

УДК 595.7:57.034:574.3

© 2002 г. В. Н. ЧАЙКА

ПРОБЛЕМЫ МАССОВЫХ РАЗМНОЖЕНИЙ НАСЕКОМЫХ. 1. МЕХАНИЗМЫ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ НАСЕКОМЫХ-ФИТОФАГОВ В КОНЦЕПЦИЯХ ЭВОЛЮЦИИ ГЕНЕТИЧЕСКОГО МАТЕРИАЛА

Теория динамики популяций является пробным камнем для многих поколений экологов. Помимо общетеоретического, она имеет большое практическое значение. В этой связи за последние десятилетия были обоснованы различные теории и предложены модели механизмов, анализ которых не входит в задачу нашего исследования. Его можно найти в доступной литературе (Пианка, 1981; Исаев, Хлебопрос, Недорезов, 1984; Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989; Белецкий, 1993). Длительное время ведется полемика, какая из предложенных теорий достоверна (Bonsall, Jones, Penu, 1998).

Нам представляется уместным вопрос – почему теорий динамики популяций так много? Причём все они обоснованы фактическим материалом, базой знаний и логикой.

Факториальные теории, предложенные различными исследователями для объяснения механизмов динамики численности насекомых, хорошо иллюстрирует теорему Геделя, согласно которой «систему нельзя объяснить (понять) не выходя за рамки самой системы» (Казанцев, 1999). В этой связи мы попытались динамику численности насекомых рассмотреть как составляющую механизмов адаптогенеза (микроразнообразия), в процессе которого популяция поставляет на арену борьбы за существование новый генетический материал. Таким образом, наблюдаемые в природе многолетние изменения численности насекомых в популяциях являются материализованным отображением процессов адаптогенеза на фоне флуктуирующих факторов окружающей среды.

На рис. 1 представлена возможная блок-схема организации механизмов адаптогенеза насекомых-фитофагов. Рассмотрим последовательно предложенные блоки.



Рис. 1. Схема адаптогенеза насекомых-фитофагов.

Операционная система. Известно, что абиотические циклы различного уровня иерархии от космических до сезонных, обуславливают чередование в экосистемах благоприятных и неблагоприятных периодов для жизнедеятельности насекомых. Их успешное выживание невозможно без синхронизации различных популяционных циклов с абиотическими циклами среды обитания. Каким образом может происходить эта синхронизация?

Повторяемость различных событий в биологической системе через регулярные интервалы времени можно рассматривать как биологический ритм (Ашофф, 1984). При анализе траекторий развития биологических систем оперируют понятиями ритм и цикл (Белецкий, Хасан Самер, Худжери Хусейн, 1998). Достаточно очевидно, что цикл – понятие более ёмкое, однако в указанном аспекте их используют как синонимы (Арманд, 1999). Под ритмами мы понимаем чередование природных явлений и процессов, происходящее в определенной последовательности и с закономерной частотой. Различают периодические ритмы, при которых однотипные фазы повторяются примерно через равные промежутки времени и циклические ритмы, когда при постоянной средней продолжительности цикла промежутки времени между его одинаковыми фазами имеет переменную продолжительность. Наблюдаются многовековые, многолетние, годовые, сезонные, суточные и внутрисуточные ритмические явления, связанные как с внешними для биосферы факторами (космические, геофизические), так и с закономерностями внутреннего развития (Реймерс, 1990).

В настоящее время в принципе доказано единство ритмической структуры всей Солнечной системы, Земли и её биологических систем как во временном, так и в пространственном аспектах (Столяров, 2000). Цикличность развития биосферы и слагающих её биогеоценозов определяется цикличностью природных процессов, прямо или косвенно связанных с Солнцем (Белецкий, 1993; Белецкий, Хасан Самер, Худжери Хусейн, 1998). Стабильность геофизических циклов позволила насекомым в процессе эволюции генетически запрограммировать физиологические и этологические ритмы различного уровня иерархии, обеспечив тем самым популяцию способностью «предвидеть» и максимально приспособляться к экологическим циклам среды обитания.

