

ХЕЛЬДУР КОПВИЛЛЕМ, ААРЕ КУУЗИК

К ХОЛОДОСТОЙКОСТИ ЗИМУЮЩИХ ЯИЦ РЫЖЕГО СОСНОВОГО ПИЛИЛЬЩИКА *NEODIPRION SERTIFER* (GEOFFR.) И ЕГО ЯЙЦЕЕДА *ACHRYSOCHARELLA RUFORUM* (KRAUSSE)

В климатических условиях Эстонской ССР в суровые зимы наблюдалось вымерзание яиц рыжего соснового пилильщика (Каги, 1940), зимующих в кронах деревьев выше снегового покрова. На основе природной смертности, однако, трудно уверенно установить критические для яиц зимние температуры. Поэтому интерес представляет лабораторное изучение холодостойкости яиц, позволяющее оценить смертность по минимальным температурам воздуха в местах зимовок.

Имеющиеся данные о точке переохлаждения (ТП) яиц рыжего соснового пилильщика из разных климатических зон получены методикой, где яйца извлекались из иглы (Sullivan, 1965; Juutinen, 1967) или были частично обнажены (Куузик, Копвиллем, 1970). Извлечение яиц из иглы, однако, легко приводит к повышению их ТП, обусловливаемому некоторыми внешними факторами. В результате повышается средняя ТП серии и тем самым возникает опасность недооценки холодостойкости яиц пилильщика.

Нами изучена сезонная динамика переохлаждения и время замерзания яиц без их удаления из иглы при помощи специально выработанной методики. Полученные лабораторные данные о холодостойкости яиц сравнивались с данными о выживании яиц в исследуемом очаге вредителя после их перезимовки.

Данных об успешности зимовки яйцеда *Achrysocharella ruforum* (Krausse) в климатических условиях Северной Европы имеется еще мало. Известно, что в очагах размножения рыжего соснового пилильщика этот хальцид зимует взрослой личинкой внутри яйцевой оболочки названного хозяина (рис. 1) (Копвиллем, 1963, 1964; Juutinen, 1967). Результаты изучения сравнительной холодостойкости яиц пилильщика и яйцеда помогают глубже понять влияние отдельных факторов в динамике их численности.

Материал и методика

Сборы опытного материала проводились в лесничестве Сару Вируского лесхоза на юго-востоке Эстонской ССР.

Для получения наиболее реальных показаний холодостойкости ветки с яйцами доставлялись из очага вредителя непосредственно перед опытами (не ранее трех дней до замораживания). Перед опытами эти ветки хранились при внешней температуре в больших свободно проветриваемых полевых инсектариях.

Оценка зимней выживаемости яиц пилильщика производилась на основе проб,

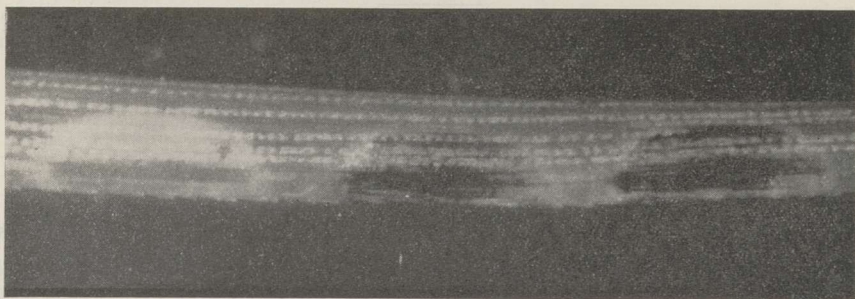


Рис. 1. Зараженные яйцеедом *Achrysocharella ruforum* (Krausse) яйца рыжего соснового пилильщика *Neodiprion sertifer* (Geoffr.). Левое яйцо заражено.

взятых с крон 10—15-метровых модельных деревьев из исследуемого очага размножения вредителя.

