

УДК 595.768

МЕХАНИЗМЫ САМОРЕГУЛЯЦИИ СТРУКТУРНЫХ ПАРАМЕТРОВ ПОПУЛЯЦИЙ ТУТОВОГО ШЕЛКОПРЯДА (*BOMBYX MORI L.*) ПРИ НАРУШЕНИИ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ

© 2008 г. Т. Ю. Маркина

*Харьковский национальный педагогический университет им. Г.С. Сковороды
(Харьков, Украина)*

Выявлены различия по степени адаптированности популяций тутового шелкопряда к плотности содержания. При нарушении пространственной структуры в искусственных популяциях срабатывают механизмы саморегуляции численности за счет изменения соотношения полов и плодовитости самок. Последствия направленного, зависящего от плотности отбора, выражаются в повышении адаптированности популяций в меняющихся условиях среды.

Ключевые слова: *Bombyx mori L.*, пространственная структура, искусственная популяция, отбор, саморегуляция, адаптированность, тутовый шелкопряд

Одним из главных адаптивных свойств популяций, позволяющим выживать в меняющихся условиях среды, является их структурированность по разным параметрам [7, 10]. С.С. Шварц и ряд других исследователей рассматривали пространственную структуру популяций как фактор микроэволюции [15]. В связи со сказанным изучение механизмов саморегуляции структурных параметров на примере искусственной популяции тутового шелкопряда представляется актуальным.

Проведение таких исследований в искусственных популяциях насекомых позволяет в контролируемых условиях изучить данные вопросы, чего нельзя сделать в природе в связи с влиянием множества неконтролируемых факторов.

Исследования Г. В. Гречаного показали, что плотность популяции является фактором регуляции генетической структуры и численности в культуре дрозофилы [4-6]. Н.Е. Волковой установлено, что фактор плотности культуры оказывает достоверно значимое влияние на половое поведение дрозофилы как сам по себе,

так и в комбинации с другими генетическими факторами [3].

В работах последних лет изучались вопросы изменения характера пространственной структурированности искусственных популяций в условиях техноценоза [2, 10-12]. Установлено, что увеличение плотности содержания насекомых отрицательно сказывается на жизнеспособности культуры. Это связано с нарушением гидрорежима содержания культур, недостатком корма при переуплотнении, ранениями, наносимыми особями друг другу. Плотность культивирования остается наиболее значимым и чаще всего оптимизируемым фактором. Были разработаны способы оптимизации пространственной структуры культуры тутового шелкопряда [1]. В то же время роль структурных параметров в поддержании устойчивости искусственных популяций насекомых остается слабо изученной.

В настоящей работе изучали механизмы функционирования искусственных популяций насекомых при нарушении пространственной структуры и выясняли роль половых и возрастных структурных параметров в поддержании генетической гетерогенности и, как следствие, устойчивости популяций в условиях техноценоза.

Адрес для корреспонденции: Маркина Татьяна Юрьевна, кафедра зоологии, Харьковский национальный педагогический университет им. Г.С. Сковороды, ул. Блюхера, 2, г. Харьков, 61168, Украина;
e-mail: tmarkina@yandex.ru

МЕТОДИКА

В экспериментах использовали породу тутового шелкопряда – Б-2 ул. Исследования проводились на оптимальном (ОПФ) и пессимальном (ПФ) агрофонах, на протяжении 2004 – 2006 гг. Пессимальный агрофон предполагал снижение температуры содержания насекомых на 3-4°С и уменьшение в 2 раза норм кормления. Изменение площади содержания проводили начиная с третьего гусеничного возраста, руководствуясь принятыми в шелководстве нормами [16].

Опыт включал следующие варианты:

1. Контроль – выкормка гусениц тутового шелкопряда на площади, рекомендованной агроправилами (обозначение варианта в таблице – РП).

2. Выкормка гусениц тутового шелкопряда на площади, меньше рекомендованной в два раза (обозначение варианта в таблице – 1/2S)

3. Выкормка гусениц тутового шелкопряда на площади, меньше рекомендованной в три раза (обозначение варианта в таблице – 1/3S).

При изучении влияния повышенной плотности содержания гусениц тутового шелкопряда на биологические показатели потомства (последствие) схема эксперимента была следующей:

1. Выкормка гусениц тутового шелкопряда на площади, рекомендованной агроправилами, после содержания родительского поколения на ½ площади на протяжении трех поколений (обозначение варианта в таблице – РП после 1/2S).

