и после зимовки (окр. д. Фомино Свердловской обл.)

Table 1. Sample size for the *A. crataegi* caterpillars instar ratio analysis before and after wintering in the Fomino village vicinity in Sverdlovskaya Oblast

Год	Дата сбора	Кормовая порода	Место сбора	Количество		
				Деревья	Гнезда	Гусеницы и коконы
2013	30.03	<i>Padus</i>	Открытый участок	3	106	106
			Полог леса	6	260	566
2014	15.03	<i>Padus</i>	Открытый участок	8	166	1123
			Полог леса	2	37	770
		<i>Sorbus</i>	2	19	563	
	7–9.08	<i>Padus</i>	Открытый участок	11	11	496
			Полог леса	12	19	937
		<i>Sorbus</i>	Открытый участок	9	9	414
	22–24.08	<i>Padus</i>	Полог леса	1	1	75
			Открытый участок	7	9	360
		<i>Sorbus</i>	Полог леса	6	11	404
	2015	22.03	<i>Padus</i>	Открытый участок	7	7
Полог леса				5	8	235
2016	10.04	<i>Padus</i>	Открытый участок	4	20	157
			Полог леса	7	21	94
2017	9.04	<i>Padus</i>	Полог леса	13	42	1812
			Открытый участок	15	43	969
		<i>Sorbus</i>	Полог леса	10	48	894
	15.08	<i>Padus</i>	Открытый участок	10	17	505
			Полог леса	13	33	771
		<i>Sorbus</i>	Открытый участок	8	18	373
	24.08	<i>Padus</i>	Полог леса	12	42	835
			Открытый участок	4	13	288
		<i>Sorbus</i>	Открытый участок	2	2	57
	14.09	<i>Padus</i>	Открытый участок	2	2	44
Полог леса			3	3	103	
<i>Sorbus</i>		Открытый участок	5	6	153	
2018	14.04	<i>Padus</i>	Полог леса	2	2	117
			Открытый участок	2	2	61
		<i>Sorbus</i>	Полог леса	4	4	34
	28.08	<i>Padus</i>	Открытый участок	3	3	56
			Полог леса	2	2	19
		<i>Sorbus</i>	Открытый участок	7	15	298
	10.09	<i>Padus</i>	Открытый участок	3	6	88
			Полог леса	9	9	262
		<i>Sorbus</i>	Открытый участок	5	5	229
	2019	10.09	<i>Padus</i>	Полог леса	5	5
Открытый участок				9	9	356

Результаты и обсуждение

На Среднем Урале сроки развития гусениц боярышницы I и II возрастов приходятся на вторую половину лета и обусловлены прежде всего сроками откладки яиц. Период преимагинального развития весной в 2014 году был короче из-за более тёплого мая, чем в 2017 и 2018 гг. (рис. 1, табл. 2), что привело к более раннему вылету имаго. Вылет первого имаго боярышницы в 2014 г. зарегистрирован 4 июня, в 2017 г. — 15 июня, в 2018 г. — 24 июня. Температурные условия весны 2017 г. занимают промежуточное положение по сравнению с тёплыми 2012, 2014 гг. и холодным 2018 г. (рис. 1, табл. 2). Однофакторный дисперсионный анализ показал наличие значимого влияния фактора «год» при сравнении среднесуточных температур апреля–мая данных лет ($F = 7.08$, $df = 3$, $p = 0,0001$). Полученные нами результаты подтверждают хорошо известную закономерность сдвига фенофазы имаго моновольтинных видов насекомых в зависимости от скорости накопления СЭТ

в период преимагинального развития в природных условиях. Следствием более позднего времени лёта имаго становится сдвиг периода роста и развития гусениц младших (I–III) возрастови их подготовки к диапаузе.

