

УДК 595.7:504.74.06

©1998г. Л.С.КРИВДА, А.З.ЗЛОТИН, Н.П.ЧЕПУРНАЯ

ПОПУЛЯЦИЯ НАСЕКОМЫХ КАК ЕДИНИЦА ОХРАНЫ

В настоящее время только в Украине занесено в "Красную книгу" 173 вида насекомых. Однако сотни видов насекомых "ждут своей очереди" и также нуждаются в охране.

Известно, что любой вид исчезает не сразу, а путем исчезновения отдельных его популяций. Таким образом, популяция является той элементарной единицей, которая требует повседневной охраны. В настоящее время исследователи (Soule, Wilcox, 1980; Яблоков, 1987 и др.) изучение всего комплекса популяционных проблем природоохранного плана сводят к двум главнейшим направлениям:

- 1) изучению причин изменения структуры популяций;
- 2) познанию механизмов изменения (сокращения) численности популяции.

Изменение структуры популяции. Здесь мы лишь коснемся структуры популяций с позиций применения к проблеме охраны природных популяций. Реакция любой популяции на действие повреждающего фактора зависит от ее гетерогенности. Например, действие инсектицидов может оказаться губительным для особей младших возрастов, но совершенно безопасным для яиц (в случае инсектицида, не обладающего овицидным действием) и не затронет уже окуклившихся особей. С другой стороны, например, при двухгодичной генерации (майский жук) гибель от инсектицидов имаго не приведет к гибели популяции, т.к. не затронет личинок, живущих в почве, и т.п.

Не менее важным для любой популяции является сохранение возрастной структуры. У насекомых самцы и самки многих видов обладают различной устойчивостью к действию повреждающих агентов. Так самки более устойчивы к инсектицидам, возбудителям заболеваний и температуре. Самцы более устойчивы к недостатку корма, повышенной плотности популяции и др. (Злотин, 1989). Это создает предпосылки устойчивости половой структуры популяции насекомых к действию меняющихся отрицательных факторов среды. Ряд видов насекомых способны самостоятельно регулировать соотношение полов в популяции в связи со сменой условий среды (общественные насекомые, тли и др.).

Сейчас не вызывает сомнения тот факт, что степень устойчивости природных популяций к антропогенным воздействиям в основном связана со способностью поддержания оптимальной структурированности популяции. Антропогенный пресс затрагивает возрастно-половую, пространственную и генетическую структуры популяции. Обычно это сопровождается дроблением популяций (а мелкие популяции обладают меньшей устойчивостью), дробятся ареалы, снижается плотность популяции, что затрудняет контакты между особями, и они приобретают случайный характер. Как следствие всего этого – снижение гетерогенности, следовательно, жизнеспособности популяции и ее угасание (Яблоков, 1987). Однако экспериментальная проверка такого положения в природных условиях затруднена. Легче было бы выполнить исследования, работая с искусственными популяциями. Но у экспериментаторов возникали сомнения относительно корректности переноса полученных в лабораторных условиях результатов на природные популяции.

Последние годы, благодаря проведенным исследованиям (Злотин, Головко, 1998) по сравнительному анализу действия основных популяционных законов в искусственных и естественных популяциях, возможность такого переноса в ряде случаев не вызывает сомнения. Поэтому представляло несомненный интерес провести лабораторные исследования по изучению влияния факторов искусственного отбора, заведомо снижающие гетерогенность лабораторных популяций (культур) насекомых на ее жизнеспособность и продуктивность. С этой целью была взята культура тутового шелкопряда (порода Б-2 улучшенная). В различных вариантах опыта в течение двух поколений велся отбор по отдельным признакам, снижающим гетерогенность культуры. Схема опыта включает следующие варианты отбора.

1. Контроль. Культура тутового шелкопряда поддерживается без оптимизации (с сохранением гетерогенности).

2. Культура оптимизировалась по темпам развития путем отбраковки отстающих особей по всем возрастам до 10%. Отбирали грену 12 часовой откладки, коконы 1–3 дней завивки и бабочки 1–3 дней массового лёта из кокона.

3. Культура оптимизировалась путем отбора яиц первых порций откладки. В папильонаж отбирались коконы с массой больше чем на 0,1 г по сравнению со средней массой коконов данного пола.

4. Культура оптимизировалась по фенотипу. В породе есть гусеницы двух фенотипов: с метками на грудных сегментах и без меток. В опыте отбирались особи, имеющие метки (в виде полулуний).