2. Выкормка гусениц тутового шелкопряда на площади, рекомендованной агроправилами, после содержания родительского поколения на 1/3 площади на протяжении двух и трех поколений (обозначение варианта в таблице – РП после 1/3S).

Каждый вариант включал три повторности по 50 мг «гусениц-мурашей» в каждой.

Определение биологических показателей тутового шелкопряда проводили по общепринятым в шелководстве методикам [16]. Результаты подвергались статистической обработке [9].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Одним из основных биологических показателей, отражающих состояние культуры тутового шелкопряда, является жизнеспособность гусениц. Она напрямую связана с урожаем коконов, получаемых с одного грамма гусениц, взятых на выкормку, поэтому имеет большое экономическое значение. В этой связи нами была изучена динамика показателя жизнеспособности гусениц тутового шелкопряда в ряду поколений при сокращении выкормочных площадей в два и три раза. Данные эксперимента представлены в табл. 1.

Я.А. Бачинской показано, что при культивировании тутового шелкопряда при повышенной плотности содержания (1/2 от оптимальной) формируется генотип, адаптированный к экстремальным условиям. В оптимальных условиях выкормки потомки таких особей характеризуются повышенными показателями жизнеспособности и продуктивности. На основании этого автором предложен прием уплотненной выкормки для использования в селекционной работе в качестве способа повышения жизне-

Таблица 1

Динамика показателя жизнеспособности гусениц тутового шелкопряда в ряду поколений (ОПФ)

Вариант	Жизнеспособность гусениц, %			
	Лето 2004	Весна 2005	Лето 2005	Весна 2006
Контроль	81,12±1,46	91,81±1,95	66,97±1,36	91,32±1,45
1/2S	82,37±1,84	84,55±1,61*	60,67±1,98	-
1/3S	62,83±1,62**	68,36±1,91**	39,74±1,30***	-
РП после 1/2S	-	-	-	90,04±1,57
РП после 1/3S	-	-	72,12±1,21*	91,94±1,56

Примечание: * p < 0,05; ** p < 0,01; *** p < 0,001

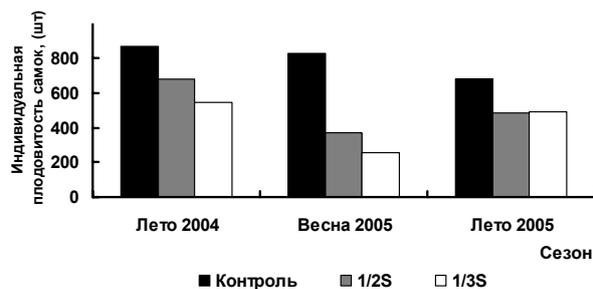


Рис. 1. Динамика индивидуальной плодовитости самок в ряду поколений при нарушении пространственной структуры (ОПФ).

способности биоматериала [1, 2].

Результаты проведенных нами исследований свидетельствуют о достоверном снижении показателя жизнеспособности при содержании гусениц на площади в два раза меньше рекомендованной по сравнению с контролем, на 7,26 и 6,3% во втором и третьем поколениях отбора соответственно. Это вполне согласуется с установленными ранее данными [1].

В связи с тем, что плотность содержания является одним из стрессовых факторов, для понимания механизмов структурного преобразования популяции тутового шелкопряда необходим детальный анализ происходящих в популяции изменений. Это даст возможность более корректно использовать предложенные приемы оптимизации. Изменение генетической структуры популяции, обуславливающей изменение биологических показателей культуры, особенно убедительно показано при сокращении выкормочной площади в три раза. По-видимому, за многовековую историю одомашнивания тутовый шелкопряд адаптирован к повышенной площади содержания и ущемление ее в два раза приводит к незначительным изменениям показателей жизнеспособности. Выкормка в резко выраженной стрессовой ситуации дает возможность проследить, за счет чего происходит адаптация и собственно выживание популяции.

Установлено, что в родительском поколении жизнеспособность гусениц была на 18,29% ($p < 0,01$) ниже при содержании на площади, в три раза меньше рекомендованной по сравнению с контролем. Эта тенденция сохранялась и в третьем поколении: показатель ниже контрольного на 27,23% ($p < 0,001$).

