

**БИОЛОГИЯ  
И ПОЧВОВЕДЕНИЕ**

Е. Х. ЗОЛОТАРЕВ

**О НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЯХ РАЗВИТИЯ КИТАЙСКОГО ДУБОВОГО ШЕЛКОПРЯДА В СВЯЗИ С НАЛИЧИЕМ ДИАПАУЗЫ В ЕГО ОНТОГЕНЕЗЕ**

(МАТЕРИАЛЫ К ВЫЯСНЕНИЮ НАСЛЕДОВАНИЯ СВОЙСТВ, ПРИОБРЕТАЕМЫХ ОРГАНИЗМОМ В ПРОЦЕССЕ ЖИЗНИ)

В наших прежних работах по биологии развития китайского дубового шелкопряда (*Antheraea Pernyi* G.-M.) выяснен ряд особенностей протекания куколочной диапаузы [6, 7] и возникновения ее у данного насекомого [3, 4, 5]. Последнему вопросу посвящены также исследования Данилевского [2], Андриановой [1] и др. Поэтому настоящая работа не касается того этапа онтогенеза шелкопряда, в итоге осуществления которого возникает диапауза, т. е. не касается гусеницы шелкопряда. Она не затрагивает также и периода самой диапаузы в куколке. Задачей настоящей статьи является выяснение влияния диапаузы на последующее развитие дубового шелкопряда. Если рассматривать весь онтогенез насекомого в целом, то эта задача может быть сформулирована еще и так: в чем заключаются особенности развития насекомого, прошедшего период диапаузы?

Этот вопрос имеет не только теоретический интерес, но также известное методологическое и практическое значение. В предыдущих наших работах [4, 5], полемизируя с формальными генетиками о природе вольтинности дубового шелкопряда и путях управления этим явлением, мы далеко еще не полностью могли утверждать необходимость выведения моновольтинной породы путем использования наследуемости признаков, приобретаемых организмом в процессе его онтогенеза. Это обстоятельство лишь условно подразумевалось.

Так, например, в работе «Причины возникновения куколочной диапаузы у китайского дубового шелкопряда и пути управления этим явлением» [4] после перечня ряда моментов, которыми должен воспользоваться селекционер, поставивший себе целью вывести моновольтинную породу дубового шелкопряда на основе данных о биологии его развития, между прочим, писалось следующее: «...Наиболее сложным вопросом во всей этой проблеме, нам кажется, является вопрос о том, в какой мере можно ожидать наследования приобретенных каждым данным организмом в течение его онтогенеза свойств, например, моновольтинизма у китайского дубового шелкопряда.

Если подходить к решению данного вопроса с формально-генетической точки зрения, то в свете всего вышесказанного о причинах ослабления обмена веществ

в организме гусеницы никакого другого решения, кроме отрицательного, дать нельзя. Примеры изменения наследственной основы растительных организмов под влиянием воспитания, соответственного скрещивания и отбора в работах Мичурина—Лысенко позволяют надеяться на положительное решение этой задачи...».

Сейчас с победой мичуринского учения возможность выведения моновольтинной породы путем проведения ряда повторных летне-осенних выкормок, как кажется, уже никем не отрицается, и опыты в этом направлении после указания акад. Т. Д. Лысенко 10.X.1947 г. ведутся в Чувашии и в Белоруссии; начинается работа и на юге—на Пятигорской шелкостанции.

Порода, как известно, характеризуется наследственными особенностями. Формальные генетики [11] ожидали получить эти особенности путем строгого посемейного отбора на основе чистых инбридных линий, исходя из теории, считающей моновольтинизм следствием проявления гомозиготности рецессивных генов этого признака. Они даже не всегда отрицали возможность получения от летне-осенних выкормок диапаузирующих куколок, трактуя это как чисто фенотипический эффект, не имеющий никакого отношения к задаче выведения моновольтинной породы. Поэтому-то теперь перед нами и стоит задача создания теории, конкретно утверждающей не только возможность, но и необходимость наследования моновольтинизма у куколок, получающихся от летне-осенних выкормок. Без такой теории уже ведущаяся теперь работа в этом направлении будет чистым эмпиризмом, а всякая неудача в ней может быть использована против самой идеи использования мичуринских принципов в выведении моновольтинной породы дубового шелкопряда.