Результаты анализа соотношения разных возрастов гусениц в августе–сентябре за три анализируемых года приведены на рисунке 2. К концу первой декады августа 2014 г. на некоторых участках ещё присутствовали гусеницы I возраста, но в целом они составляли не более 17 % выборки. В основном в данный период времени (7–9 августа) гусеницы боярышницы находились во II возрасте, например, на рябине под пологом леса этому возрасту соответствовало 100% гусениц. Повторный анализ, проведенный через 18 дней (22–24 августа) того же года показал резкое изменение соотношения возрастов. К этому моменту практически не осталось гусениц I возраста (за исключением выборки гусениц с черёмухи из-под полога леса). Основная масса гусениц находилась в III возрасте, а часть гусениц на

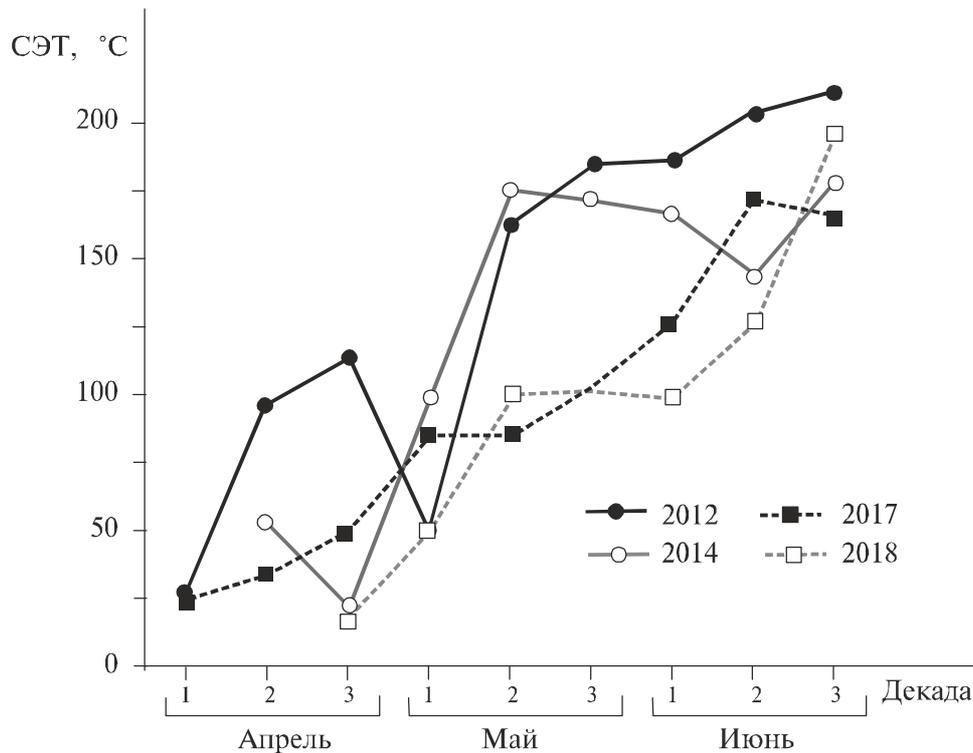


Рис. 1. Динамика СЭТ в течение апреля–июня в 2012, 2014, 2017, 2018 гг. по данным метеостанции г. Екатеринбурга.
Fig. 1. Sum of effective temperatures (SET) dynamics during the April–June in 2012, 2014, 2017, 2018 according to the Ekaterinburg meteostation.

открытых участках и на черёмухе в пойме реки перешла в состояние диапаузы, что было установлено по наличию сплетенных из паутинок индивидуальных коконов в гнёздах (рис. 2А). Таким образом, в 2014 г. гусеницы боярышницы начали впадать в состояние диапаузы в последнюю декаду августа.

В 2017 г. в середине августа более половины гусениц как на черёмухе, так и на рябине находились в I возрасте (рис. 2В), что обусловлено более поздними сроками откладки яиц самками боярышницы по сравнению с 2014 г. Прохладные температуры августа 2017 г. (табл. 1) привели к медленному накоплению СЭТ и низкой скорости роста гусениц. К последней декаде августа зимовочных коконов обнаружено не было, значительная часть гусениц (50 % под пологом леса и около 23 % на открытых участках) находилась во II возрасте. Только к середине сентября 2017 г. гусеницы боярышницы стали уходить в диапаузу. Вскрытие зимовочных коконов показало, что все гусеницы, перешедшие к состоянию диапаузы, соответствуют III возрасту.