5. В варианте использовались приемы оптимизации, предусмотренные агроправилами по выкормке тутового шелкопряда (отбраковка отстающих по возрастам до 10%, а также гусениц, не завившихся в течение 3-х дней).

После второго поколения проводился учет жизнеспособности и продуктивности особей. Результаты исследований представлены в таблице. Из приведенных в таблице данных видно, что снижение гетерогенности культуры по любым параметрам негативно отражается на ее жизнеспособности.

В одном из вариантов (отбор по массе), несмотря на снижение жизнеспособности, отмечено повышение продуктивности культуры, что стало возможным в связи с поддержанием культуры в зоне оптимума, когда снижение жизнеспособности более чем компенсировалось значительным приростом массы кокона.

Таким образом, впервые экспериментально доказано положение о том, что всякое снижение гетерогенности популяции (на примере искусственных) влечет за собой снижение общей жизнеспособности.

Другим важным фактором, обеспечивающим выживаемость культуры, является численность ее особи.

Популяция как действующая структура может существовать лишь при определенной численности особей (речь идет о минимальных значениях), занимая определенное пространство, обеспечивающее потребности жизнедеятельности популяции.

Проблема минимальной численности популяции подробно рассматривалась в работах ряда исследователей (Berry, 1977; Soule, 1980, цит по Яблокову, 1987; Franklin, 1980, цит. по Яблокову, 1987; Frankel, Soule, 1981; Gilpin, Soule, 1986; Яблоков, 1987 и др.).

При решении проблемы определения минимальной величины популяции мы сталкиваемся с двумя разноплановыми задачами:

1) сохранения популяции на какое-то время в контролируемых условиях, не допустив снижения ее жизнеспособности и сведя к минимуму возможные необратимые нарушения ее структуры (особенно генетической), ибо утрата уровня генетической изменчивости будет препятствовать решению второй (долговременной) задачи;

2) выработки у популяции адаптаций к жизни в условиях измененной среды.

При этом необходимо иметь в виду, что для решения задачи важна не общая численность популяции, а число размножающихся особей (эффективная численность популяции). На этот показатель популяции влияет ее возрастно-половая структура. Резко сокращается эффективная численность популяции при флюктуации численности, а также при перекрывании поколений.

На практике минимальная величина популяции определяется, прежде всего, исходя из опасности проявления отрицательных последствий инбридинга. Если численность популяции невелика, редкие аллели неизбежно, в результате колебаний численности, теряются. Вероятность утери редкого аллеля за генерацию равна $1/2 Ne$. По мере таких потерь падает гетерозиготность, что при инбридинге ведет к росту гомозиготности и снижению жизнеспособности (Яблоков, 1987). Известно три главных опасности, связанных с инбридингом:

- 1) возникновение инbredной депрессии;
- 2) возникновение случайных изменений фенотипа;
- 3) снижение наследуемости признаков и свойств.

Внешне инbredная депрессия проявляется в уменьшении скорости роста, размеров имаго и потере плодовитости.

Коэффициент инбридинга равен скорости потери гетерозиготности в популяции в расчете на одно поколение. В эксперименте показано, что увеличение коэффициента инбридинга на 10% ведет к снижению плодовитости на 5–10%. Такой коэффициент соответствует такой степени инбридинга, которая возникает в группе из 5 размножающихся

особей в течение одного поколения или 25 на протяжении 5 не перекрывающихся поколений (Яблоков, 1987).

При селекции в культурах насекомых принимается обычно, что степень инбридинга не должна превышать 2–3%, в противном случае отбор не успевает устранять из культуры неблагоприятные аллели.

Эмпирически установлено, что число поколений до вымирания в результате инбредной депрессии примерно в 1,5 раза больше эффективной численности популяции. Однако для насекомых это правило неприемлемо в связи с высокой репродуктивной способностью особей, а также значительными флюктуациями численности. А.В. Яблоков указывает, что для беспозвоночных эффективная величина популяции – несколько десятков тысяч. В экспериментах для культур отдельных видов насекомых эта величина колебалась от 500–1000 особей до нескольких тысяч (Бойчук, 1996; Галий, 1997). Значение эффективной величины популяции связано с особенностями биологии вида (особенно с его биотическим потенциалом), а также с наличием в популяции генетического груза (Злотин, 1989). Экспериментально показана правильность теоретических расчетов о том, что численность особей – основателей популяции имеет меньшее значение для ее выживания, чем численность поддерживаемой в дальнейшем группы особей. Например, популяция дрозофил, основанная одной парой, поддерживаемая на этом уровне 10 поколений, сохранила 75% генетической изменчивости. При той же численности основателей и поддержании в дальнейшем на уровне 10–20 пар уровень генетической изменчивости существенно не отличался от уровня изменчивости популяций, основанных 10 и 50 парами особей (Яблоков, 1987). Поэтому вывод о том, что численность длительно поддерживаемой группы важнее численности особей-основателей крайне важна для практического сохранения популяций редких видов и культур насекомых.