Восстановление показателей жизнеспособности после прекращения отбора, безусловно, является адаптивной реакцией популяции как целостной системы на интегральное

действие фактора плотности [5, 7]. У потомков особей, подвергшихся плотностнозависимому отбору на протяжении трех поколений при содержании в оптимальных условиях, наблюдается повышение показателя жизнеспособности до контрольного уровня. Применение уплотненного способа содержания на протяжении двух поколений повысило жизнеспособность потомства (последствие) на 5,15% ($p < 0,05$) по отношению к контролю.

По нашему мнению, экологический механизм данного процесса связан с наличием в популяции тутового шелкопряда особей, характеризующихся сильной и слабой степенью понижения плодовитости в ответ на увеличение плотности содержания. Резкое снижение жизнеспособности особей при оптимальных условиях выкормки свидетельствует об элиминации особей, адаптированных к низкой плотности содержания [4]. Повышение показателя жизнеспособности в первом поколении после прекращения отбора можно рассматривать как результат выживания высоко жизнеспособных особей с низкой плодовитостью. Анализ индивидуальной плодовитости самок в ряду поколений подтвердил (рис.1) наличие связи плотностнозависимого отбора с изменением структуры популяции. По данным И.Ю. Раушенбаха, выжившие в условиях личиночного перенаселения особи дрозофилы обладают измененным гормональным балансом, что, по-видимому, является одним из механизмов адаптации к специфическим условиям разведения [13, 14]. Все это свидетельствует о прохождении в популяции тутового шелкопряда зависимых от плотности изменений генетической структуры популяции. Подобные процессы наблюдались в исследованиях ряда авторов [5, 6, 8]. Ими установлена генетическая гетерогенность популяций дрозофилы в отношении реакции некоторых компонент приспособленности на изменение плотности. Подобный факт позволяет говорить об общности данных процессов для искусственных популяций насекомых.

Для выяснения адаптивных изменений, происходящих в искусственных популяциях при нарушении пространственной структуры, была изучена динамика половой и возрастной структур культуры тутового шелкопряда. Анализ полученных результатов свидетельствует о том, что при уменьшении площади в три раза достоверно изменяется соотношение полов, самцы преобладают над самками (табл.2). В стрессовой ситуации в искусственных популяциях срабатывают механизмы плотностнозави-

Таблица 2

Динамика параметров половой структуры культуры тутового шелкопряда при нарушении пространственной структуры (ОПФ)

Вариант	Соотношение полов (числитель – самцы, знаменатель - самки) на стадии куколки, %			
	Лето 2004	Весна 2005	Лето 2005	Весна 2006
Контроль	$57,58 \pm 1,23$ $42,42 \pm 1,2$	$50,86 \pm 1,45$ $49,14 \pm 1,45$	$51,77 \pm 5,24$ $48,23 \pm 5,24$	$49,55 \pm 10,17$ $50,45 \pm 10,17$
1/2S	$58,80 \pm 1,24$ $41,20 \pm 1,2$	$54,06 \pm 3,33$ $45,94 \pm 3,33$	$56,31 \pm 4,26$ $43,69 \pm 4,26$	- -
1/3S	$63,15 \pm 1,68$ $38,85 \pm 1,6$	$60,09 \pm 1,14^{**}$ $39,91 \pm 1,14^{**}$	$64,76 \pm 1,79^{**}$ $35,24 \pm 1,79^{**}$	- -
РП после 1/2S	- -	- -	- -	$59,85 \pm 1,70^{**}$ $40,15 \pm 1,70^{**}$
РП после 1/3S	- -	- -	$59,25 \pm 1,40^*$ $40,75 \pm 1,40^*$	$64,60 \pm 3,86^*$ $35,40 \pm 3,86^*$

Примечание: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

Таблица 3

Динамика показателя жизнеспособности гусениц тутового шелкопряда в ряду поколений (ПФ)