В 2018 г. затяжная холодная весна, медленное накопление СЭТ, необходимой для развития гусениц поздних возрастов и куколок (табл. 1, рис. 1) привела к ещё большему фенологическому сдвигу развития гусениц младших возрастов в конце лета. Так, в последние числа августа под пологом леса небольшая часть (4,6 %) гусениц находилась еще в I возрасте, а половина всей выборки — во II (рис. 2С). Однако

высокие среднесуточные температуры первой декады сентября (табл. 1) позволили гусеницам расти и развиваться быстрее, так, что к 10 сентября от 40 до 48 % гусениц уже находились в коконах и 100 % из них (как и в предыдущем году) в III возрасте.

Мы оценили статистическую значимость различий между исследуемыми участками по соотношению гусениц разных возрастов при помощи критерия χ^2 (табл. 3). Только в трёх случаях не было выявлено статистически значимых различий. Проведённый анализ соотношения ранних возрастов у гусениц боярышницы, развивающихся на разных кормовых породах, а также в условиях разной освещённости и температуры среды, позволяет сделать следующее заключение. Развитие гусениц протекает быстрее на черёмухе, чем на рябине, в условиях хорошей освещённости, чем под пологом леса. Наши результаты дополняют данные других исследований о том, что гусеницы боярышницы предпочитают открытые биотопы [Kuznetsova, Pal'nikova, 2013; Jugovic et al., 2017].

Следующий этап работы представляет собой анализ соотношения возрастов гусениц, успешно реактивировавшихся после зимовки (табл. 4). Нами было показано, что в одной и той же популяции в разные годы гусеницы боярышницы могут перезимовывать на разных возрастах [Zakharova et al., 2015]. Например, после зимовки в 2013 г. доля гусениц II возраста была достаточно высока (около 56 % на черёмухе

Таблица 2. Средние значения температуры воздуха за вегетационный период 2012, 2014, 2017, 2018 по данным метеостанции г. Екатеринбурга

Table 2. Average means air temperature during the vegetation season of 2012, 2014, 2017, 2018 according to the Ekaterinburg meteostation

Период	2012	2014	2017	2018
1–10 апреля	3,7	-1,1	1,3	1,6
11–20 апреля	10,8	5,7	5,9	3,1
21–30 апреля	12,1	3,3	7,7	4,0
Апрель	8,8	2,7	5,0	2,9
1–10 мая	8,1	10,4	10,0	6,9
11–20 мая	16,2	17,5	10,2	10,7
21–31 мая	16,8	15,6	10,5	11,0
Май	13,7	14,5	10,2	9,5
1–10 июня	18,7	16,6	12,7	10,8
11–20 июня	20,4	14,4	17,2	12,7
21–30 июня	21,0	17,8	16,5	19,7
Июнь	20,0	16,3	15,5	14,4
1–10 июля	22,7	18,4	15,6	21,5
11–20 июля	25,6	12,3	19,0	20,6
21–31 июля	17,8	12,7	19,3	20,6
Июль	22,0	14,5	18,0	20,9
1–10 августа	23,2	19,2	17,8	17,5
11–20 августа	17,6	17,1	15,8	16,4
21–31 августа	14,4	15,4	19,3	14,2
Август	18,4	17,2	17,6	16,0
1–10 сентября	12,0	9,5	12,4	12,4
11–20 сентября	9,6	8,7	11,4	13,1
21–30 сентября	11,0	9,0	4,9	10,8
Сентябрь	10,9	9,1	9,5	12,1

под пологом леса), тогда как в остальные годы наблюдений перезимовали практически только гусеницы III возраста (табл. 4). Весной 2017 г. и 2018 г. мы проанализировали возрастной состав гусениц, не только успешно реактивировавшихся, но и погибших в коконах в ходе зимовки. Отметим, что уровень смертности в эти годы был невысок. В 2017 г. средний уровень смертности гусениц (с учётом всех изученных кормовых пород и участков) составил 10,4 %, в 2018 — всего 3,2 %. Все погибшие в коконах гусеницы в течение зим 2016/2017 и 2017/2018 гг. были III возраста. Полученные результаты означают, что осенью 2016 и 2017 гг. гусеницы боярышницы ушли в диапаузу в III возрасте и различия по соотношению возрастов с учетом таких факторов как кормовое растение и освещённость участка полностью нивелировались.