В последние годы накопились убедительные примеры, свидетельствующие о том, что популяции могут успешно миновать период резкого сокращения численности (буквально до нескольких сотен особей для насекомых – период "бутылочного горлышка") и успешно восстанавливать свою численность.

Кроме генетических аспектов проблемы, на эффективную численность существенно влияют общебиологические и экологические аспекты. Минимальная численность популяции должна быть на уровне, который гарантировал бы встречу секс-партнеров и получение потомства.

Однако в вопросах минимальной эффективной численности популяций насекомых неясного остается больше, чем выясненного. Ясно только одно, что минимальная эффективная численность в каждом конкретном случае имеет свои причины. Если она (численность популяции) – следствие длительных процессов, связанных с изменениями структуры популяции, снижением ее гетерозиготности и общей жизнеспособности, то значение показателей эффективной численности будет выше, чем в случае минимальной величины популяции, обусловленной действием разовых факторов среды, когда общая жизнеспособность популяции сохранилась на достаточно высоком уровне. Однако экспериментальные данные по этому вопросу отсутствуют, и речь может идти лишь о косвенных примерах восстановления численности видов в условиях ввоза и акклиматизации или непреднамеренного завоза карантинных насекомых.

Одним из отрицательных последствий антропогенного воздействия на популяции насекомых является инсуляризация местообитаний – разделение прежде единого или слабо разделенного ареала популяции на изолированные участки (фрагменты) вследствие образования непригодных для жизни зон. Таким образом, возникает так называемая "островная ситуация". После инсуляризации процесс исчезновения популяции происходит тем скорее, чем меньше площадь таких "островов" и сильней изоляция (Diamond, 1976; Abele, Simberloff, 1979, цит. по Яблокову, 1987). Установлено, что разные виды с разной внутрипопуляционной структурой ведут себя по-разному, но, как правило, сохранение одного крупного участка с большей численностью особей предпочтительно для длительного сохранения всей популяции, чем подразделение ареала на несколько мелких, где численность особей будет меньше и более подвержена процессам случайного вымирания. Однако в случае, когда образовавшиеся участки достаточно велики по площади и численность особей на них довольно значительна, инсуляризация может "подтолкнуть" микрозволюционные процессы в результате увеличения скорости возникновения и фиксации элементарных эволюционных изменений и всего процесса адаптации к новым условиям существования. Такое явление может произойти, если на месте одной огромной исходной популяции

возникнет несколько меньших (но жизнеспособных) популяций, каждая из которых начнет дивергировать от родительской (Berry, 1977).

Проблемы управления численностью популяций важны не только для промысловых видов, но и для объектов подавления, которые наносят большой вред сельскому и лесному хозяйствам, а также здоровью человека. Популяционная биология призвана разработать эффективные приемы подавления вспышек размножения таких видов. К сожалению, успехи в данном направлении до сих пор малозначительны. Существующие программы приводят лишь к кратковременному подавлению вредных для человека видов насекомых. Затем их численность восстанавливается. Долговременные программы часто ведут к возникновению "сверхвредителей", занявших освободившуюся экологическую нишу. Успехи достигнуты лишь при подавлении "завозных" вредителей на островных территориях. Обычно эффективными оказываются программы биологического подавления. Химические агенты малоэффективны, т.к. в гетерогенных популяциях быстро нарастает устойчивость к инсектицидам (Рукавишников, 1966, 1968, 1971).

