

УДК 595.715

ФИЗИОЛОГИЯ

К. Ф. ГЕЙСПИЦ, Е. И. ГЛИНЯНАЯ, Ф. Д. САПОЖНИКОВА

ОБЩИЙ ПРИНЦИП ВЗАИМОСВЯЗИ РАЗЛИЧНЫХ ПРОЯВЛЕНИЙ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОЙ РЕАКЦИИ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

(Представлено академиком Б. Е. Быховским 19 IV 1971)

В классической литературе все проявления фотопериодической реакции (ф.п.р.) живых организмов обычно делят на два основных противоположных типа — длиннодневный и короткодневный. В последнее время обнаружен еще один тип ф.п.р. — двувёршинный ⁽¹⁾. Наиболее характерные кривые этих трех основных типов ф.п.р. приведены на рис. 1. Между основными типами реакции существует целый ряд переходных форм; это позволило предположить, что все проявления ф.п.р. — частное выражение единой управляющей системы ^(2, 3).

Действительно, деление ф.п.р. на типы в большой мере условно, так как в природе у каждого конкретного вида нет и не может быть стабильности ф.п.р. Наиболее полное соответствие ф.п.р. с погодными, сезонными и географическими особенностями климата может быть достигнуто лишь при пластичности процессов, определяющих ее адаптивную ценность. В настоящее время уже хорошо известны несколько категорий изменчивости ф.п.р., и в частности, экологическая, географическая, сезонная ⁽²⁻⁵⁾; при этом изменения ф.п.р. могут быть настолько значительны, что вызывают даже полную смену типа реакции. Анализ случаев инверсии ф.п.р. позволяет построить систему доказательств общности процессов, обуславливающих различные типы реакции. Для обсуждения этого вопроса в настоящей статье использованы как литературные материалы, так и результаты специально проведенных нами опытов.

Инверсия длиннодневного типа реакции в короткодневный может быть продемонстрирована на примере медведицы *Parasemia plantaginis*, у которой обычная длиннодневная реакция, проявляющаяся при пониженной температуре, переходит в короткодневную при повышенной температуре ⁽²⁾. Аналогичная смена типов ф.п.р. под влиянием температурных условий

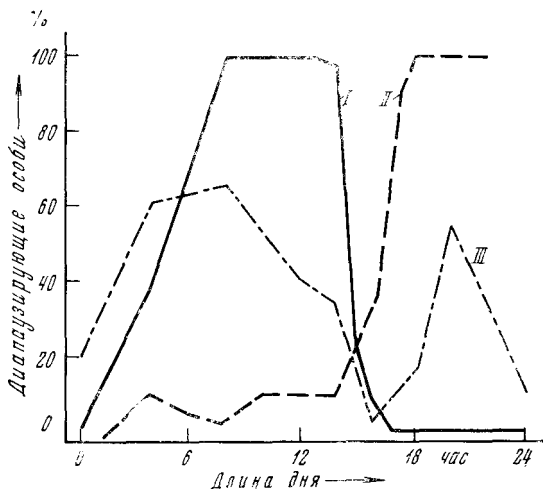


Рис. 1. Различные типы фотопериодических кривых. I — длиннодневный тип — *Pieris brassicae* L. при 24° (по ⁽²⁾); II — короткодневный тип — *Stenocranus minutum* Fabr. при 20° (по Muller, 1957); III — двувёршинный тип — *Drosophila phalerata* Meig. при 18° (по ⁽¹⁾)

показана Масакки на примере пяденицы *Abraxas miranda* Butler ⁽⁶⁾; в его опытах летняя диапауза куколок возникала при воспитании гусениц в длинном дне и высокой температуре, а пониженная температура и короткий день способствовали формированию зимней куколочной диапаузы.

Взаимные переходы длиннодневного типа реакции в процессе сезонных изменений ф.п.р. известны, например, для грибной мухи *Drosophila phalerata* Meig., у которой двувершинная кривая наблюдается в течение большей части года и лишь в зимний период она превращается в длиннодневную ⁽¹⁾.

