

**СОЗРЕВАНИЕ ПОЛОВЫХ ПРОДУКТОВ
И ПОТЕНЦИАЛЬНАЯ ПЛОДОВИТОСТЬ *LASPEYRESIA
STROBILLELLA* L. (LEPIDOPTERA: TORTRICIDAE) В
СРЕДНЕЙ СИБИРИ**

Еловая шишковая листовёртка *Laspeyresia strobilella* L. – широко распространенный вредитель шишек и семян хвойных пород рода *Picea*. В Европе она заселяет шишки европейской, сибирской елей и их переходных форм, в Сибири и на Дальнем Востоке – ели сибирской, аянской, корейской и Глена (Стадницкий и др., 1978). *L. strobilella* является стенотопным олигофагом, проходящим в шишках ели весь цикл развития – от яйца до куколки, покидая шишку только на стадии имаго (Стадницкий, Наумов, 1977; Стадницкий и др., 1978). Биология насекомого тесно связана с деревом-хозяином: гусеницы листовёртки не способны переходить из шишки в шишку и не могут менять стацию обитания.

В литературе имеется мало данных о плодовитости еловой шишковой листовёртки. Потенциальная плодовитость самок европейских популяций *L. strobilella* оценивается в 40-50 яиц с колебаниями в пределах 12-100 яиц (Стадницкий, Наумов, 1968). Близкие данные о фактической плодовитости листовёртки в пределах 49-78 яиц приведены в работе С.Ф. Елизарова (1972) для северо-запада европейской части России. Данных по плодовитости сибирских популяций нет.

Целью данной работы было изучить характер созревания яиц и потенциальную плодовитость еловой шишковой листовёртки в Средней Сибири.

Материал и методика

Самки еловой шишковой листовёртки были получены из шишек ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) собранных в Большемуртинском, Емельяновском и Мининском лесхозах Красноярского края в 1989-1991, 1997 и 2002 гг. Шишки собирали в конце вегетационного сезона (середина августа – начало сентября), когда гусеницы листовёртки заканчивают свое развитие и остаются на зимовку в стерже

Энтомологические исследования в Сибири. Вып.3. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2004

шишки. Каждую шишку помещали в отдельный садок и хранили в левой лаборатории. После зимовки гусеницы окукливались. Самок отбирали на стадии куколки (Стадницкий, Наумов, 1968), после выхода их содержали отдельно от самцов в лаборатории при среднесуточной температуре воздуха 19-23°C. Многолетними наблюдениями установлено, что самки еловой шишковой листовёртки помещают яйца только в молодые шишки ели. При их отсутствии в садках яйца не откладываются.

Общий запас ооцитов в яичниках самок (потенциальная плодовитость) определяли путем вскрытия брюшка самок под бинокуляром МБС-1 и подсчёта ооцитов в яичниках. Ооциты классифицировали по степени их развития на зрелые и недоразвитые. К зрелым относили ооциты с просматриваемой структурой хориона и хорошо сформированным содержимым (желток светло-оранжевого или желтого цвета занимает весь объем яйца). Визуально такие яйца не отличаются от яиц, откладываемых бабочками в молодые шишки. К недоразвитым относили ооциты без видимой структуры хориона, с плохо сформированным содержимым бледно-охристого цвета или без него, размеры которых убывали от ½ диаметра зрелых ооцитов до едва различимых. Для оценки состояния половых продуктов определяли степень созревания ооцитов в самках – число зрелых яиц от всех ооцитов в овариолах в процентах. Количество зрелых яиц в самках может приблизительно характеризовать реальную плодовитость особей. Суммарное количество различных ооцитов в яичниках даёт представление о потенциальной плодовитости особи. Для характеристики размеров самок измеряли длину переднего крыла.

Потенциальную плодовитость учитывали у четырёх групп самок. Первую группу самок (32 шт.) генерации 1997 г. содержали без подкормки и через 1-2-3 суток после выхода из куколок замаривали по 10 особей для учёта динамики созревания ооцитов. Вторую группу бабочек (38 шт.) той же генерации вскрыли сразу после естественной смерти. Третья группа бабочек, выведенных из шишек, собранных за период 1989-1991 гг., хранилась в коллекции в сухом состоянии. Эти самки (114 шт.) были вскрыты после замачивания в дистиллированной воде. Во время замачивания коллекционных бабочек высохшие яйцевые трубочки с ооцитами быстро втягивали воду и в течение нескольких минут принимали вид свежих препаратов. Оболочка и содержимое яиц (желток) полностью расправлялись, зрелые яйца хорошо отделялись друг от друга и от яйцевода, незрелые ооциты хорошо идентифицировались.