Вариант	Жизнеспособность гусениц, %			
	Лето 2004	Весна 2005	Лето 2005	Весна 2006
Контроль	$60,18 \pm 1,69$	$82,77 \pm 1,22$	$76,79 \pm 1,71$	$89,72 \pm 2,00$
1/2S	$59,29 \pm 1,58$	$82,20 \pm 1,25$	$68,45 \pm 1,57^*$	-
1/3S	$55,16 \pm 1,27$	$56,50 \pm 1,25^{***}$	$49,11 \pm 1,26^{***}$	-
РП после 1/2S	-	-	-	$92,04 \pm 1,67$
РП после 1/3S	-	-	$82,44 \pm 1,58^*$	$94,94 \pm 1,66^*$

Примечание: * $p < 0,05$; *** $p < 0,001$

симого отбора, как регуляторы контроля динамики численности [5]. Таким образом, исследования показали, что выживают самцы, видимо, как требующие меньше корма, обеспечивая селекционно-генетическую адаптацию популяции в меняющихся условиях среды. В то же время преимущество получают наименее плодовитые самки (скорее всего, в результате отбора на минимальную потребность в корме, необходимую для выживания).

Что касается возрастной структуры, то достоверных изменений в соотношении возрастных групп из поколения в поколение не наблюдалось. Наибольшее количество гусениц погибало в IV возрасте, как при уменьшении площади содержания в два, так и в три раза.

Дальнейшее содержание насекомых при оптимальной площади ведет к постепенному возврату популяции к своим исходным, генетически обусловленным характеристикам. В пер-

вом поколении, после прекращения действия отбора (два поколения), в популяции (на оптимальном фоне) преобладают низкопродуктивные самки (рис. 2), а количество самцов выше, чем самок (табл. 2). Однако в варианте, где отбор продолжался три поколения, индивидуальная плодовитость близка к показателям контроля (рис. 3). На основании этого можно предположить, что чем жестче отбор, тем быстрее идет восстановление оптимальных структурных параметров при нормализации условий среды.

В литературе имеются данные о том, что при нехватке корма механизмы плотностозависимого контроля динамики численности не срабатывают. Выкормка тутового шелкопряда при пессимальных условиях позволяет проследить динамику изучаемых показателей (табл. 3).

На пессимальном агрофоне также было отмечено снижение показателя жизнеспособ-

МЕХАНИЗМЫ САМОРЕГУЛЯЦИИ

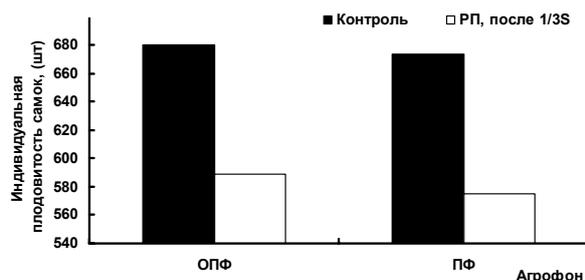


Рис. 2. Индивидуальная плодовитость тутового шелкопряда после двух поколений отбора по плотности (лето 2005).

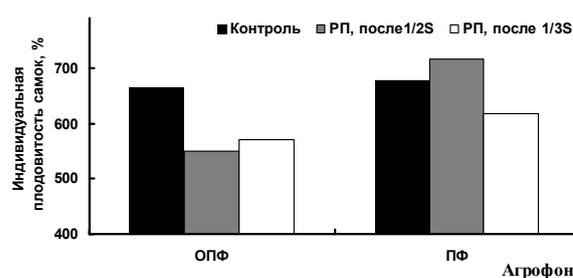


Рис. 3. Индивидуальная плодовитость тутового шелкопряда после трех поколений отбора по плотности (весна 2006).

Таблица 4

Динамика параметров половой структуры культуры тутового шелкопряда при нарушении пространственной структуры (ПФ)

Вариант	Соотношение полов (числитель – самцы, знаменатель - самки) на стадии куколки, %			
	Лето 2004	Весна 2005	Лето 2005	Весна 2006
Контроль	$66,24 \pm 2,00$ $33,76 \pm 2,00$	$41,11 \pm 3,10$ $58,89 \pm 3,10$	$47,13 \pm 4,06$ $52,87 \pm 4,06$	$46,19 \pm 2,93$ $53,81 \pm 1,93$
1/2S	$67,46 \pm 2,14$ $32,54 \pm 2,14$	$54,06 \pm 1,20^{***}$ $45,94 \pm 1,20^{***}$	$58,26 \pm 1,37^{**}$ $41,74 \pm 1,37^{**}$	- -
1/3S	$62,94 \pm 5,30$ $37,06 \pm 5,30$	$59,09 \pm 1,46^{***}$ $40,91 \pm 1,46^{***}$	$61,17 \pm 1,21^{***}$ $38,83 \pm 1,21^{***}$	- -
РП после 1/2S	- -	- -	- -	$47,84 \pm 2,60$ $52,16 \pm 2,60$
РП после 1/3S	- -	- -	$53,52 \pm 0,89^{**}$ $46,48 \pm 0,89^{**}$	$57,42 \pm 1,83^{**}$ $42,58 \pm 1,83^{**}$