При сопоставлении ф.п.р. различных географических популяций капустной совки *Varathra brassicae* L. можно наблюдать ряд переходов между длиннодневным и короткодневным типами реакции. Попу-

ляциям этого вида из Европы и северной Японии свойствен длиннодневный тип реакции с зимней диапаузой. Южные японские популяции, наряду с длиннодневной, имеют также и короткодневную реакцию с летней диапаузой, причем по мере продвижения на юг роль короткодневной реакции возрастает, и у самой южной популяции сохраняется лишь этот тип реакции ^(2, 7).

Изменение типа ф.п.р. в сезоне может наблюдаться не только в ряду поколений, но и на протяжении одной и той же генерации. У шерстолапки плодовой *Dasyshiga pudibunda* L. короткодневный тип реакции, наблюдающийся летом, обуславливает диапаузу гусениц; осенью проявляется длиннодневный тип реакции, который обеспечивает зимнюю куколочную диапаузу ⁽⁸⁾. У заморозковой листовертки *Exapate congelatella* Cl. реактивация диапаузирующих летом куколок регулируется ф.п.р. короткодневного типа, а зимняя диапауза яиц прекращается после реактивирующего действия низких зимних температур ⁽⁹⁾. Смена типа реакции может происходить даже на одной и той же фазе развития: у серой зерновой совки *Nadena sordida* Bkh. летний период покоя гусениц последнего возраста, регулируемый короткодневной ф.п.р., переходит в зимний, и дальнейшее развитие становится возможным лишь после холодной реактивации ⁽¹⁰⁾.

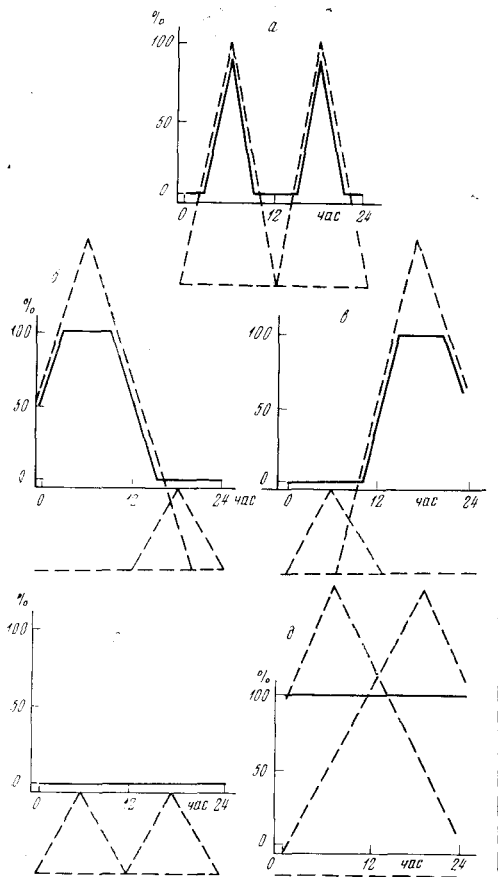


Рис. 2. Взаимосвязь различных модификаций фотопериодических кривых (схема). а — двувершинная, б — длиннодневная, в — короткодневная, г — бездиапаузная, д — модификация с диапаузой во всех вариантах. Сплошная линия — диапаузирующие особи, пунктирная — уровень тенденции к диапаузе

Таким образом, инверсии типов ф.п.р. совершаются легко и под влиянием различных обстоятельств. Есть основание утверждать, что это обычное в природе явление. По мнению Бюннинга ⁽¹¹⁾, смена типов реакции свойственна как животным, так и растениям и служит приспособлением к циклическим изменениям внешних условий.