Каждое яйцо замораживалось вместе с отрезком иглы, внутри которой оно находилось, чтобы предотвратить возможные повреждения оболочки яйца. Скрытые в игле яйца хорошо защищены от случайного замерзания от контактной влаги, описанного Р. В. Солтом (Salt, 1958). К тому же яйца с отрезками иглы, замораживаемые в зимние месяцы, все время оставались при отрицательной температуре, включая моменты их приклеивания (тонким слоем вазелина) к термоспау.

Для проверки реальности полученных показаний ТП был поставлен специальный опыт: заостренный конец термоспая вводился в торец отрезка иглы таким образом, чтобы он находился в ткани иглы рядом с яйцом. Термоизоляцией служил 3—4 мм слой вазелина, которым покрывалась свободная часть термопары, а также игла, свободной же оставалась та часть иглы, где находилось яйцо. Не было обнаружено достоверной разницы ($P=0,05$) между ТП, полученной вышеописанным способом и обычным контактным методом замораживания. Быстрому выравниванию температуры между термопарой и объектом способствовала также незначительная масса последнего (2—3 мг). Кроме того, для обеспечения одинаковой температуры объекта и термопары охлаждение проводилось относительно медленно — $0,6 \pm 0,3^\circ$ в минуту. Было установлено, что различная скорость охлаждения объекта в интервале от $0,5$ до 2° в минуту не влияла на величину ТП. Таким образом, данные настоящей работы вполне сравнимы с результатами, полученными охлаждением объекта со скоростью от 1 до 2° в минуту.

ТП определялась с помощью микроамперметров М95, соединенных с термопарами медь-константан. Для установления времени замерзания при постоянной температуре отрезки иглы с яйцами приклеивались по 4—6 штук к одной термопаре. Последняя была переключена на самопишущий потенциометр (ЭПП-09МЗ, 0—10 мВ), чувствительность которого была увеличена по А. Голубеву (1964). Моменты замерзания отдельных яиц взяты с записей на диаграммной ленте потенциометра.

Для длительных экспозиций (до двух суток) был сконструирован специальный криостат (рис. 2), работающий по принципу аспирации. Холодильным сосудом для него использовался 15-литровый термос, наполненный до половины углекислым снегом, над которым была поставлена жестяная банка, куда, в свою очередь, помещался 1-литровый термос с охлажденным до нужной степени спиртом. Водоструйным вакуумным насосом прокачивали через эту банку относительно теплый воздух, поступающий извне в большой термос. Поток воздуха подавался с помощью клапанного реле (от холодильного термостата), управляемого термометром сопротивления от регулирующего моста (МСР1). Таким способом обеспечивался вокруг малого термоса заданный прибором терморегим, частые колебания которого несколько не отражались в среде спирта.

Термопара с приклеенными к ней объектами была герметически закупорена в пробирку и опущена в спирт. Для предотвращения термоградиента спирт постоянно перемешивался пропеллерной мешалкой, стержень которой выступал из большого термоса.

Результаты

Изучение осенней и зимней динамики переохлаждения яиц рыжего соснового пилильщика показало (табл. 1), что наибольшая холодостойкость была достигнута к третьей декаде января и сохранилась до середины марта (средние ТП от $-40,2$ до $-40,8^{\circ}\text{C}$). Таким образом, ТП оставались на одном уровне около трех месяцев. Общее понижение средней ТП в течение осенних и зимних месяцев было лишь $5,6^{\circ}$, однако эта разница может быть еще большей, ибо начальная ТП яиц, извлеченных из овариисамки, по Ч. Р. Салливану (Sullivan, 1965), примерно -30° .

Первые особи с ТП ниже $-38,0^{\circ}$ обнаружены нами уже в начале ноября, тогда они составляли лишь 2—3%. В дальнейшем их число постепенно увеличивалось и достигло к началу декабря 6,5%. Первые яйца с ТП ниже $-40,0^{\circ}$ обнаружены 12 января. В различных сериях со средней ТП от $-40,2$ до $-40,8^{\circ}$ 15—40% яиц имели ТП от $-41,0$ до $-41,9^{\circ}$, являясь самой холодостойкой частью популяции. Таким образом, средняя ТП яиц пилильщика отражает холодостойкость, а тем самым и зимнюю выживаемость не полностью, если не учитывать индивидуальную изменчивость внутри популяции.