На рис. 2 приведена формализованная нами схема интеграции биологических ритмов насекомых-фитофагов (Чайка, Кочерга, 1998). Её можно рассматривать как операционную систему, которая обеспечивает запуск и синхронизацию связанных между собой различных микроэволюционных программ: динамику пространственной структуры, физиологического состояния и численности, изменение генотипической структуры и т. д. Предложенную схему можно рассматривать также как генератор ритмических колебаний. Однажды переданный биологической системе энергетический импульс способен, при наличии обратной связи, запустить маятник биологических часов микроэволюции, которые в течение всего периода существования вида будут воспроизводить автоколебательный режим – новое поколение, борьба за существование, генотипическая структура.



Рис. 2. Схема интеграции биологических ритмов насекомых-фитофагов (операционная система).

Генотипическая структура как программа адаптогенеза популяции. Непостоянство природных систем в своей основе запрограммировано (Шаффер, 1989), другими словами – канализировано, очевидно, генотипической структурой. Эмпирически установлено, что траектории развития биологических систем довольно устойчивы к воздействиям, стремящимся их изменить. Для такой канализированной траектории был предложен термин «креод» (Уоддингтон, 1970). Генотипическая структура популяции контролирует как величину параметров, так и степень стабилизации креода. Если давление среды превосходит устойчивость биологической системы, наступает бифуркация – особая точка на траектории развития живых систем, после которой устойчивое развитие сменяется неустойчивым состоянием. Далее возможны альтернативные события – или биологическая система разрушается, или в результате работы механизмы саморегуляции система находит новое состояние устойчивого развития, новый креод. Согласно теореме Чернавского (Казанцев, 1999), система из одного устойчивого состояния может перейти в другое только через состояние хаоса.

Понятие «креод» и программная роль его генетической основы хорошо иллюстрируют типы динамики численности насекомых-фитофагов. Существующие классификации (Пианка, 1981; Исаев, Хлебопрос, Недорезов, 1984; Росс, Росс, Росс, 1985; Одум, 1986а, 1986б; Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989) выделяют в популяциях насекомых-фитофагов 2 полярных типа многолетней динамики численности: стабильный (К-стратегии) и эруптивный (вспышечный, г-стратегии), а также континуум (переход без перерывов от одного качества к другому) промежуточных типов. Тип динамики – видовой признак, он стабилен у всех популяций, обитающих в различных экологических условиях ареала вида.

Исходя из изученных нами параметров биологических ритмов насекомых (Петрунек, Чайка, 1980; Щедрина, Чайка, 1994), а также литературных сведений (Чернышев, 1984), можно предположить, что креод многолетней динамики популяции должен быть гармоничным, то есть иметь периодический ритм. Его период и длительность фаз можно рассчитать статистически и аппроксимировать, используя многолетние ряды датировок вспышек массового размножения фитофагов. По данным Е. Н. Белецкого с соавт. (1998), период цикла массового размножения, например, саранчовых составляет примерно 11 лет, озимой совки – около 9 лет, что тесно коррелирует с ритмами солнечной активности.

Однако наблюдения в природе убедительно свидетельствуют, что динамика массового размножения представляет собой циклический ритм. Период между вспышками численности может составлять для озимой совки – 5–6, 8–9, 10–11 лет; для итальянского пруса – 5–6, 10–11, 22 года (Белецкий, Хасан Самер, Худжери Хусейн, 1998). Это связано с нелинейным воздействием факторов среды обитания на ход реализации генетической программы адаптогенеза популяции.

Адаптивные стратегии. Для понимания механизмов популяционной динамики полезно понятие «адаптивная стратегия» или «адаптивный комплекс» (Пианка, 1981) – генетически запрограммированный набор эволюционных, физиологических и биохимических реакций, благодаря которым организм выживает в изменяющихся условиях среды и эволюционирует вместе с ней. Поскольку в природе не существует двух генетически идентичных организмов, адаптивные стратегии индивидуальны. Следовательно, адаптивная стратегия популяции является совокупностью полиморфных стратегий слагающих её организмов.

Нами были исследованы адаптивные стратегии различных видов насекомых в аспекте ольфакторного преферендума. Следует различать ольфакторный преферендум, когда с помощью анализа запаховых стимулов среды обитания насекомые осуществляют выбор станции и коадаптивного полового партнера, контактно-вкусовой – выбор места для откладывания яиц и питания личинок, и трофический – процесс питания и выживания потомства на кормовом растении (Smelyanets, 1977a, 1977b, 1977c, 1977d).