Примечание: * $p < 0,05$; * $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

ности. После трех поколений содержания на площади, меньшей рекомендованной в два и три раза, жизнеспособность снизилась на 8,34% и 27,68% соответственно, что достоверно ниже контроля. Содержание насекомых при оптимальных условиях после уплотненного способа выкормки на протяжении двух и трех поколений привело к существенному повышению жизнеспособности в пределах контроля. Анализ показателя индивидуальной плодовитости самок свидетельствует о прохождении плотностнозависимого отбора (рис. 4). Однако, при этом соотношение полов в условиях пессимального содержания закономерно не меняется (табл. 3).

Дефицит корма и снижение температуры содержания являются дополнительным стресс-фактором, «подталкивающим» популяцию к самосохранению. Об этом свидетельствуют быстро восстанавливающаяся индивидуальная

плодовитость самок. Уже в первом поколении последствие отбора она превышает контроль или равна ему (рис. 3).

Таким образом, полученные нами данные свидетельствуют о генетической гетерогенности культуры тутового шелкопряда по отношению к изменениям плотности популяции. Наличие в популяциях особей, адаптированных к разным условиям плотности, позволяет ей в целом быстрее и эффективнее адаптироваться в меняющихся условиях среды.

В условиях повышения плотности содержания в культурах насекомых в результате плотностнозависимого отбора наблюдается саморегуляция путем включения механизмов регуляции численности за счет изменения соотношения полов и индивидуальной плодовитости самок. Изучение динамики структурных параметров искусственных популяций насеко-

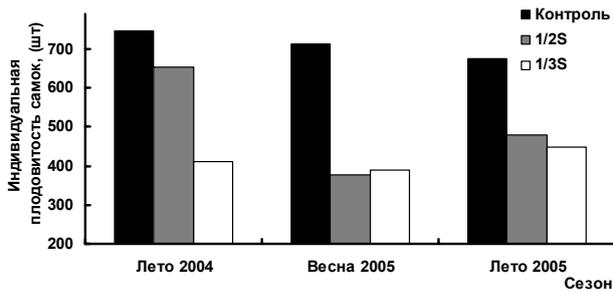


Рис. 4. Динамика индивидуальной плодовитость самок при нарушении пространственной структуры популяции (ПФ).