Степени чувствительности отдельных популяций к действию применяемых человеком средств подавления их численности можно судить по особенностям генетической структуры популяции. В этом плане для практического использования могут быть применены изучения фенетики популяций (Яблоков, 1980). Интересные данные в этом плане получены Ф.С. Кохманюком (1981) (цит. по Яблокову, 1980), который обнаружил, что присутствие определенных вариаций в пятнистости надкрылий (фенов окраски) маркирует нечувствительность жуков к таким инсектицидам, как дилор, полихлорпинен, хлорофос и их смеси. Практически важным оказалось определение границ популяций этого вида, а также выяснение их эколого-генетической структуры. Известно, что часть особей в некоторых популяциях колорадского жука может впадать в состояние затяжной, многолетней диапаузы, а за этот период в активно развивающейся популяции сменится не один десяток поколений. Затем "спящие" жуки по каким-то причинам активизируются и быстро восстанавливают популяционную численность (в том случае, если она была сокращена химическими методами защиты). Сравнение особенностей пятнистости надкрыльев жуков разных генотипов позволило установить, что жуки с разными фенами окраски выходят из почвы в разное время, они отличаются также по плодовитости.

Культура как единица регулирования численности по всем параметрам регулируется экспериментатором. Минимальный объем культуры, обеспечивающий ее поддержание, определяется экспериментально для отдельных видов с учетом особенностей их биологии. Так, в опытах Ю.Д. Бойчука (1996) для непарного шелкопряда он составил 2500 особей; для трихограммы – 1500 особей (Галий, 1997).

Максимальный объем культуры зависит от целей программы разведения, технических возможностей инсектария и биологических особенностей вида (Злотин, 1989).

Однако проблема минимальной численности популяции насекомых, обеспечивающая их нормальное функционирование, теснейшим образом связана не только с характером структуры популяций и степенью ее структурированности, но и с жизнеспособностью популяции.

Однако популяционные механизмы, обуславливающие характер изменений жизнеспособности популяций, до сих пор изучены недостаточно (Злотин, 1966, 1981, 1990; Leppla, Ashley, 1989; Злотин, Чепурная, 1994; Zlotin, Chepurnaya, 1994).

В то же время успех выживания популяции, а также эффективность подавляющего большинства программ разведения насекомых в основном определяются именно их жизнеспособностью (Zlotin, Chepurnaya, 1994; Головко и др., 1995). Отсюда актуальность рассмотрения данной проблемы нам представляется бесспорной.

Жизнеспособность подразумевает возможность (степень возможности) популяций выжить в меняющихся условиях среды, в то время как жизненность – степень стойкости популяции к изменениям окружающей среды (устойчивость, конкурентоспособность, плодовитость и др.). Следовательно, жизненность характеризуется, прежде всего, состоянием данного и, отчасти, родительского поколения, и наследственно не закрепляется, в то же время, жизнеспособность закреплена наследственно и связана с генетическими особенностями популяции (между жизнеспособностью и гетерогенностью популяций существует прямая связь). Однако она включает также анатомо-морфологические, физиологические, биохимические и другие нормы функциональных и рефлекторно-психологических ответных реакций на изменения окружающей среды. Обычно жизненность популяции рассматривается как показатель, характерный данному поколению, а жизнеспособность – как норма реакции, присущая популяции на долгосрочной основе (одна из

характеристик популяции, довольно стабильно наследуемая в пределах конкретных условий обитания).

Таким образом, жизненность популяций (так же, как и культур насекомых) влияет на значения конкретных показателей жизнеспособности популяций в текущем и, отчасти, дочернем поколении, но не как наследственно передающее свойство, а лишь как показатель общего физиологического состояния организма (передающийся дочернему поколению по цитоплазматическим каналам наследственности), а не как генетически наследуемый признак (Злотин, 1990).

Основные механизмы, обуславливающие характер жизнеспособности популяции, подробно рассмотрены в работах А.З. Злотина, Н.П. Чепурной (1997); А.З. Злотина, В.А. Головко (1998) и должны обязательно рассматриваться как ведущие факторы, обуславливающие успех существования популяций и критерий необходимости ее охраны.

Имеются данные, свидетельствующие о том, что даже при незначительной численности популяции, если она сохранила достаточно высокую степень структурированности, обуславливающую ее гетерогенность и высокую стабильность, такая популяция может существовать длительно во времени и легко увеличивать свою численность. В то время как популяция с довольно высокой численностью, но нарушенной структурированностью и низкой жизнеспособностью может погибать в сравнительно короткое время (Злотин, Головко, 1998).