В настоящее время общепризнанна экологическая значимость химической коммуникации в функционировании популяций насекомых. Насекомые-фитофаги хорошо различают растения по степени их пригодности для питания. Известна их способность к дальним миграциям и формированию очагов высокой численности на культурах, удаленных от постоянных резерваций. Насекомые способны не только к дистантной ориентации, но и к тонкому фитохимическому анализу ольфакторной информации даже субоптимальных условий среды обитания (Чайка, Смелянец, Злотина, 1990а; Чайка, 1998).

Исследование ольфакторного преферендума насекомых на запахи половых феромонов и кормовых растений проводили в лабораторных условиях с помощью биофизических методов регистрации вызванных биопотенциалов периферического отдела их хемосенсорной системы (Шерман, Чайка, 1974; Приставко, Чайка, 1976), и в полевых условиях – с помощью методов оценки эволюционных реакций (Чайка, Черный, 1983, 1992).

Физиологическая основа эволюционных реакций насекомых в ответ на химические стимулы среды обитания определяется сродством хемосенсорных белков-рецепторов биологически значимым ольфакторным сигналам (Чайка, 1998). Нами была установлена высокая степень индивидуальной изменчивости насекомых по характеру хемосенсорных реакций на аттрактивные стимулы окружающей среды. Одним из главных и общих свойств химической коммуникации у насекомых является высокая вариабельность химического состава ольфакторных аттрактивных стимулов и гетерогенность природных популяций по уровню чувствительности и величине реакции на аттрактанты (Чайка, Черный, 1986а, 1986б, 1992; Чайка, Смелянец, Злотина, 1990б; Чайка, Черный, Пантелейчук, 1993). Насекомые уже на уровне периферического отдела хемосенсорного анализатора способны ранжировать значимость

пищевых аттрактантов и половых феромонов. Ранжирование предпочитаемости для каждой особи в популяции носит индивидуальный, генетически закреплённый характер. Анализ принципов ранжирования аттрактивности растений и коадаптивности феромона самок позволяет выделить в популяции как минимум 2 полярные адаптивные стратегии: стратегию генералистов и специалистов, а также разнообразные промежуточные типы стратегий. К генералистам относят организмы, отличающиеся большой шириной фундаментальной экологической ниши, к специалистам – узкой фундаментальной экологической нишей. Электрофизиологическая оценка уровня дифференциальной чувствительности хемосенсорного анализатора колорадского жука в реакциях на летучие вещества вторичного метаболизма различных генотипов картофеля показала, что 56 % популяции представлены особями генерализованного типа, остальные – специалисты, оказывающие предпочтения определённым сортам, в том числе и устойчивым (Чайка, Смелянец, Злотина, 1990б; Чайка, 1998). Исследование закономерностей заселения посевов кукурузы стеблевым мотыльком методом определения коэффициента контагиозности свидетельствует, что популяция бабочек представлена группировками генералистов и специалистов, соотношение которых связано с фазами сезонной динамики численности (Осовская, Чайка, 1996).

Субпопуляционные группировки. Природная популяция, как правило, представляет собой не панмиктическую группировку, а систему полуизолированных субпопуляций, что, в первую очередь, связано с пятнистой структурой экологической ниши. Каким образом природная популяция дифференцируется на субпопуляционные группировки и как последствия этого процесса могут влиять на динамику генотипической структуры?

Нам представляется, что субпопуляционные группировки насекомых (расы, биотипы, экотипы) формируются путем пространственно-временной интеграции особей со сходными адаптивными стратегиями. В основе интеграции лежит выбор насекомыми, в процессе реализации комплекса преферендумов, субоптимальных условий среды обитания. Известно, что выбор субстрата для откладывания яиц у дневных насекомых-фитофагов основывается на интегрировании комплекса стимулов различных сенсорных модальностей (Schoonhoven, Dethier, 1966; Behavioral ..., 1998). Лабораторные исследования системы «колорадский жук–картофель» показали, что степень гетерогенности хемосенсорной реакции определяет и характер взаимоотношения между популяцией жуков и различными сортами картофеля. Корреляционный анализ позволил выделить как минимум 3 популяционные инфраструктуры, каждая из которых имела свой набор предпочитаемых генотипов кормового растения, что хорошо согласовывалось с результатами полевой оценки заселяемости растений (Чайка, Смелянец, Злотина, 1990б).