Приведенные материалы об инверсиях типов ф.п.р. позволяют построить схему, демонстрирующую общий принцип регуляции фотопериодических адаптаций (рис. 2). Согласно схеме, в основе всех модификаций ф.п.р. лежит способность к максимальному проявлению тенденции к диапаузе в двух областях фотопериодической шкалы, соответственно чему могут проявляться и два пика диапаузы — длиннодневный и короткодневный.

В зависимости от степени выраженности обоих пиков кривая ф.п.р. принимает тот или иной вид. Двувершинный характер ф.п.р. обнаруживается в тех случаях, когда тенденция к диапаузе в области обоих пиков развита одинаково хорошо, но поля их не перекрываются (рис. 2а). Этот тип ф.п.р. служит исходным для всех остальных ее проявлений и отражает адаптацию к переживанию двух неблагоприятных периодов года, характеризующихся различной длиной дня. Высокая тенденция к диапаузе в области короткодневного пика в сочетании с низкой тенденцией в области длиннодневного

проявляется в реакции длиннодневного типа (рис. 2б), при которой диапауза служит для переживания неблагоприятного зимнего периода. Обратное соотношение между пиками дает реакцию короткодневного типа (рис. 2в), в этом случае диапауза чаще всего — приспособление к переживанию летнего засушливого периода. Бездиапаузная модификация ф.п.р. проявляется тогда, когда тенденции к диапаузе обоих пиков развиты настолько слабо, что находятся ниже порогового уровня, необходимого для проявления диапаузы (рис. 2г); такая реакция свойственна видам, развивающимся в местах, где погодные и климатические условия не препятствуют активному развитию на протяжении всего года. При запредельно-сильной выраженности обоих пиков проявляется модификация с диапаузой во всех фотопериодах, иными словами — облигатный моноциклзм (рис. 2д); этот тип реакции формируется в тех случаях, когда период, благоприятный для активного развития, очень короток.

Для экспериментальной проверки предложенной схемы нами был избран метод селекции по фотопериодическим показателям, так как известно, что этим методом можно в короткие сроки радикально изменить ф.п.р. В качестве модели взят обыкновенный паутинный клещ *Tetranychus urticae* Koch — вид с имагинальной диапаузой, для которого рядом авторов описывалась лишь типичная длиннодневная кривая. Однако в недавнее время в нашей лаборатории для ленинградской популяции этого вида в ходе сезонных изменений были обнаружены отклонения фотопериодических кривых в сторону двувершинного типа ⁽¹²⁾. Мы

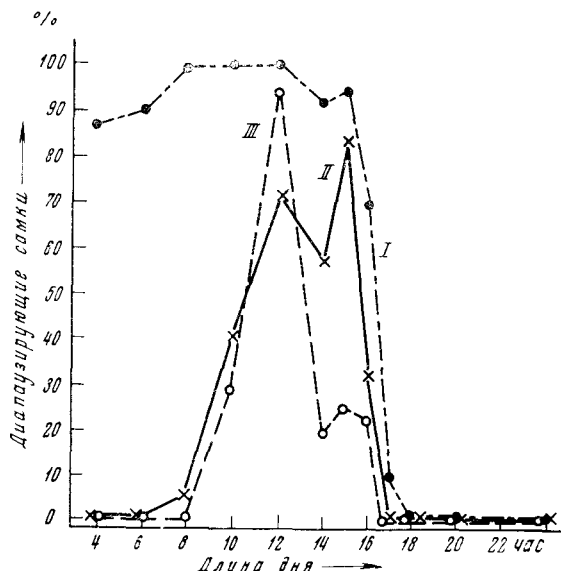


Рис. 3. Изменение фотопериодической реакции *Tetranychus urticae* Koch (ленинградская популяция) в результате отбора на бездиапаузное развитие. Температура 25°. I — исходная реакция; II — реакция после шести поколений отбора при длине дня 4 часа; III — реакция после шести поколений отбора при длине дня 14 часов.

исходили из того, что если эти отклонения не случайны, а действительно отражают закономерности, предусматриваемые нашей схемой, то их можно сделать более четкими. Для этого путем селекции следует соответствующим образом изменить тенденцию к диапаузе в области обоих предполагаемых пиков.