мых дает возможность раскрыть механизмы поддержания популяционного гомеостаза и на этой основе разрабатывать наиболее оптимальные приемы как разведения полезных видов насекомых, так и решения природоохранных вопросов.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Бачинська Я.О.* Оптимізація структури культур лускокрилих комах для програм біологічного методу захисту рослин: Автореф. дис. ... канд. с.-г. наук. – Харків, 2005. – 20 с.
2. *Бачинская Я.А., Маркина Т.Ю.* Оптимизация пространственной структуры популяции тутового шелкопряда *Bombyx mori* L. // Изв. Харьков. энтомол. об-ва. – 2002. – Т. 10, вып.1-2. – С. 190-192.
3. *Волкова Н.Е., Шеремет О.Ю., Воробьева Л.И.* Половое поведение в мутантных линиях *Drosophila melanogaster* в условиях разной плотности популяции // Генетика. – 2006. – Т. 42. – №4. – С. 494-500.
4. *Гречаный Г.В., Корзун В.М.* Направление отбора в экспериментальных популяциях дрозофилы при циклическом изменении их плотности // Генетика. – 1994. – Т. 30. – №3. – С. 349-355.
5. *Гречаный Г.В., Ермаков Е.Л., Сосунова И.А.* Популяционная структура дрозофилы по количественным мерным признакам и её сезонное изменение // Журн. общей биологии. – 2004. – Т. 65. – №1. – С. 39-51.
6. *Гречаный Г.В., Корзун В.М., Бабушкина Е.А.* Плотность населения как фактор регуляции генетической структуры и численности популяций животных. Фенотипическая изменчивость по реакции особей на увеличение плотности в популяциях дрозофилы // Генетика. – 1989. – Т. 25, №9. – С.1578-1588.
7. *Злотин А.З., Головки В.О.* Экология популяций и культур насекомых. – Харьков: РИП Оригинал, 1998. – 208 с.
8. *Куликов А.М., Марец Ф., Митрофанов В.Г.* Влияние плотности популяции на динамику вытеснения рецессивной летальной мутации $L(2)M167^{DTS}$ из экспериментальных популяций *Drosophila melanogaster* // Генетика. – 2005. – Т. 41, №3. – С. 326-333.
9. *Лакин Г.Ф.* Биометрия. – М.: Высш. шк., 1990. – 351 с.
10. *Маркина Т.Ю., Злотин А.З.* Биологические основы оптимизации структуры искусственных популяций насекомых для реализации программ разведения // Приспособление организмов к действию экстремальных экологических факторов. – Белгород, 2002. – С. 47-49.
11. *Маркина Т.Ю., Бачинская Я.А., Калинина О.А.* Оптимизация пространственной и возрастной структур искусственных популяций насекомых в условиях техноценоза // Біорізноманіття та роль зооценозу в природних і антропогенних екосистемах: Матеріали II Міжнародн. наук. конф. – Дніпропетровськ, 2003. – С.133-134.
12. *Маркина Т.Ю., Кривда Л.С., Злотин А.З.* Новый принцип повышения эффективности целевых программ разведения насекомых // Тези доп. VI з'їзду Укр. энтомол. товариства (Біла Церква, 8-11 вересня 2003 р.). – Ніжин, 2003. – С. 65.
13. *Раушенбах И.Ю.* Нейроэндокринная регуляция развития насекомых в условиях стресса. – Новосибирск: Наука, 1990. – 160 с.
14. *Раушенбах И.Ю.* Стресс-реакция насекомых: механизм, генетический контроль, роль в адаптации // Генетика. – 1997. – Т. 33, №8. – С. 1110-1118.
15. *Шварц С.С.* Экологические закономерности эволюции. – М.: Наука, – 1980. – 280 с.
16. *Шовківництво / Головки В.О., Злотін О.З., Браславський М.Ю.* та ін. – Харків: Оригінал, 1998. – 416 с.

Поступила в редакцію
06.02.2008 г.

МЕХАНІЗМИ САМОРЕГУЛЯЦІИ

MECHANISMS OF SELF-REGULATION OF STRUCTURAL PARAMETERS OF THE POPULATIONS OF *BOMBYX MORI* L. AFTER DISTURBANCE OF THEIR SPATIAL STRUCTURE

T. Yu. Markina

*G. S. Skovoroda Kharkiv National Pedagogical University
(Kharkiv, Ukraine)*

Gene heterogeneity by adoption level to rearing density has been proved for *Bombyx mori* L. culture. Self-regulation mechanisms work after spatial structure disturbance in artificial populations due to change of sex ratio and female fecundity. Consequences of directional, density-dependent selection become apparent in population adopting in the changing environment.

Key words: *Bombyx mori* L., spatial structure, artificial population, selection, self-regulation, adoption

МЕХАНІЗМИ САМОРЕГУЛЯЦІЇ СТРУКТУРНИХ ПАРАМЕТРІВ ПОПУЛЯЦІЙ ШОВКОВИЧНОГО ШОВКОПРЯДА (*BOMBYX MORI* L.) ПРИ ПОРУШЕННІ ПРОСТОРОВОЇ СТРУКТУРИ

Т. Ю. Маркіна

*Харківський національний педагогічний університет ім. Г.С. Сковороди
(Харків, Україна)*

Виявлено відмінності за ступенем адаптованості популяцій шовковичного шовкопряда до щільності утримання. В умовах порушення просторової структури в штучних популяціях спрацьовують механізми саморегуляції чисельності за рахунок зміни співвідношення статей та плодючості самок. Наслідки спрямованого за щільністю добору виявляються у підвищенні адаптованості популяції у змінних умовах довкілля.

Ключові слова: *Bombyx mori* L., просторова структура, штучна популяція, добір, саморегуляція, адаптованість