Наши исследования этологических реакций природной популяции яблонной плодовой мушки на 18 синтетических аналогов полового феромона, которые отличались между собой дозой действующего вещества, а также соотношением основного и минорных компонентов (DDD:12OH:14OH) свидетельствуют, что в популяции можно выделить как минимум 3 локальных биотипа, предпочитающих различные феромонные композиции (ЕП – 200 мкг, 0:0:1; Д1 – 10 мкг, 1:0:0; ЕП – 200 мкг, 1:0,9:0). Популяционная структура составляет 1:7:13 соответственно. Многокомпонентность полового феромона играет существенную роль в структурировании природных популяций, выполняя функцию одного из докопуляционных механизмов частичной репродуктивной изоляции: особенности фенологии различных биотипов могут затруднять спаривание потенциальных партнеров из различных субпопуляционных структур (рис. 3).

Результаты исследований показывают также, что у яблонной плодовой мушки, как поливольтинного вида, фенотипическая структура популяции по феромонной связи подвержена количественным изменениям в течение сезона вегетации, что может быть связано с дрейфом генетической структуры в ответ на изменение качества трофической ниши, других экологических факторов. В популяции яблонной плодовой мушки за счёт более раннего выхода из куколок части насекомых (5 %) может реализовываться стратегия ускользания от пресса хищников и паразитов (рис. 3 а). Полученные данные хорошо согласуются с литературными сведениями по исследованию аналогичных процессов у других видов (Сафонкин, 1987, 1995; Miyatake, Shimizu, 1999).

Известно, что химическая защита сельскохозяйственных культур является мощным фактором искусственного отбора. На примере бабочек яблонной плодовой мушки нами было установлено, что с помощью хемосенсорного анализатора насекомые чётко определяют присутствие остаточных количеств инсектицидов в окружающей среде (Приставка, Дегтярёв, Чайка, 1976), при этом около 10 % популяции имеет относительно высокую чувствительность реакции (рис. 4).

В результате при химических обработках сада часть насекомых, очевидно высокочувствительных, интенсивно мигрирует за пределы обработанной территории, что обеспечивает поддержание степени генотипической изменчивости популяций (Гродский, Гарнага, Чайка, 1987).

Принцип подразделённости воспроизводится на различных уровнях ценотической организации (Каптен, 1986), он хорошо просматривается при исследовании пространственной структуры экологических систем, в которой учитывается фактическое размещение организмов в биотопе (Гилпин, 1989). Это позволяет на основе концепции адаптивного ландшафта (Грант, 1991) топографически моделировать пространственно-временную структуру популяций фитофагов даже в условиях монокультуры агроценоза (Чайка, Черный, 1992; Бакланова, Чайка, Лаппа, 1994). Например, полевые

исследования поведения популяции кукурузного мотылька в полевом севообороте методом компьютерного топографического моделирования (путём привязки плотности различных стадий вредителя к условным координатным точкам агроценоза) показали (Осовская, Чайка, 1996; Бахмут, Чайка, 1999), что в процессе освоения трофической ниши, реализация основных преферендумов сопровождается формированием динамичной пространственной структуры популяции, которая характеризуется наличием адаптивных пиков и менее адаптивных долин для каждой стадии (рис. 5).