Анализ гусениц, реактивировавшихся весной 2013 г. (табл. 4), свидетельствует о том, что осенью 2012 г. они ушли на зимовку во II и III возрастах. По сравнению с 2017–2018 гг. погодные условия лета

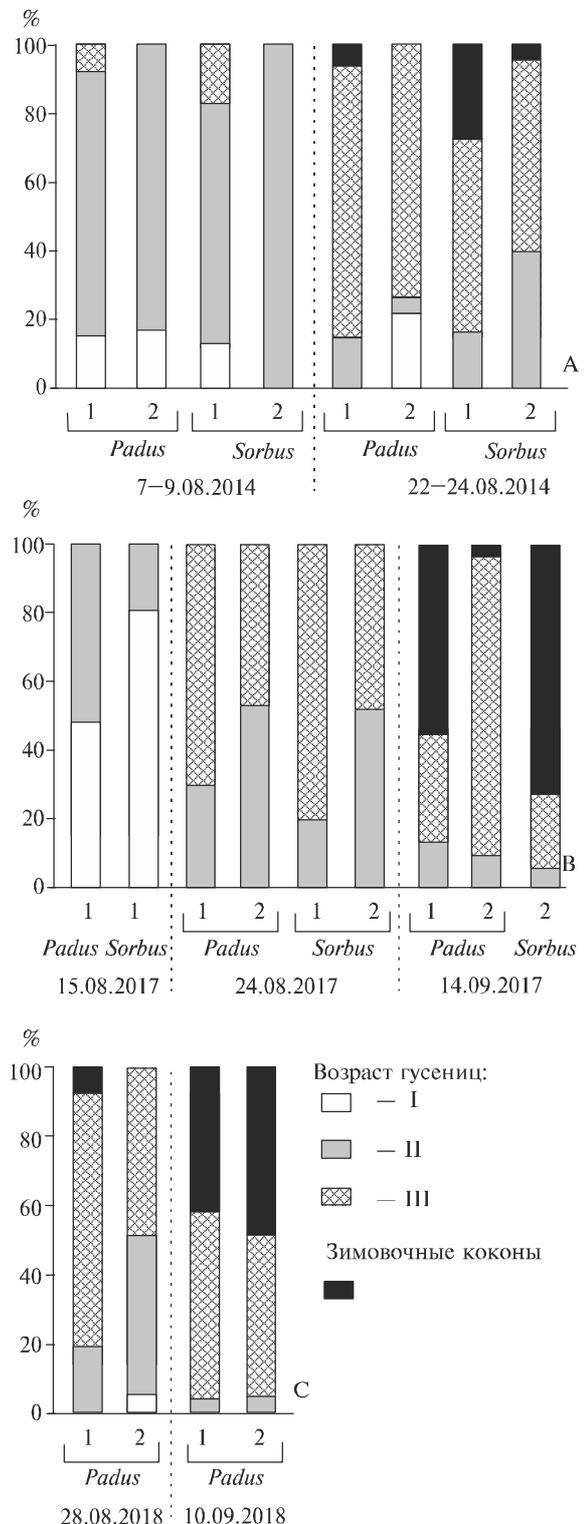


Рис. 2. Соотношение возрастов гусениц *Aporia crataegi*, собранных в 2014 г. (А), 2017 г. (В) и 2018 г. (С) на черёмухе (*Padus*) и рябине (*Sorbus*) в условиях разной степени освещённости: 1 — открытый участок (поле, опушка); 2 — полог леса.

Fig. 2. Instar ratio of *Aporia crataegi* caterpillars collected in 2014 (A), 2017 (B) and 2018 (C) on bird cherry (*Padus*) and rowan (*Sorbus*) in different light conditions: 1 — open area (field, forest edge); 2 — forest canopy.

Таблица 3. Результаты сравнения различных местообитаний боярышницы по соотношению возрастов гусениц при помощи критерия χ^2
 Table 3. The comparison results of different black-veined white habitats from caterpillars instar ratio using the χ^2 criterion