Таблица

Влияние факторов отбора, снижающих гетерогенность культуры тутового шелкопряда на ее жизнеспособность

Название варианта	Жизнеспособность гусениц, %	Урожай коконов
Контроль	89,0±1,8	3,16±0,01
Оптимизация по темпам развития	73,0±2,1	3,01±0,02
Оптимизация по массе	83,0±1,7	3,65±0,01
Оптимизация по фенотипу	57,0±2,4	2,44±0,02
Оптимизация по комплексу параметров	77,0±2,1	3,00±0,03

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бойчук Ю.Д. Принципи і методи добору вихідного матеріалу при культивуванні комах: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Харків, 1996. – 24 с.
- Галій А.І. Біологічні основи створення та оптимізації племінних (маточних) культур комах: Автореф. дис. ...канд. біол. наук. –Харків, 1997. – 24 с.
- Головко В.А., Чепурная Н.П., Злотин А.З. Селекция и контроль качества культур насекомых. – Харьков: РИП "Оригинал", 1995. – 176 с.
- Злотин А.З. Экспериментальное обоснование методики круглогодичного разведения непарного шелкопряда и рекомендации по использованию в пр.кладной энтомологии: Автореф. дис. ...канд. біол. наук. – Харьков, ХГУ, 1966. – 22 с.
- Злотин А.З. Теоретическое обоснование массового разведения насекомых // Энтомол. обозрение. – 1981. – Т. 60. – №3. – С. 494–510.
- Злотин А.З. Техническая энтомология. – К.: Наук. думка, 1989. – 183 с.
- Злотин А.З. Селекция насекомых. В кн.: Генетика и селекция насекомых. Итоги науки и техники. Сер. Энтомология. – Т. 10. – М.: ВИНИТИ, 1990. – С. 96 – 179.
- Злотин А.З., Чепурная Н.П. Общие принципы контроля качества культур насекомых // Энтомол. обозрение. – 1994. – 63,4 – С. 121–125.
- Злотин А.З., Чепурная Н.П. Жизнеспособность популяций и культур насекомых (теоретические аспекты) // Известия Харьк. энтомол. общ-ва. – 1997. – С. 146–154
- Злотин А.З., Головко В.А. Экология популяций и культур насекомых. – Харьков: РИП "Оригинал", 1998. – С. 178–183.
- Рукавишников Б.И. Половая стерилизация как метод борьбы с вредными насекомыми. – М.: ВНИИТЭИСХ, 1966. – С. 14–180.
- Рукавишников Б.И. Биологическая борьба с вредными насекомыми и сорняками. – М.: Колос, 1968. – 616 с.

- Рукавишников Б.И. Современное состояние стерилизации насекомых // Генетические методы борьбы: Химическая стерилизация насекомых. – М.: Колос, 1970. – С. 3–43.
- Яблоков А.В. Фенетика, эволюция, популяция, признак. – М.: Наука, 1980. – 136 с.
- Яблоков А.В. Популяционная биология. – М.: Высш. шк., 1987. – 303 с.
- Berry R.G. Inheritance and Natural History. – London, 1977. – P. 350.
- Diamond T.M. Island biogeography and the design of natural reserves. In: Theoretical Ecology R.M. May, ed. Sunderland, Mass Sinauer Associates. – 1976. – 183 p.
- Frankel O.H., Soule M.E. Conservation and Evolution. Cambr. univer. Press, Cambridge, 1981. – 86 pp.
- Gilpin M.C., Soulé M.T. Minimum viable population: the process of species extinction. In Soulé (ed.) Conservation Biology, Sunderland, Mass. – 1986. – P. 13–34.
- Leppla N.S., Ashley F.R. Quality control in insect mass production: a review and model // Bull. Entomol. Soc. of Amer., 1989. – Vol. 34. – N 4. – P. 33–44.
- Soulé M.E. Thresholds for survival: maintaining fitness evolutionary potential.// M.E.Soule, B.A.Wilcose eds. Conservation Biology. Sunderland, Mass, 1980.–P.151–170.
- Zlotin A.Z., Chepurnaya N.P. General principles of quality control of the insect culture // Entomological Review, 1994. – Vol. 73. – U. 9. – P. 161—165.

Харьковский государственный
педагогический университет

L.S. KRIVDA, A.Z. ZLOTIN, N.P. CHEPURNAYA

THE POPULATION OF INSECTS AS A UNIT OF PROTECTION

Kharkov State Pedagogical University

S U M M A R Y

The questions of the insect population protection from the point of view of the population structure, heterogeneity and viability are for the first time considered in the article. It is pointed out that even according to any selection which decreases heterogeneity, the consequence is the decline of the population viability. To solve the question of the necessity of the population protection the preservation of the culture heterogeneity level, the structure of the population and its viability are more important than the quantity.