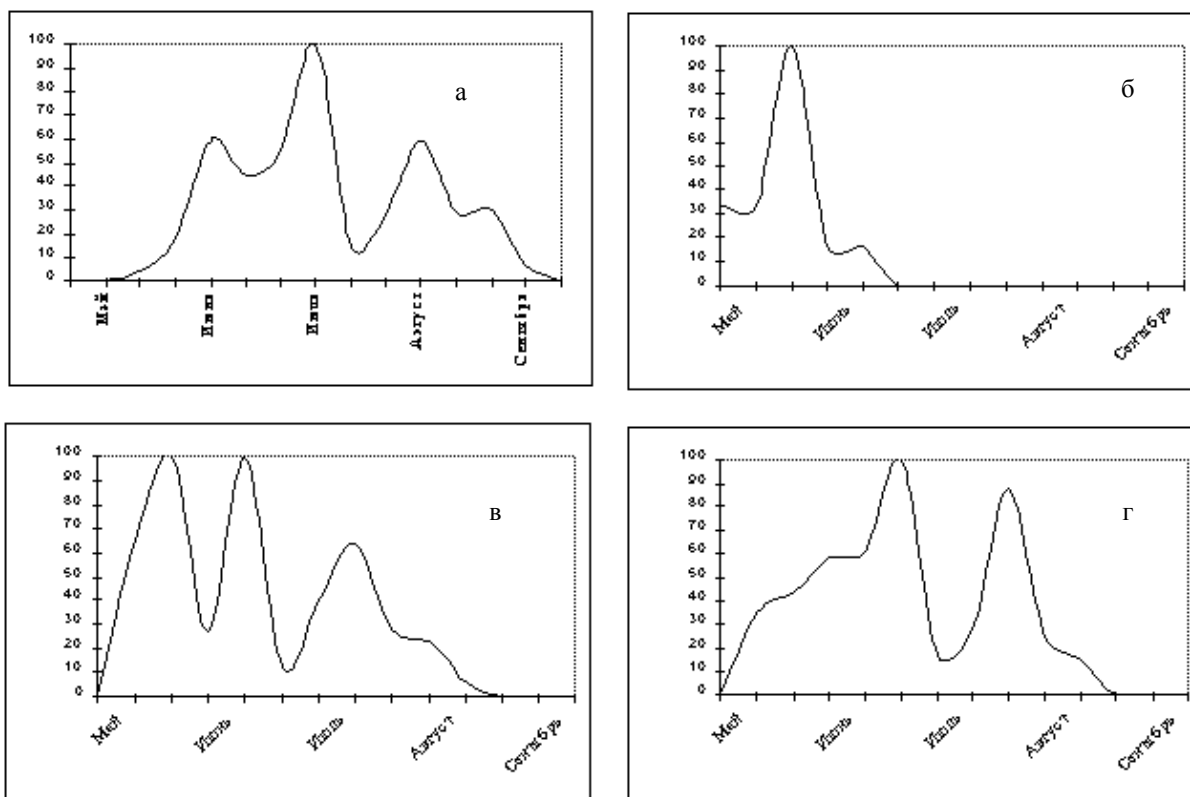


Рис. 3. Динамика лёта популяции яблонной плодовой жоржки на различные композиции феромонных препаратов: а – условно-реальная динамика; б – композиция ЕП; в – композиция ДІ; г – композиция ЕІІ.

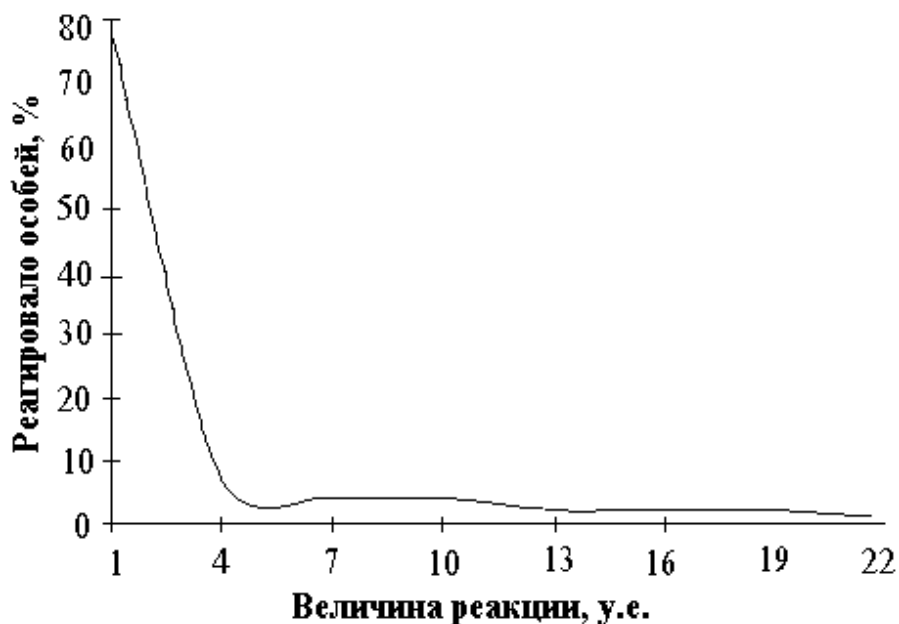


Рис. 4. Реакция популяции яблонной плодовой жоржки на запах остаточных количеств фозалона.