Опыты проводились с ленинградской популяцией *T. urticae* при 25°. Самки клеща были собраны на травянистой растительности в середине сентября. Исходная ф.п.р. имела длиннодневный характер с едва наме-чающейся двувёршинностью: слабое снижение тенденции к диапаузе при длине дня 14 час. (рис. 3, I). В течение шести поколений при длине дня 4 часа проводился прямой массовый отбор, в ходе которого сохранялись активные самки, а диапаузирующие отбраковывались. Проверка ф.п.р. в седьмом поколении показала, что в короткодневной части фотопериодической шкалы тенденция к диапаузе резко снизилась, в результате чего в этой области проявился четкий пик с эпицентром при 12 час. света; правая часть кривой существенно не изменилась. В связи с описанными изменениями четко выявился двувёршинный характер кривой, причем граница между двумя пиками оказалась приуроченной к 14 час. света в сутки, т. е. к той же длине дня, как и при исходной реакции (рис. 3, II). Дальнейшая селекция на снижение тенденции к диапаузе, проводившаяся при 14-часовом режиме в течение двух поколений отбора, дала также очень сильный, но противоположный эффект: тенденция к диапаузе в области правого пика резко снизилась, левый же пик оказался совершенно не затронутым этим этапом отбора (рис. 3, III).

Все это говорит о том, что у *T. urticae* по существу имеет место двувёршинный тип реакции, который при высокой тенденции к диапаузе, ведущей к слиянию обоих пиков, внешне проявляется в виде реакции длиннодневного типа. Не исключена возможность, что использование методов, ослабляющих тенденцию к диапаузе, позволит выявить двувёршинную основу ф.п.р. и у некоторых других видов членистоногих, в настоящее время считающихся типично длиннодневными.

Конкретные кривые различных типов ф.п.р. не всегда имеют идеально правильную форму. Довольно часто наблюдаются некоторые отклонения, свидетельствующие о разнокачественности популяции по степени выраженности обоих пиков (рис. 1, II). Неоднородность популяции по этому признаку и есть та база, на основе которой совершается отбор под воздействием определенных внешних условий, следовательно в природе потенциально возможны все взаимные переходы между различными модификациями ф.п.р. Все это позволяет рассматривать фотопериодические адаптации как довольно подвижную и гибкую систему.

Ленинградский государственный университет
им. А. А. Жданова

Поступило
9 IV 1971

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ К. Ф. Гейспиц, Н. П. Симоненко, Энтомол. обзор., 49, № 1, 83 (1970).
² А. С. Данилевский, Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых, Л., 1961.
³ А. С. Данилевский, Н. И. Горышин, В. П. Тыщенко, Тр. Петергофск. биол. инст., 20, 40 (1970). ⁴ S. Masaki, Bull. Fac. Agric. Hiroasaki Univ., 7, 66 (1961). ⁵ К. Ф. Гейспиц, Сборн. Фотопериодические адаптации у насекомых и клещей, Л., 1968, стр. 52. ⁶ S. Masaki, Bull. Fac. Agric. Hiroasaki Univ., 5, 14 (1959). ⁷ S. Masaki, Bull. Fac. Agric. Mie Univ., 13, 29 (1956). ⁸ К. Ф. Гейспиц, А. И. Заранкина, Энтомол. обзор., 42, № 1, 29 (1963). ⁹ А. С. Данилевский, Г. Г. Шельдешова, Сборн. Фотопериодические адаптации у насекомых и клещей, Л., 1968, стр. 80. ¹⁰ С. Г. Бобинская, Зоол. журн., 45, № 11, 1959 (1966). ¹¹ E. Büning, Photochem. Photobiol., 9, 219 (1969). ¹² К. Ф. Гейспиц, Ф. Д. Сапожникова, М. Н. Таранец, Тез. докл. II Всесоюз. акарологич. совещ., 1, 130 (1970).