Дата сбора	Сравниваемые выборки	χ^2	p
7–9.08.2014	<i>Padus</i> , открытый участок x <i>Sorbus</i> , открытый участок	4,52	0,10
22–24.08.2014	<i>Padus</i> , открытый участок x <i>Sorbus</i> , открытый участок	18,17	< 0,001
15.08.2017	<i>Padus</i> , открытый участок x <i>Sorbus</i> , открытый участок	20,13	< 0,001
24.08.2017	<i>Padus</i> , открытый участок x <i>Sorbus</i> , открытый участок	2,89	0,09
7–9.08.2014	<i>Padus</i> , полог леса x <i>Sorbus</i> , полог леса	17,99	< 0,001
22–24.08.2014	<i>Padus</i> , полог леса x <i>Sorbus</i> , полог леса	59,23	< 0,001
24.08.2017	<i>Padus</i> , полог леса x <i>Sorbus</i> , полог леса	0,01	0,91
14.09.2017	<i>Padus</i> , полог леса x <i>Sorbus</i> , полог леса	107,5	< 0,001
7–9.08.2014	<i>Padus</i> , открытый участок x <i>Padus</i> , полог леса	7,57	0,02
22–24.08.2014	<i>Padus</i> , открытый участок x <i>Padus</i> , полог леса	34,47	< 0,001
24.08.2017	<i>Padus</i> , открытый участок x <i>Padus</i> , полог леса	10,71	< 0,001
14.09.2017	<i>Padus</i> , открытый участок x <i>Padus</i> , полог леса	74,09	< 0,001
28.08.2018	<i>Padus</i> , открытый участок x <i>Padus</i> , полог леса	26,86	< 0,001
10.09.2018	<i>Padus</i> , открытый участок x <i>Padus</i> , полог леса	0,97	0,62
7–9.08.2014	<i>Sorbus</i> , открытый участок x <i>Sorbus</i> , полог леса	35,48	< 0,001
22–24.08.2014	<i>Sorbus</i> , открытый участок x <i>Sorbus</i> , полог леса	27,59	< 0,001
24.08.2017	<i>Sorbus</i> , открытый участок x <i>Sorbus</i> , полог леса	22,81	< 0,001

2012 г. можно считать более благоприятными: как весенний, так и осенний периоды были значительно теплее (рис. 1, табл. 2). Предположение о влиянии погодных условий на соотношение возрастов гусениц боярышницы при впадении в диапаузу не под-

твердилось. При неблагоприятных погодных условиях вегетационного сезона 2017 г. и особенно 2018 г. произошел фенологический сдвиг начала развития новой генерации и более поздний уход гусениц в диапаузу, но все они перезимовали в III возрасте.

Таблица 4. Соотношение возрастов успешно реактивировавшихся гусениц боярышницы после зимовки
 Table 4. The black-veined white reactivated caterpillars instar ratio after wintering

Год	Дата сбора	Кормовая порода	Место сбора	Возраст гусениц, %	
				II	III
2013	30.03	<i>Padus</i>	Открытый участок	29,5	70,5
			Полог леса	55,9	44,1
2014	15.03	<i>Padus</i>	Открытый участок	0,0	100,0
			Полог леса	0,0	100,0
		<i>Sorbus</i>	Полог леса	4,2	95,8
2015	22.03	<i>Padus</i>	Открытый участок	0,0	100,0
		<i>Sorbus</i>	Открытый участок	0,0	100,0
2016	10.04	<i>Padus</i>	Открытый участок	0,0	100,0
			Полог леса	0,0	100,0
		<i>Sorbus</i>	Открытый участок	0,0	100,0
			Полог леса	0,2	99,8
2017	09.04	<i>Padus</i>	Открытый участок	0,0	100,0
			Полог леса	0,0	100,0
		<i>Sorbus</i>	Открытый участок	0,0	100,0
			Полог леса	0,0	100,0
2018	14.04	<i>Padus</i>	Открытый участок	0,0	100,0
		<i>Sorbus</i>	Открытый участок	0,0	100,0

Заключение

В условиях Среднего Урала возраст гусениц боярышницы при впадении в диапаузу не зависит от погодных условий тёплого сезона, вида кормового растения и биотопической приуроченности. На изменение данных факторов гусеницы реагируют ускоренным или замедленным развитием, что приводит к фенологическому сдвигу момента наступления диапаузы. Наиболее быстро гусеницы младших (I–III) возрастов развиваются на черёмухе в открытых биотопах при высоких температурах. Согласно полученным результатам, гусеницы боярышницы могут уходить в диапаузу в последнюю декаду августа, либо продолжать питаться и подготавливаться к диапаузе ещё в течение месяца — до середины сентября. Наши наблюдения в природной популяции согласуются с данными литературы [Danilevsky, Shel'deshova, 1968] о том, что боярышница является фотопериодически нейтральным видом и изменение длины дня не вызывает индукцию диапаузы. Проверить гипотезу о зимовке части гусениц в более раннем личиночном возрасте (II) из-за нехватки корма при значительной дефолиации кормовых растений вследствие вспышки массового размножения будет возможно при продолжении многолетнего мониторинга изучаемой популяции боярышницы и наступлении следующей фазы градационного цикла.