#### 1. ХАРАКТЕР МЕТАМОРФОЗА КУКОЛОК, ПРОШЕДШИХ ДИАПАУЗУ И НЕ ИМЕВШИХ ЕЕ СОВСЕМ

У зимовавших куколок метаморфоз наступает после окончания диапаузы; не имеющие же диапаузы летние куколки начинают его сразу. Рассмотрение морфо-физиологических особенностей метаморфоза этих двух категорий куколок может представить значительный интерес для понимания влияния диапаузы на последующее развитие дубового шелкопряда. Эти различия в конечном счете определяют условия, которые благоприятствуют или препятствуют онтогенезу шелкопряда.

С точки зрения биологии развития, метаморфоз куколки есть, прежде всего, определенный отрезок онтогенеза особи и, являясь таковым, он может осуществляться далеко не при любых обстоятельствах. Ранее, например, нами было показано [6], что наиболее быстро метаморфоз перезимовавшей куколки осуществляется при  $+25^{\circ}\text{C}$ , а предстоящая ему диапауза наиболее быстро осуществляется при  $+10^{\circ}\text{C}$ . Возникает вопрос: одинаковы или различны требования к температуре у куколок, начавших метаморфоз после диапаузы или развивающихся без нее?

В шелководной практике осенью, в итоге второй выкормки, нередко получают два рода куколок—имеющие диапаузу и не имеющие ее. Первые идут на зимовку, у вторых начинается метаморфоз. Если осень теплая, то метаморфоз в таких куколках заканчивается и из них выходят бабочки. Часто их выход из коконов осуществляется при  $+8 - +10^{\circ}\text{C}$ . Очевидно, что при этих температурах метаморфоз в куколках не только идет, но и завершается выходом бабочки. То же самое можно наблюдать и при инкубации в низких температурах ( $+10^{\circ}$ ) летних бездиапаузных куколок дубового шелкопряда, нормально получающихся от первой выкормки.

Совсем иначе обстоит дело с куколками, у которых метаморфозу предшествует диапауза, т. е. с перезимовавшими куколками. При весенней инкубации в температуре  $+10^{\circ}$  и ниже получить от них бабочек не удастся. Это, однако, не означает, что метаморфоз в куколках при этих условиях не происходит. Начало его оказывается возможным уже при  $+5^{\circ}$  С. При  $+10^{\circ}$  С метаморфоз вначале проходит достаточно интенсивно, но потом постепенно замедляется и на определенной ступени останавливается вовсе... «Следовательно, для прохождения куколкой первой фазы метаморфоза температура в  $+10^{\circ}$  С достаточна, для завершения всего процесса развития в бабочку во второй фазе метаморфоза куколке необходима более высокая температура...» [7]. Уже при  $+15^{\circ}$ С метаморфоз завершается выходом бабочки. Однако развитие куколки при низких температурах инкубации требует гораздо больше энергии, чем развитие при нормальном термическом режиме. Например, при развитии в  $+25^{\circ}$ С перезимовавшей куколкой потребляется примерно 55,5 относительных единиц кислорода, а при развитии в  $+15^{\circ}$ С—114,5 тех же единиц [8].

В зимовку 1948/49 г. нами был проделан следующий опыт. Осенью из куколок, полученных из Воронежской конторы Главшелка, были отобраны путем провокационной их инкубации лишь особи, имеющие диапаузу. 140 таких куколок 11 ноября 1948 г. были помещены в камеру с температурой  $+8^{\circ}$ С. Эти условия благоприятствовали прохождению куколками диапаузы, после окончания которой они могли приступить к метаморфозу. В январе-феврале и мае 1949 г. четыре пробы этих куколок (по 20 шт. в каждой пробе) были взяты для последующей инкубации в  $+25^{\circ}$ С. Средние сроки развития куколок каждой из этих проб при  $+25^{\circ}$ С показывают (табл. 1), что уже к середине января диапауза у куколок окончилась, и они приступали к метаморфозу, находясь еще в камере с температурой  $+8^{\circ}$  С.

Таблица 1

Дата взятия	Средняя продолжительность развития куколок при $+25^{\circ}$ С
17 января	22,4 дня
8 февраля	22,26 »
28 февраля	18,2 »
3 мая	14,3 »

Сокращение срока инкубации в третьей пробе (28.II) говорит за то, что развитие куколок в камере с  $+8^{\circ}$ С к этому времени уже значительно продвинулось. Оно еще больше продвинулось за последующие 2 месяца (к 3.V). Таким образом, не остается никакого сомнения в том, что метаморфоз в куколках, лежавших в камере при  $+8^{\circ}$  С, не только начинался, но и происходил. Остальные куколки этой партии пролежали в камере до августа и не дали бабочек. В сентябре, при внесении куколок в более высокую температуру, от них были получены ослабленные уродливые бабочки.