В опытных сериях в течение зимы 1969/1970 гг. размах вариации уменьшился — до третьей декады января он был более 2° , а после названного срока, когда ТП достигала наиболее низкого уровня, составлял лишь $0,8$ — $1,9^{\circ}$. Это указывает на стабилизацию физиологического состояния в популяции пилильщика к концу января. Снова индивидуальные различия в переохлаждении увеличились с повышением средней ТП весной.

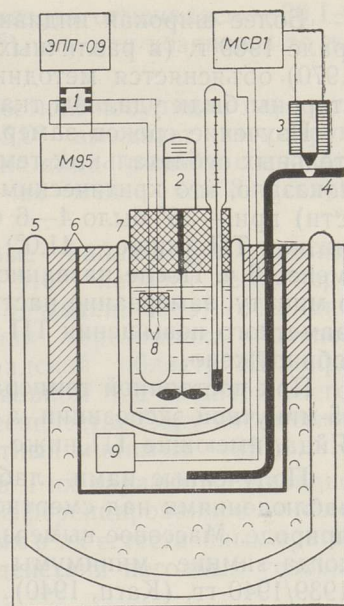


Рис. 2. Принципиальная схема аспирационного криостата: 1 — тумблер, 2 — электромотор с винтовой мешалкой, 3 — клапанное реле, 4 — резиновый шланг, ведущий к водоструйному насосу, 5 — наружный термос с углекислым снегом, 6 — поролоновая изоляция между стенками термосов и жестяной коробкой, 7 — внутренний термос, 8 — термоспай внутри пробирки, 9 — медный термометр сопротивления.

Динамика переохлаждения яиц *Neodiprion sertifer* (Geoffr.) зимой 1969/1970 гг.

Даты замораживания яиц	Средняя ТП опытных серий* ($M \pm m$)	Размах вариации
3/XI	$-35,1 \pm 0,43$	$-35,2 \dots -38,1$
10/XI	$-36,1 \pm 0,53$	$-33,4 \dots -36,4$
2/XII	$-36,2 \pm 0,46$	$-34,7 \dots -38,2$
21/XII	$-36,6 \pm 0,62$	$-35,4 \dots -38,4$
31/XII	$-38,0 \pm 0,38$	$-35,8 \dots -38,9$
12/I	$-39,7 \pm 0,36$	$-36,4 \dots -40,1$
19/I	$-38,5 \pm 0,46$	$-35,6 \dots -39,0$
20/I	$-40,1 \pm 0,32$	$-39,5 \dots -40,6$
22/I	$-40,6 \pm 0,21$	$-40,3 \dots -41,3$
28/I	$-40,5 \pm 0,31$	$-40,1 \dots -41,9$
10/II	$-40,3 \pm 0,36$	$-39,6 \dots -41,3$
27/II	$-40,3 \pm 0,27$	$-39,9 \dots -41,3$
6/III	$-40,2 \pm 0,28$	$-40,0 \dots -41,0$
15/III	$-40,5 \pm 0,33$	$-40,2 \dots -41,1$
26/III	$-37,9 \pm 0,53$	$-35,5 \dots -38,6$

* В каждой серии $n=22$.

Более широкая индивидуальная изменчивость ТП в январе и феврале 1969 г. (в различных сериях от 2 до 5,7°) (Куузик, Копвиллем, 1970) объясняется методикой замораживания: яйца, у которых с одной стороны были удалены ткани иглы, нередко замерзали преждевременно.