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН и при поддержке проекта Программы комплексных фундаментальных исследований УрО РАН № 18-4-28.

Литература

Altermatt F. 2010. Climatic warming increases voltinism in European butterflies and moths // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*. Vol.277. No.1685. P.1281–1287.

Ammosov Yu.N. 1996. [The black-veined white (*Aporia crataegi* L.) in Central Yakutia] // *Vrednyye nasekomye lesov Sovetskogo Dal'nego Vostoka*. Vladivostok: Dal'izdat. P.169–172. [In Russian].

[Atlas of medicinal plants of the USSR]. M.: Glavnoye izdatel'stvo meditsinskoy literatury. 1962. 711 p. [In Russian].

Babenko Z.S. 1982. [Phytophagous insects of fruit and berry plants in the Ob forest zone]. Tomsk: TGU. 270 p. [In Russian].

Baranchikov Yu.N. 1987. [Trophic specialization of Lepidoptera]. Krasnoyarsk: ILiD SO AN SSSR. 171 p. [In Russian].

Bogacheva I.A., Zamshina G.A. 2013. Taxonomy, phenology, and trophics of the urban Macrolepidoptera feeding on trees and shrubs // *Russian Journal of Ecology*. Vol.44. No.2. P.164–169.

Danilevsky A.S. 1961. [Photoperiodism and seasonal development of insects]. L.: LGU. 243 p. [In Russian].

Danilevsky A.S., Shel'deshova G.G. 1968. [Adaptive significance of photoperiodic and cold reactivation] //

Fotoperiodicheskiye adaptatsii u nasekomykh i kleshchey. Leningrad: LGU. P.80–99. [In Russian]

Dempster J.P. 1967. The control of *Pieris rapae* with DDT. I. The natural mortality of the young stages of *Pieris* // *Journal of Applied Ecology*. Vol.4. P.485–500.

Despland E. 2018. Effects of phenological synchronization on caterpillar early-instar survival under a changing climate // *Canadian Journal of Forest Research*. Vol.48. P.247–254.

Dubinina V.A., Ponomarenko M.G. 2010. [Primary Lepidoptera — pests of agricultural and fruit crops in the agrocenoses of Sakhalin Island] // *Chteniya pamyati Aleksey Ivanovicha Kurentsova*. Vol.21. P.109–120. [In Russian].

Floater G.J., Zalucki M.P. 1999. Life tables of the processionary caterpillar *Ochrogaster lunifer* Herrich-Schaffer (Lepidoptera: Thaumetopoeidae) at local and regional scales // *Australian Journal of Entomology*. Vol.38. P.330–339.

Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. Vol.4. No.1. 9 p.

[Insects and mites — pests of agricultural crops. Vol.3. Lepidoptera. Pt.2]. SPb.: Nauka. 1999. 410 p. [In Russian]

Isaev A.S., Khebobros R.G., Nedorezov L.V., Kondakov Yu.P., Kiselev L.V., Sukhovol'skiy V.G. 2001. [Population dynamics of forest insects]. M.: Nauka. 374 p. [In Russian].

Isaev A.S., Pal'nikova E.N., Sukhovol'skiy V.G., Tarasova O.V. 2015. [The dynamics of the forest phyllophage insects population: models and forecasts]. M.: KMK. 262 p. [In Russian].

Jugovic J., Grando M., Genov T. 2017. Microhabitat selection of *Aporia crataegi* (Lepidoptera: Pieridae) larvae in a traditionally managed landscape // *Journal of Insect Conservation*. No.21. P.307–318.