Следовательно, в отличие от куколок, развивающихся без диапаузы, метаморфоз особей, имевших диапаузу, не может завершаться при низких температурах порядка  $+8^{\circ}$ С, хотя и происходит в первой его фазе. Для осуществления же второго этапа их метаморфоза необходима более высокая температура.

Часто наблюдаемое явление так называемой «холодовой закалки» насекомого, т. е. понижение температуры развития в данной фазе вследствие низкой температуры развития организма на предшествующей фазе, здесь, очевидно, не имеет места. Если бы оно было, то весенние куколки должны были бы требовать для своего развития более низких температур, чем летние. Фактически же происходит обратное. Это первое различие в развитии особей шелкопряда, имевших и не имевших в своем онтогенезе диапаузу.

## 2. РАЗЛИЧИЯ В ПОСЛЕДУЮЩЕМ РАЗВИТИИ

Жизнь шелкопрядов в фазе бабочки вообще настолько непродолжительна и функционально ограничена, что пока не накоплено достаточно убедительных фактов, которые бы свидетельствовали о различиях между ними в зависимости от наличия или отсутствия диапаузы в их предшествующем онтогенезе. Однако имеются некоторые различия в развитии яиц, откладываемых этими бабочками.

Яйцо есть не только результат слияния мужской и женской половых клеток, аккумулировавшее в себе всю наследственность предшествующего ряда поколений и уже поэтому отражающее особенности развития онтогенеза родителей; оно формируется в организме матери, содержит в себе питательный материал, образовавшийся в ее организме. Таким образом, в яйце возникает новый онтогенез не только из слияния мужского и женского начала, но и на базе предшествующего онтогенеза самки. Эта база не может не оказать определенного влияния на эмбриональное развитие нового организма.

Задача состоит в том, чтобы найти и увидеть это влияние родительского организма на развитие дочерних особей. Вопрос сводится к выяснению различий в развитии яиц, отложенных бабочками, в онтогенезе которых была диапауза, и бабочками, вышедшими из куколок, не имевших диапаузы. Яйца первой категории бывают весной, второй—летом.

М. И. Пенязь [10] в 1937—1939 гг. собрала много важных фактов, характеризующих различия в весенних и летних яйцах дубового шелкопряда.

Некоторые из ее данных мы приводим в таблице 2.

Таблица 2

### Процент ожившей грены при инкубации в повышенной температуре

Весь период эмбриогенеза при 28° и 65—70% относительной влажности		Первые 4—10 часов при 28°, а потом в нормальных условиях	
весной	летом	весной	летом
45,9	78,2	48,7	78,2

Вряд ли требуются комментарии к этой таблице—настолько ясно показано в ней различие в реагировании весенних и летних яиц на повышенную температуру инкубации. Но не только условия инкубации яиц выявляют различия в весеннем и летнем материале. М. И. Пенязь указывает, что при откладке грены бабочками при  $t$  в 28° С процент ожившей грены резко снижается в весенний период и менее резко в летний период папильонажа. Это указывает на различия в действии данных условий

на ее оплодотворение в период нахождения еще в половых путях самки или же на разную активность спермы самцов весной и летом.

Е. В. Карлаш [9], изучая влияние температуры и влажности на развитие яиц дубового шелкопряда весенней и летней генерации, показала, что ожидаемые нами различия действительно имеются. Таблица 3, составленная по ее данным, дает ясное представление об имеющихся между этими двумя группами яиц различиях в отношении требований к окружающим условиям развития.

Таблица 3

Влияние условий инкубации на смертность яиц весенней (числитель) и летней (знаменатель) генерации (в %)

Влажность \ Температура	Температура			
	18°	22°	26°	30°
100%	$\frac{9,5}{30,0}$	$\frac{21,0}{4,5}$	$\frac{7,5}{1,0}$	$\frac{38,0}{65,0}$
75%	$\frac{3,5}{4,5}$	$\frac{5,5}{2,0}$	$\frac{8,0}{2,5}$	$\frac{9,0}{21,5}$
55%	$\frac{3,0}{5,5}$	$\frac{4,5}{2,0}$	$\frac{8,0}{0,0}$	$\frac{15,0}{10,0}$
25%	$\frac{2,5}{97,5}$	$\frac{12,5}{16,5}$	$\frac{12,5}{44,5}$	$\frac{41,5}{99,0}$

При низкой влажности (25%) смертность яиц летней генерации при всех температурах оказывается большей, чем у яиц весенней генерации. Первые менее устойчивы к недостатку влаги в окружающем воздухе, чем вторые. При полном насыщении влагой (100%) реакция яиц весенней и летней генераций также оказывается различной. При слишком высокой (30°) и слишком низкой (18°) температуре инкубации более жизнеспособными оказываются яйца весенней генерации, а в условиях умеренных температур (22—26°)—наоборот.