Изучение сроков замерзания отдельных яиц в постоянных отрицательных сублетальных температурах со средней ТП от $-40,2$ до $-40,8^{\circ}$ показало, что критическим временем (приводящим к 50%-ной смертности) при -38° было 4—6 ч. Яйца той же серии, обладающие наиболее низкой ТП (ниже $-41,0^{\circ}$), выдержали эту температуру в течение не менее 6 ч. После названного срока, при понижении температуры $0,5^{\circ}$ в минуту, замерзание наступало при $-41,2$ — $-41,6^{\circ}$. Таким образом, заметного повышения ТП в течение экспозиционного срока не было обнаружено.

При постоянной температуре $-39,0^{\circ}$ первые особи замерзали после 15-минутной экспозиции, а гибель 50% наступала в течение 20—30 мин. Яйца, имеющие ТП ниже $-41,0^{\circ}$, выдерживали $-39,0^{\circ}$ 3—5 ч.

Полученные нами лабораторные данные хорошо согласуются с наблюдениями над смертностью яиц рыжего соснового пилильщика в природе. Массовое вымерзание яиц пилильщика отмечено в те годы, когда зимние минимумы опускались ниже $-40,0^{\circ}$, например зимой 1939/1940 гг. (Каги, 1940).

Установленная нами смертность яиц пилильщика от абиотических факторов в исследуемом очаге весной 1970 г. на трех модельных деревьях составляла 100% (в каждой пробе 200 яиц). Так как осенью 1969 г. общая смертность яиц не превышала 12%, то основная гибель должна была наблюдаться зимой и, по всей вероятности, от сильных морозов (местная минимальная температура воздуха зимой 1969/1970 гг. -39°).

В Финляндии П. Ютинен (Juutinen, 1967) обнаружил вылупление ложногусениц высоко в кроне деревьев весной вслед за морозами (в январе $-40,2^{\circ}$ и в феврале $-43,1^{\circ}$). Следовательно, ТП этих яиц должна была быть ниже -40° .

Увеличение холодостойкости яиц у рыжего соснового пилильщика по направлению к северным широтам показано Ч. Р. Салливэном (Sullivan, 1965). При этом для латвийской популяции он дает ТП $-34,5^{\circ}$, таким образом, на $5-6^{\circ}$ выше полученной нами величины. Но вряд ли можно ожидать в ТП и холодостойкости яиц пилильщика каких-либо заметных различий в близких по климатическим условиям Эстонской и Латвийской ССР. Вероятно, эти различия складываются на методической основе.

Некоторое влияние на результаты изучения холодостойкости могут оказать условия природной и лабораторной акклимации. Например, имеются данные о понижении ТП яиц пилильщика под действием низких температур (Sullivan, 1965). Известно также, что различные географические популяции насекомых могут обладать неодинаковой способностью к холодовой закалке (Данилевский, Кузнецова, 1968).

Цикл развития яйцеда *Achrysocharella ruforum* в очагах размножения рыжего соснового пилильщика еще недостаточно освещен. Мало известны также факторы, ограничивающие численность этого паразита в природе. Поэтому представляет интерес исследование успешности его перезимовки выше снегового покрова в данных климатических условиях. Лабораторное сравнение холодостойкости рыжего соснового пилильщика и этого яйцеда показало следующее. В начале декабря ТП личинок яйцеда была $-33,5 \pm 0,15^{\circ}$ (размах вариации от $-33,1$ до $-34,5^{\circ}$). таким образом, на $2-3^{\circ}$ выше ТП яиц пилильщика. В середине января

эта разница возросла на $3-4^{\circ}$. Так, ТП паразита отмечалась $-36,1 \pm 0,12^{\circ}$ (размах вариации от $-34,2$ до $-37,4^{\circ}$), а у яиц хозяина в то же время $-39,4^{\circ}$.

Следовательно, для значительной части местной популяции паразита $-36,0^{\circ}$ является летальным порогом, а $-35,0^{\circ}$ вызывает некоторую смертность уже при 2—3 ч экспозиции. Однако яйца рыжего соснового пилильщика в середине января выдержали не менее чем 8-часовую экспозицию при $-36,0^{\circ}$.