Весной 2004 г. из шишек урожая 2002 г. были выведены самки четвёртой группы, часть которых подкармливалась раствором глюкозы (10 шт.), а часть содержалась без подкормки (9 шт.). Этих бабочек

вскрыли после естественной смерти. Самок подкармливали на круглых кормушках диаметром 1,5 см, вырезанных из фильтровальной бумаги и пропитанных насыщенным раствором сахара. Они размещались на стенке стеклянного садка, закрытого марлей. Ежедневно с помощью шприца кормушку увлажняли. Так как объем садка был небольшим (100 мл), самка быстро находила кормушку и начинала питаться.

Результаты и обсуждение

Вскрытие показало, что перед отрождением из куколки бабочки еловой шишковой листовёртки уже несут от 6 до 26 зрелых яиц. Вышедшие бабочки имеют развитые овариолы с хорошо видными ооцитами различной степени дифференциации. В лабораторных условиях при среднесуточной температуре воздуха $19,1 \pm 0,3^\circ\text{C}$ у самок, вскрытых в конце первого дня жизни после выхода из куколки созревшими оказалось 23-52% ооцитов, на второй день – 45-63%, на третий – 59-78%, при общем среднем количестве ооцитов $58,6 \pm 3,9$ шт. (с разбросом 23-94 шт.). Количество зрелых яиц после трёх суток жизни бабочек не увеличивалось. Наши данные сопоставимы с данными Г.В. Стадницкого и Ф.В. Наумова (1966), которые обнаружили, что у только что вышедших из куколок самок листовёртки число развитых яиц составляет 25-50% от общего количества ооцитов. Таким образом, установлено, что полное созревание яиц у самок еловой шишковой листовёртки без дополнительного питания заканчивается в течение первых трёх суток жизни самки.

При среднесуточной температуре воздуха 19°C самки вылетели из шишек в течение девяти дней и жили без подкормки в среднем $3,1 \pm 0,2$ дня (разброс 2-5 дней). У самок, проживших 2 суток, было в среднем $39,2 \pm 5,0$ зрелых яиц или 69.5% от общего количества ооцитов, что несколько превышало количество зрелых яиц у особей с продолжительностью жизни 3 и 4-5 суток – $32,2 \pm 5,2$ яиц (63,5% от общего количества ооцитов) и $30,6 \pm 5,2$ яиц (61,5% от общего количества ооцитов), соответственно. Дозревание ооцитов в яичниках происходит быстрее у маложивущих самок, чем у долгоживущих особей. По данным С.Ф. Елизарова (1972), продолжительность жизни имаго листовёртки в садках без молодых шишек варьировала от 4 до 15 дней. В садках, где самки имели возможность отложить яйца на свежие шишки, продолжительность жизни бабочек в разные годы была от 17 до 27 дней (Елизаров, 1972). Эти данные существенно отличаются от наших наблюдений. По-видимому, различия объясняются тем, что автор размещал садки непосредственно в лесу, и у бабочек была возможность пить росу и, возможно, нектар. Среднесуточная температура в опытах

С.Ф. Елизарова была значительно ниже, чем в нашей лаборатории. В теплых условиях лаборатории бабочки без дополнительного питания быстро исчерпали энергетические ресурсы и поэтому жили относительно недолго. Известно, например, что виды насекомых-энтомофагов, оогенез которых в основном или полностью заканчивается до начала яйцекладки, отличаются небольшой продолжительностью жизни, а дополнительное питание не влияет на их плодовитость, но может увеличивать продолжительность жизни самок (Flanders, 1950; Виктор, 1976).