Krasnyuk P.I. 1928. [The black-veined white (*Aporia crataegi* L.)] // *Trudy Mleyevskoy sadovo-ogorodnoy opytnoy stantsii*. Entomologicheskii otdel. No.12. Mleev. 44 p. [In Russian]

Kuznetsova V.V., Pal'nikova E.N. 2013. [Analysis of the main population indicators of black-veined white (*Aporia crataegi* L.) in the Krasnoyarsk city suburban plantations] // *VII Chteniya pamyati O.A. Katayeva. Vrediteli i bolezni drevesnykh rasteniy Rossii: Materialy mezhdunarodn. konf.* SPb.: SPbGLTU. P.51–52. [In Russian].

Merrill R.M., Gutiérrez D., Lewis O.T., Gutiérrez J., Díez S., Wilson R. 2008. Combined effects of climate and biotic interactions on the elevational range of a phytophagous insect // *Journal of Animal Ecology*. Vol.77. P.145–155.

Migulin A.A., Osmolovsky G.E. 1976. [Agricultural Entomology]. M.: Kolos. 448 p. [In Russian].

Musolin D. 2007. Insects in a warmer world: ecological, physiological and life-history responses of true bugs (Heteroptera) to climate change // *Global Change Biology*. Vol.13. P.1565–1585.

Musolin D.L., Saulich A.Kh. 2012. Responses of insects to the current climate changes: From physiology and behavior to range shifts // *Entomological Review*. Vol.92. No.7. P.715–740.

Nixon A.E., Roland J. 2012. Generalist predation on forest tent caterpillar varies with forest stand composition: an experimental study across multiple life stages // *Ecological Entomology*. Vol.37. P.13–23.

Parnesan C. 2006. Ecological and evolutionary responses to climate changes // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. Vol.37. P.637–669.

Parnesan C., Yohe G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems // *Nature*. Vol.421. P.37–42.

Sakharov N.L. 1947. [Harmful insects of the Lower Volga]. Saratov: Oblizdat. 424 p. [In Russian].

Saulich A.Kh. 1999. [Seasonal development of insects and the possibility of their dispersal]. SPb.: SPbGU. 247 p. [In Russian].

- Saulich A.Kh., Volkovich T.V. 1996. [Monovoltinism and its regulation in insects] // Entomologicheskoye obozreniye. Vol.75. No.2. P.244–258. [In Russian]
- Settele J. 2008. Climatic risk atlas of European butterflies. M.: Pensoft, 710 p.
- Shaparev Yu.P., Vshivkova T.A. 1978. [Caloric value of vegetable feed of birds of the Lower Angara] // Lesnyye rastitel'nyye resursy Sibiri. Krasnoyarsk. P. 142–149. [In Russian]
- Shkurikhin A.O., Zakharova E.Y., Oslina T.S., Solonkin I.A. 2018. Variation in morphophysiological traits of male and female *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) depending on the timing of adult emergence // Russian Journal of Ecology. Vol.49. No.4. P.356–361.
- [Supervision, accounting and forecasting of conifer and leaf-eating insects mass reproduction in the forests of the USSR]. 1965. M.: Lesnaya promyshlennost'. 524 p. [In Russian]
- Vshivkova T.A. 2009. [Biochemical components that determine the quality of forage plants for gypsy-moth (*Lymantria dispar* L.) early instars caterpillars] // Izvestiya Sankt-Peterburgskoy lesotekhnicheskoy akademii. SPb.: SPbGLTA. Vol.187. P.87–96. [In Russian]
- Watt W.B., Boggs C.L. 2003. Synthesis: butterflies as model systems in ecology and evolution — present and future // Butterflies: ecology and evolution taking flight / C.L. Boggs, W.B. Watt, P.R. Ehrlich. Chicago: University of Chicago Press. P.603–613.
- Zakharova E.Yu., Shkurikhin A.O., Oslina T.S., Kluchereva I.D. 2015. Hibernation survival success of different instars in black-veined white *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) in the Central Urals // Evraziatskii Entomologicheskii Zhurnal. Vol.14. No.2. P.144–148. [In Russian]
- Zalucki M.P., Clarke A.R., Malcolm S.B. 2002. Ecology and behavior of first instar larval lepidoptera. Annual Review of Entomology. Vol.47. P.361–393.
- Zolotarev E.Kh. 1950. [Development of black-veined white caterpillars (*Aporia crataegi* L.) during the wintering period] // Zoologicheskyy zhurnal. Vol.19. No.2. P.152–158. [In Russian].

Поступила в редакцию 25.12.2018