Имеются лишь немногочисленные полевые наблюдения о зимней выживаемости яйцеда. Данные, по которым этот паразит легко переносит зимние минимальные температуры (Рывкин, 1963), очевидно, относятся к более мягкому климату. Успешная перезимовка яйцеедом суровой зимы с минимумом -40° в Ленинградской области (Шапиро, 1964) могла, на наш взгляд, произойти в основном под защитой снежного покрова. Уцелевших особей яйцеда в лесничестве Сару после зимы 1969/1970 гг. нам найти не удалось (абсолютный минимум -39°).

Случаи различной холодостойкости хозяев и их паразитов, очевидно, нередки, учитывая литературные данные. Дифференцированное отношение к факторам абиотической среды насекомых и их естественных врагов создает широкие возможности косвенного действия погодных условий на колебания численности (Викторов, 1967).

По данным наших опытов можно заключить, что в климатических условиях Эстонской ССР нередко зимы с летальными температурными минимумами для зимующего выше снегового покрова яйцеда, которые в то же время не вызывают заметной смертности в популяции пилильщика. Частичное вымерзание пилильщика может, таким образом, сигнализировать о возможном последующем повышении его численности, обусловленном массовой гибелью яйцеда.

ЛИТЕРАТУРА

- Викторов Г. А., 1967. Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черепашки. М.
- Голубев А. В., 1964. Измерение и регистрация температуры в грунтах с помощью термозлементов. М.
- Данилевский А. С., Кузнецова И. А., 1968. Внутривидовые адаптации насекомых к климатической зональности. В сб.: Фотопериодические адаптации у насекомых и клещей. Л.: 5—51.
- Копвиллем Х., 1963. *Neochrysocharis (Achrysocharella) ruforum* (Krausse) (Eulophidae) как паразит яиц рыжего соснового пилильщика *Neodiprion sertifer* (Geoffr.) в Эстонской ССР. Изв. АН ЭССР. Сер. биол. 12 (1): 73—80.
- Копвиллем Х., 1964. К познанию паразитов рыжего соснового пилильщика *Neodiprion sertifer* (Geoffr.) в Эстонской ССР. Изв. АН ЭССР. Сер. биол. 13 (3): 163—170.
- Куузик А., Копвиллем Х., 1970. Экспериментальные данные о холодостойкости яиц рыжего соснового пилильщика *Neodiprion sertifer* (Geoffr.) Изв. АН ЭССР. Биол. 19 (4): 329—335.
- Рывкин Б. В., 1963. Энтомофаги и защита леса. Минск.
- Шапиро В. А., 1964. Значение паразитов рыжего соснового пилильщика в лесах Ленинградской области. В сб.: Исследования по биологическому методу борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства. Новосибирск: 210—213.
- Juutinen P., 1967. Zur Bionomie und zum Vorkommen der roten Kiefernbuschhornblattwespe (*Neodiprion sertifer* Geoffr.) in Finnland in den Jahren 1959—65. Helsinki.
- Karu A., 1940. Punaka männivaablase (*Lophyrus rufus* Rtz.) esinemisest Eestis 1938. ja 1939. a. Eesti Mets (12): 456—460.

- Sullivan C. R., 1965. Laboratory and field investigations on the ability of eggs of the European pine sawfly, *Neodiprion sertifer* (Geoffrey) to withstand low winter temperatures. *Canad. Entomol.* 97 (9) : 978—993.
- Sait R. W., 1958. Application of nucleation theory to the freezing of supercooled insects. *J. Insect Physiology* 2 (3) : 178—188.

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
10/VI 1970

HELDUR KOPVILLEM, AARE KUUSIK

**PUNAKA MÄNNIVAABLAASE — NEODIPRION SERTIFER (GEOFFR.)
TALVITUVATE MUNADE JA NENDE PARASIIDI ACHRYSOCHARELLA RUFORUM
(KRAUSSE) KÜLMAKINDLUSEST**

Resümee

Punaka männivaablase munade allajahtumisvõimet ja külmataluvust uuriti spetsiaalse aspiratsioonikrüostaadi abil, mille tööprintsip ja skeem on artiklis esitatud. Mune külmutati neid okkalõikudest eraldamata, et vältida munakesta mehaanilisi vigastusi ning allajahtumispunkti kunstlikku tõusu kõrgemate näitude suunas.