Анализируя экспериментальные данные, Е. В. Карлаш приходит к выводу о том, что грена весенней и летней генераций характеризуется разными оптимальными зонами развития. Для весенней грены наилучшими являются температуры от 18° до 22°С и 55—75% влажности воздуха, а для развития летней грены—от 22° до 26°С и 75—90% влажности воздуха. «Повышенная влажность,—сказано в ее работе,—являющаяся угнетающим фактором при развитии весенней генерации, вместе с тем, при умеренном термическом режиме стимулирует развитие летней грены. Объясняется это, повидимому, экологическими особенностями периода повторной выкормки. Гусеницы в это время питаются листом, в значительной степени обезвоженным. Следовательно, повышенная влажность условий инкубации компенсируется менее влажным кормом» [9]... гусениц, которые выйдут из этой грены.

Все эти данные, кроме совершенно не выдерживающего критики последнего объяснения<sup>1</sup>, с достаточной полнотой убеждают нас в весьма существенных различиях, имеющих место между весенней греней, откладываемой бабочками, в онтогенезе которых была диапауза, и летней греней, формирующейся в организме особей, развивавшихся без диапаузы.

По сообщению П. Ф. Белова гусеницы, выходящие из яиц, отложенных бабочками, в онтогенезе которых была диапауза, отличаются от гусениц, полученных от родителей, не имевших диапаузы. Конечно, на гусениц уже в меньшей степени, чем на яйца, из которых они вывелись, действует предшествующий онтогенез и в большей степени влияние условий развития в период их собственной жизни. Тем не менее, П. Ф. Белов отмечает большую жизнестойкость (к болезням и т. п.) у гусениц, полученных от родителей, имевших диапаузу.

### 3. ВОЗНИКНОВЕНИЕ ДИАПАУЗЫ ИЗМЕНЯЕТ ВЕСЬ ПОСЛЕДУЮЩИЙ ОНТОГЕНЕЗ ОСОБИ И ВЛИЯЕТ НА ЕЕ ПОТОМСТВО

Итак, влияние куколочной диапаузы дубового шелкопряда сказывается не только на куколке, но изменяет характер всего последующего развития особи. Несомненно, что это имеет материальную биохимическую основу, связанную, вероятно, с характером резервных пластических и энергетических веществ, накапливающихся в организме перед наступлением диапаузы. Нами [3, 4, 5] и рядом других авторов [1, 2] было показано, как определенные внешние условия жизни гусениц дубового шелкопряда изменяют тип развития этого насекомого. Из бездиапаузного первого весенне-летнего поколения осенью, вследствие определенных внешних условий, получаются куколки, имеющие диапаузу. Последняя, возникнув как определенная реакция организма гусеницы на внешние условия, в дальнейшем онтогенезе особи становится существенным внутренним фактором развития, определяющим собою характер эмбрионального и частичного постэмбрионального развития следующего поколения. Другими словами, здесь мы имеем наглядный пример того, как внешние условия жизни гусеницы, породившие в одном онтогенезе внутреннее изменение (диапаузу куколки), переходят в следующий онтогенез—в дочернее поколение.

Вопрос о том, в какой мере это внешнее, ставшее внутренним, повлияет на весь последующий онтогенез нового поколения, является особым вопросом, требующим своего экспериментального разрешения. Надо только иметь в виду, что и на новое поколение будут действовать внешние условия, как действовали они на предыдущее материнское поколение. Дочерний организм будет реагировать на них так же, как и материнский. Поэтому в том случае, если это воздействие будет обратным воздействием, оказываемому на материнскую особь, новый организм потеряет переданное ему матерью качество, и дочернее поколение завет коконы с куколками, в которых диапауза будет отсутствовать. Если же это воздействие будет таким же, как и на материнский организм, то измененный материнский онтогенез с диапаузой повторится снова и, возможно, через

<sup>1</sup> Перемещение оптимума развития грены летней генерации в сторону более высокой влажности, по сравнению с оптимумом развития яиц весенней генерации, здесь объясняется с точки зрения целесообразности данного явления для будущего гусеничного периода развития во вторую половину лета, т. е. в форме преадаптации.

Между тем, правильно было бы рассматривать данное явление как следствие предшествующего этапа онтогенеза и создавшихся в результате его особенностей биохимического состава и физиологической конституции летних яиц.

сравнительно небольшой ряд поколений станет, таким образом, наследственно закрепленной необходимостью. Шелкопряд из бивольтинного превратится в моновольтинный.