Влияние подкормки на продолжительность жизни самок листовёртки было изучено на 10 бабочках. При среднесуточной температуре воздуха $22,8 \pm 0,5^\circ\text{C}$ в лаборатории период вылета особей занял пять суток. Бабочки в садках с подкормкой жили не менее 3 и не более 5 суток (в среднем $4,2 \pm 0,2$ суток), то есть продолжительность жизни самок увеличилась по сравнению с особями, не получавшими дополнительное питание. Количество зрелых яиц у самок с продолжительностью жизни 4 и 5 суток не различалось: $36,8 \pm 10,2$ и $38,0 \pm 12,0$ яиц, соответственно. В динамике созревания яиц тенденция осталась такой же, что и у бабочек, живших без подкормки — у маложивущих самок яиц созревало больше, чем у долгоживущих особей: $60,7 \pm 6,0$ и $45,8 \pm 3,0\%$ зрелых ооцитов, соответственно. Половая продукция ($59,8 \pm 13,9$ ооцитов и из них $30,6 \pm 11,1$ зрелых яиц) бабочек этой группы, содержащихся без подкормки, достоверно не отличалась от плодовитости ($63,4 \pm 16,2$ ооцитов; $33,1 \pm 8,9$ зрелых яиц) подкормленных особей. Таким образом, установлено, что дополнительное питание не является обязательным фактором для формирования половой продукции *L. strobilella*. Ранее было показано, что дополнительное питание не влияет на активность спаривания и откладки яиц бабочками этого вида (Фролов, 1951; Яковлев, 1962; Стадницкий, Наумов, 1966).

Размеры особей, потенциальная плодовитость и доля созревших яиц у свежеотродившихся и у сухих коллекционных бабочек различаются (при $P < 0,05$) (табл. 1).

Характер созревания половых продуктов еловой шишковской листовёртки показывает, что она обладает синовиогонией (по классификации Б.М. Чумаковой, 1971). У паразитических перепончатокрылых наездников (Чумакова, 1971) и папилоидных чешуекрылых (Баранчиков, 1978) с синовиогональным типом развития половых продуктов часть ооцитов созревает на куколочной стадии, а дозревание яиц и их реализация проходят в первые 1-2 недели жизни имаго.

Для откладки яиц и последующего развития гусениц листовёртки необходима определённая стадия развития макростробил кормо-

Сравнительная характеристика коллекционных и живых (контроль) бабочек-самок еловой шишковой листовёртки

Параметры самок	Коллекция n=114	Контроль	
		без подкормки, n=47	с подкормкой, n=10
Длина переднего крыла, мм	4.93±0.05	5.15±0.09	4.92±0.19
Всего ооцитов, шт.	61.5±1.8	62.3±5.5	63.4±16.2
Зрелые яйца, шт.	40.0±1.3	42.4±4.2	33.1±8.9
Недоразвитые яйца, шт.	21.5±0.9	19.9±1.9	30.3±8.8

вого растения. Листовёртка откладывает яйца в течение фазы раскрытых чешуй; процесс заканчивается, когда чешуи макростробилов смыкаются. У ели сибирской в центральной части Красноярского края этот период длится от 6 до 24 дней (в основном, не больше недели) в зависимости от погодных условий и особенностей фенологии деревьев. Синовииогония позволяет *L. strobillela* быстро реализовать запас яйцевой продукции.

Потенциальная плодовитость самок еловой шишковой листовёртки в популяциях Красноярского края колеблется от 23 до 144 ооцитов, в среднем $61,5 \pm 1,9$ шт. (табл. 2). В течение жизни у листовёртки созревает в среднем $40,1 \pm 1,4$ яиц, что соответствует $64,6 \pm 0,9\%$ от общего количества ооцитов в овариолах. Максимально у самок без подкормки созревает 98 яиц (96,7% от общего числа ооцитов в яйцевых трубках). Наблюдается тенденция к увеличению потенциальной и реальной плодовитости у бабочек листовёртки при продвижении от севера к югу края. В целом, сравнивая литературные и наши данные, можно констатировать, что потенциальная плодовитость еловой шишковой листовёртки различается не существенно у бабочек европейских и сибирских популяций. На примере папилоидных чешуекрылых Ю.Н. Баранчиков (1978) показал, что потенциальная плодовитость насекомых тесно связана с рядом эколого-популяционных характеристик вида: типом и особенностями трофических связей, пространственной структурой популяций и характером развития половых продуктов.