Jaanuari III dekaadist kuni märtsi keskpaigani (1970. a.) olid munade keskmised allajahtumispunktid $-40,2 \dots -40,8^{\circ}\text{C}$, 15...40% -l neist munadest aga oli allajahtumispunkt $-41,0 \dots -41,9^{\circ}$. Allajahtumispunkti individuaalne varieeruvus vähenes talve jooksul, ületades kuni jaanuari viimase dekaadini 2° , maksimaalse allajahtumisvõime perioodil (allajahtumispunkt alla $-40,0^{\circ}$) aga moodustas vaid $0,8 \dots 1,9^{\circ}$. See viitab füsioloogilise seisundi stabiliseerumisele populatsioonis. Kriitiliseks munade külmumise ajaks $-38,0^{\circ}$ juures märgiti 4...6 tundi, $-39,0^{\circ}$ juures aga 20...30 minutit. Kõige külmakindlamad isendid (allajahtumispunkt $-41,0 \dots -41,9^{\circ}$) pidasid $-39,0^{\circ}$ juures vastu 3...5 tundi.

Need katseandmed ühtivad välivaatlustel tehtud tähelepanekutega, mille järgi massilist munade külmumist looduses on märgitud neil talvedel, kui õhutemperatuuri absoluutsed miinimumid olid alla $-39,0^{\circ}$.

Punaka männivaablase efektiivse munaparasidi *Achrysocharella ruforum*'i (Krausse) allajahtumisvõime jäi peremehe omast jaanuari keskel maha ca 4° , mil parasidi letaalse lävena märgiti $-35 \dots -36^{\circ}$, punakal männivaablasel aga $-38 \dots -39^{\circ}$.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Zooloogia ja Botaanika Instituut

Toimetusse saabunud
10. VI 1970

HELDUR KOPVILLEM, AARE KUUSIK

**ON THE COLD-HARDINESS OF OVERWINTERING EGGS OF THE
EUROPEAN PINE SAWFLY — NEODIPRION SERTIFER (GEOFFR.) AND ITS
PARASITE ACHRYSOCHARELLA RUFORUM (KRAUSSE)**

Summary

The undercooling ability and time to freeze was examined by the use of an aspiration-cryostat (the apparatus is shown in Fig. 2). The eggs were not separated from the needle, but were frozen with sections of the needle. Thus, mechanical injuries of eggs and an artificial ascent of mean undercooling point were avoided.

From the third decade of January to the middle of March (1970) the mean undercooling point showed $-40,2 \dots -40,8^{\circ}\text{C}$, but in 15 to 40 per cent of the eggs of these series the undercooling point reached $-41,0 \dots -41,9^{\circ}$, thus proving to be the most cold-hardy portion of the population investigated.

Individual variation in the series decreased during the winter: up to the last decade of January it exceeded 2° , but during the period of maximal undercooling ability (the mean undercooling point below $-40,0^{\circ}$) it was only $0,8 \dots 1,9^{\circ}$, indicating a stabilization of the physiological state in the population.

The critical time to freeze (half-life) at -38.0° was 4–6 hours, but at -39.0° it was 20–30 minutes. The most cold-hardy eggs (undercooling point $-41.0\dots-41.9^{\circ}$) tolerated -39° during 3–5 hours.

The present experimental data are well correlated with earlier field investigations, where extensive egg mortality was stated during winters with absolute air minimum temperatures below -39.0° .

A comparison of undercooling points of the eggs of the European pine sawfly and its egg parasite *Achrysocharella ruforum* (Krausse) showed that the latter was less cold-hardy, its lethal threshold being $-35\dots-36^{\circ}$.

Academy of Sciences of the Estonian SSR,
Institute of Zoology and Botany

Received
June 10, 1970