В одной из прежних работ [4] мы уже описывали начало подобного процесса. В 1938 г. мы провели две выкормки гусениц дубового шелкопряда; одну начали 27—30 мая, когда условия последующего гусеничного развития не способствовали возникновению диапаузы, другую—7—9 июня, когда в природе уже имелись моменты, благоприятствующие возникновению диапаузы. В обеих выкормках участвовало два рода гусениц: одни—от линии, давшей в предыдущем 1937 г. два поколения, т. е. «бивольтинной», другие—от линии, имевшей в предыдущем 1937 г. одно поколение, т. е. «моновольтинной». Разница между этими двумя линиями заключалась в том, что в первой из них только родительское поколение имело диапаузу, а предыдущее поколение ее не имело, во второй же линии и родительское, и прародительское поколения развивались с диапаузой. При первом сроке выкормки, когда условия не благоприятствовали возникновению диапаузы, в обеих линиях были получены одинаковые куколки, лишённые диапаузы. Во второй же срок, когда внешние условия развития гусениц способствовали возникновению диапаузы, результаты оказались разными. Потомки «бивольтинной» линии на все 100% оказались лишёнными диапаузы, среди же коконов «моновольтинной» линии оказалось 11,1% куколок с диапаузой. В последнем случае, очевидно, сказалась «история» развития этой линии, имевшей диапаузу в течение двух предшествующих онтогенезов.

#### ВЫВОДЫ

1. Куколочная диапауза дубового шелкопряда влияет не только на характер последующего развития данной особи, но совершенно несомненно и на эмбриогенез дочернего поколения.

2. Внешние условия жизни гусеницы, определившие возникновение куколочной диапаузы, т. е. ее внутреннее качество, особую стадию онтогенеза, оказывают свое влияние и на начало последующего дочернего онтогенеза дубового шелкопряда.

3. Это обстоятельство позволяет надеяться на успешность работы по выведению моновольтинной породы дубового шелкопряда и добиваться наследования этого качества, создаваемого подбором определенных, теперь уже достаточно хорошо выясненных условий жизни каждой данной популяции.

4. Дальнейшее уточнение особенностей развития дочернего поколения шелкопряда, в зависимости от истории жизни его родителей, может пролить свет на материальные основы наследования свойств организма шелкопряда, приобретаемых им в процессе жизни под влиянием условий существования.

Поступила в редакцию  
5.1.1950 г.

Кафедра  
энтомологии

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Андрианова Н. С. Влияние света на рост и развитие дубового шелкопряда, Сборн. «Культура дубового шелкопряда в СССР», ВАСХНИЛ, 1948.
2. Данилевский А. С. Выкормка дубового шелкопряда на березе. Сборн. «Желтуха тутового и дубового шелкопряда», ВАСХНИЛ, 1947.
3. Золотарев Е. X. Летняя и осенняя выкормка гусениц китайского дубового шелкопряда и влияние их на диапаузу куколки, Зоологич. журн., т. XVII, № 4, 1938.

4. Золотарев Е. Х. Причины возникновения куколочной диапаузы у китайского дубового шелкопряда и пути управления этим явлением. Сборн. «Селекция и акклиматизация дубовых шелкопрядов», 1940.
5. Золотарев Е. Х. О путях управления развитием китайского дубового шелкопряда, журн. «Яровизация» № 6/33, 1940.
6. Золотарев Е. Х. Диапауза и развитие куколок китайского дубового шелкопряда (*Antheraea Pernyi* G.—M.), Зоологич. журн., т. XXVI, № 6, 1947.
7. Золотарев Е. Х. Биология диапаузы куколок дубового шелкопряда, Сборн. «Культура дубового шелкопряда в СССР», ВАСХНИЛ, 1948.
8. Золотарев Е. Х., Лаврова Н. П. и Токарева Л. В. Газообмен куколок китайского дубового шелкопряда, развивающихся без диапаузы и после нее, Зоологич. журн., т. XIX, № 1, 1940.
9. Карлаш Е. В. Влияние температуры и влажности на развитие яиц дубового шелкопряда. Сборн. «Культура дубового шелкопряда в СССР», ВАСХНИЛ, 1948.
10. Пенязь М. И. Вопросы рациональной техники гребжа дубового шелкопряда, Сборн. «Селекция и акклиматизация дубовых шелкопрядов», ВАСХНИЛ, 1940.
11. Четвериков С. С. Селекция китайского дубового шелкопряда (*Antheraea Pernyi* Guér. Men.) на моновольтидность, Сборн. «Селекция и акклиматизация дубовых шелкопрядов», ВАСХНИЛ, 1940.