Булавоусые бабочки с плодовитостью в пределах 100-400 ооцитов обладают оседлым типом пространственной структуры популяций (территория перелётов от 100 м² до 1 км²), а потенциальная плодови-

Таблица 2

Размеры крыла и потенциальная плодовитость самок еловой шишко-
вой листовёртки из различных популяций Красноярского края

Параметры самок	Лесорастительная подзона и координаты (с.ш./в.д.) местообитаний				
	Южная тайга	Лесостепь			
		57°05' / 92°28'	56°54' / 93°06'	56°12' / 92°19'	56°08' / 92°32'
Количество вскрытых самок, шт.	45	58	15	26	12
Длина переднего крыла, мм	4.82±0.09	5.00±0.07	5.12±0.23	5.13±0.10	5.08±0.10
Всего ооцитов, шт.	57.1±2.7	62.5±2.7	74.2±5.6	59.9±3.9	75.6±10.1
Зрелые яйца, шт.	36.0±2.2	41.5±1.8	50.8±5.5	38.7±2.8	59.4±8.1
Зрелые яйца, % от всех ооцитов	62.1±1.8	66.9±1.3	68.0±3.8	64.3±1.6	72.1±3.5
Недоразвитые яйца, шт.	21.1±1.2	21.1±1.4	23.4±2.5	21.2±1.6	22.6±4.3

тость видов-мигрантов (перелёты особей на несколько тысяч километров) колеблется от 350 до 800 ооцитов и более (Баранчиков, 1978). Как было показано выше, потенциальная плодовитость еловой шишковой листовёртки относительно невелика. Сочетание уровня плодовитости с типом пространственной структуры определяет возможность видов-мигрантов давать вспышки массовых размножения, а у оседлых видов численность поддерживается в относительно постоянных пределах (Баранчиков, 1976; Исаев и др., 2001). Известно, что *L. strobilella* не даёт вспышек массового размножения (Стадницкий и др., 1978; Исаев и др., 2001).

Данные о радиусе индивидуальной активности (величине перелётов) имаго листовёртки отсутствуют. Наблюдения за поведением бабочек в садах показывают, что самцы активнее самок. Для последних характерна небольшая лётная активность и затаивание при малейшем беспокойстве (сотрясение, тень, веер и т.д.).

Оседлый тип пространственной структуры популяций еловой шишковой листовёртки косвенно подтверждается исследованиями генетической изменчивости её популяций. Г.Г. Гончаренко и И.М. Емельянов (1993) методом электрофоретического анализа изоферментов показали дефицит гетерозиготных особей в европейских и дальневосточных популяциях вида. На основании значительной генетической дифференциации популяций, авторы считают, что в Европе и на Дальнем Востоке обитают, по крайней мере, разные подвиды еловой шишковой листовёртки (Гончаренко, Емельянов, 1993). Ранее в литературе было отмечено, что у оседлых видов активно идёт внутривидовая дифференциация, так как у них естественный отбор направлен на выработку более совершенных адаптаций к конкретным условиям существования отдельных популяций, в отличие от видов-мигрантов, у которых эволюционная стратегия вида направлена на обогащение генофонда, обеспечивающего приспособленность вида на больших территориях (Баранчиков, 1978).

На основе типа созревания половых продуктов, объема плодовитости, особенностей поведения имаго и низкого уровня гетерозиготности особей, мы можем предположить, что у еловой шишковой листовёртки миграции отсутствуют. Есть основание ожидать тесной адаптации микропопуляций листовёртки к особенностям каждого отдельно стоящего дерева или группы близко расположенных деревьев. Естественные насаждения ели состоят из пространственно-ограниченных групп (семей) деревьев, потомков небольшого числа родительских пар (Малеев, 1985), родство которых кроме диагностических признаков (размеры генеративных органов и т.п.), подтверждено специфичным режимом цветения, роста макростробил и семяношения. Последние особенности тесно связаны с биологией микропопуляций еловой шишковой листовёртки. Разлёт бабочек от места выхода из куколок, возможно, сопоставим с дальностью распространения пыльцы и семян ели: максимум 50 м, при скорости ветра 15 м/сек (Малеев, 1985) и реализуется в пределах родственных групп деревьев.

Литературные данные показывают, что, по сравнению с открытоживущими листо- и хвоегрызущими насекомыми, плодовитость насекомых-конобионтов невелика (табл. 3). У шишковой огнёвки *Dioryctria abietella* Den. et Schiff. (Pyralidae: Lepidoptera) зрелые яйца начинают обнаруживаться на третьи сутки (Наумов, 1974). Этот вид

относится к эциовиогенным видам (по классификации Б.М. Чумаковой, 1971), когда самки выходят из куколок с недоразвитыми половыми продуктами, но формирование и созревание яиц происходит в течение жизни имаго. Шипковая огнёвка – полифаг и откладывает яйца как в молодые интенсивно растущие шишки, так и в закончившие рост зелёные шишки практически всех видов хвойных деревьев boreальных лесов.

Листовертка Ратцебурга *Zeiraphera ratzeburgiana* Sax. (Tortricidae: Lepidoptera) и еловая шишковая галлица *Kaltenbachiola strobi* Winn. (Cecidomyiidae: Diptera), видимо, обладают синовиогонией. Данные виды являются олигофагами, личинки которых питаются в шишках или почках одного рода или вида хвойных деревьев. Они имеют относительно небольшую плодовитость, заселяют шишки

Таблица 3

Сравнительные литературные данные по плодовитости насекомых-конобионтов

Вид и источник информации	Плодовитость (потенциальная/реальная), яиц	³ Размах крыльев, мм	Трофическая приуроченность
<i>Dioryctria abietella</i> Den. et Schiff. ¹	320-350 / ?	22-25	шишки хвойных деревьев
<i>Zeiraphera ratzeburgiana</i> Sax. ²	15-118 / 25-30	9-13	почки и шишки ели
<i>Dioryctria chutzeella</i> Fuchs. ^{2,3}	26-42 / ?	22-26	молодые побеги и шишки ели
<i>Laspeyresia strobilella</i> L. ^{4,5}	14-100 / 49-78	9-12	шишки ели
<i>Kaltenbachiola strobi</i> Winn. ^{4,6}	до 180 / ?	2-4	шишки ели
<i>Strobilomyia anthracina</i> Czerny. ⁶	16-20 / ?	9-10	шишки ели

¹Наумов, 1974; ²Викторовская, 1974; ³Стадницкий и др., 1978; ⁴Стадницкий, Наумов, 1966; ⁵Елизаров, 1972; ⁶Стадницкий, Наумов, 1968.

(или почки) и питаются в них в начале их развития весной, то есть их личинки развиваются в ограниченном по объему и степени доступно-

сти корме. Связь насекомых с кормовым растением четко ограничена определённой фенофазой кормового объекта.

Для определения типа созревания ооцитов у огнёвки Шютце *Dioryctria schutzeella* Fuchs. (Pyralidae: Lepidoptera) и еловой шишковой мухи *Strobilomyia anthracina* Czerny. (Anthomyiidae: Diptera) необходимы специальные исследования. Огнёвка Шютце является вредителем молодой хвои, побегов и шишек европейской, сибирской и аянской елей, то есть трофическая ниша её относительно широка и каждый год обильна, вид относится к гетеротропным конобионтам (Стадницкий и др., 1978). Шишковые мухи в период откладки яиц активно питаются пыльцой и нектаром (Sun et al., 1996), являются хорошими летунами и относятся к стенотопным коноксенам: зимуют в почве (Стадницкий и др., 1978). Не исключено, что у *D. schutzeella* и *S. anthracina* тип созревания половых продуктов или эпивиогенный (по Чумаковой, 1971), или имеется ранняя постовиоогония (по Баранчикову, 1978), когда формирование и созревание яиц происходит в течение жизни взрослых самок.

Можно предположить, что оседлый тип популяций распространён среди стенотопных конобионтов-конофилов (весь цикл развития связан с шишками) и частично среди коноксенов (зимовка в почве). В результате эволюционного становления отношений между насекомым и растением тип созревания половых продуктов насекомых определяется длительностью критических периодов фенофаз кормового объекта (с момента откладки яйца до окончания питания личинки). Различные типы созревания половых продуктов и уровни плодовитости предполагают существование различных стратегий взаимоотношений с растением-хозяином у насекомых-конобионтов.

Выводы

1. Еловая шишковая листовёртка обладает синовиогональным типом созревания половых продуктов. При оптимальной температуре воздуха созревание яиц происходит стремительно – в течение первых трёх суток после вылета из куколки.

2. Потенциальная плодовитость *Laspeyresia strobilella* L. В центральной части Красноярского края равняется в среднем $61,5 \pm 1,9$ ооцитов (размах 23-144 ооцита). В течение жизни у листовёртки созревает около 65% ооцитов от их общего количества в овариолах.

3. При оптимальной температуре внешней среды дополнительное питание самок листовёртки не оказывает существенного влияния на продолжительность жизни, потенциальную плодовитость и степень созревания яиц.

Литература

Баранчиков Ю.Н. Потенциальная плодовитость и эколого-популяционные характеристики папилоидных чешуекрылых Приангарской тайги // Биоденотические группировки таёжных животных. – Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1978. – С. 66-88.

Викторов Г.А. Экология паразитов-энтомофагов. – М.: Наука, 1976. – 152 с.

Викторовская Е.А. Биоэкологические особенности листовертки Ратцебурга (*Zeiraphere Ratzeburgiana* Sax.) и огневки Шютце (*Dioryctria schuetzella* Fuchs.) // Материалы VII съезда ВЭО. – Л., 1974. – Ч. 2. – С. 198-199.

Гончаренко Г.Г., Емельянов И.М. Генетическая изменчивость и дифференциация у еловой шишковой листовертки (*Lepidoptera*) из восточной Европы и Дальнего Востока // Доклады Академии наук. – 1993. – Т. 331, № 6. – С. 754-758.

Елизаров С.Ф. К вопросу изучения динамики лёта еловой шишковой листовертки // Защита леса. Научные труды ЛЛТА. – Л., 1972. – Вып. 144. – С. 51-53.

Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В., Кондаков Ю.П., Киселев В.В., Суховольский В.Г. Популяционная динамика лесных насекомых. – М.: Наука, 2001. – 374 с.

Малеев К.И. Дальность распространения пыльцы и семян ели и существование пространственно-ограниченных групп (семей) в ценопопуляциях ель обыкновенная х ель сибирская // Половое размножение хвойных деревьев. Тезисы докладов II Всесоюзного симпозиума, 10-12 сентября 1985. – Новосибирск, 1985. – С. 22-24.

Наумов Ф.В. К биологии еловой шишковой огнёвки (*Dioryctria abietella* Den. et Schiff) // Восстановление и защита леса на площади избыточного увлажнения. Сборник научных трудов. – Ленинград, 1974. – Вып. 21. – С. 93-100.

Стадницкий Г.В., Наумов Ф.В. Временные рекомендации по применению ядохимикатов для борьбы с вредителями шишек и семян ели. – Л.: ЛНИИЛХ, 1968. – 52 с.

Стадницкий Г.В., Наумов Ф.В. К биологии еловой шишковой листовертки (*Laspeyresia strobilella* L.) // Сб. науч.-исслед. работ по лесному хоз-ву. – М.: Лес. промыш., 1966. – С. 336-342.

Стадницкий Г.В., Юрченко Г.И., Сметанин А.Н., Гребенщикова В.П., Прибылова М.В. Вредители шишек и семян хвойных – М.: Лес. промыш., 1978. – 168 с.

Флоров Д.Н. Насекомые вредители шишек и семян хвойных пород Восточной Сибири. – М.–Л.: Гослесбуиздат, 1951. – 40 с.

Чумакова Б.М. Биология размножения паразитических перепончатокрылых-наездников (*Hymenoptera: Parasitica*). Автореф. дис. док. биол. наук – Л., 1971. – 54 с.

Яковлев Б.П. Шишковая листовёртка (*Laspeyresia strobilella* L.) как вредитель шишек и семян ели в Карелии // Вопросы лесоведения и лесной энтомологии в Карелии. – М.–Л., 1962. – С. 106-112.

Flanders S.F. Regulation of ovulation and egg disposal in the parasitic *Hymenoptera* // Canad. Entomol. – 1950. – V. 82. – P. 134-140.

Sun J.H., Roques A., Zhang X.D., Xu S.B. Egg morphology and oviposition patterns of the *Strobilomyia* spp. (Diptera: Anthomyiidae) flies damaging larch cones in northeastern China // Entomol. Sinica. – 1996. – V. 3. – P. 145-152.