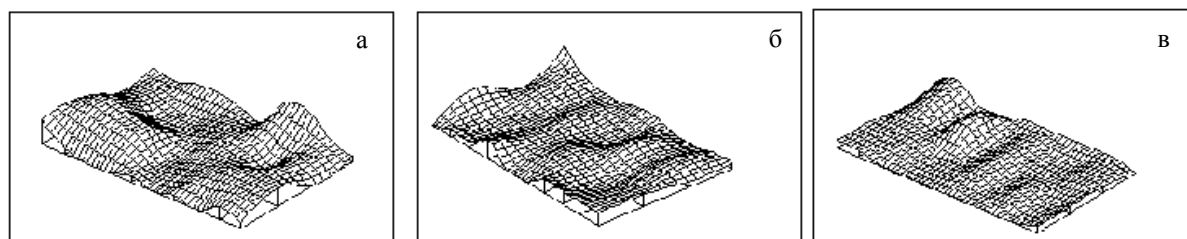


Рис. 5. Топографическая модель пространственно-временной структуры популяции кукурузного мотылька (посев кукурузы 20 га): а – распределение бабочек; б – распределение яйцекладок; в – распределение гусениц.

Полученные нами данные, а также анализ литературных сведений позволили формализовать эколого-генетическую модель механизмов дифференциации популяции насекомых-фитофагов в агроэкосистеме (рис. 6).

Ядром процесса, по нашему мнению, является взаимодействие в системе «фитофаг–кормовое растение». Концепция ольфакторного преферендума предполагает, что ведущая роль в регуляции начального этапа этого взаимодействия принадлежит веществам вторичного обмена. Растения в процессе филогенеза путем мутаций и рекомбинаций приобрели способность синтезировать ряд химических веществ, не связанных непосредственно с основным метаболизмом. Была установлена структура около 30 000 вторичных соединений, относящихся к классам азотсодержащих веществ (алкалоиды, амины, аминокислоты, гликозиды), терпеноидов, фенолов и др. Практически любому вторичному соединению предназначена определенная роль в механизмах динамического взаимодействия системы «кормовое растение–насекомое-фитофаг». Причем одно и то же соединение может выступать стимулятором для адаптированных к нему видов насекомых и ингибитором – для неадаптированных (Харборн, 1985).

Известно, что средовая составляющая фенотипа у растений гораздо шире, чем у животных (Одум, 1986а, 1986б). Мозаичное распределение питательных элементов в почве, а также различия микроклиматических условий, связанных с характером рельефа, создают на посевах генетически однородных растений мозаику микростадий, различающихся между собой комплексом экологических характеристик. Существование субпопуляционных группировок фитофага позволяет более полно использовать трофические ресурсы территории и занимать различные микростадии с гетерогенными условиями среды. В свою очередь, в результате группового отбора, действующего на различные субпопуляционные группировки, популяция приобретает максимально возможное количество адаптаций.

Известно, что популяции характеризуются 3 основными типами пространственного распределения особей: случайное, равномерное и контагиозное (групповое) (Уиттекер, 1980; Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989). Наши исследования поведения кукурузного мотылька позволили прийти к заключению, что пространственно-временная структура популяции фитофага в агроценозе не имеет жестких характеристик, а представляет собой процесс. Формирование трофической ниши сопряжено с динамикой пространственной структуры, которая в течение вегетации трансформируется в различные типы распределения насекомых на посевах – от случайного, через равномерное, до контагиозного (Осовская, Чайка, 1996).

Таким образом, общая составляющая механизмов адаптогенеза насекомых заключается в том, что генофонд популяции поставляет гетерогенный во всех отношениях материал, разнообразие которого в дальнейшем поддерживается процессом взаимодействия с кормовым растением и репродуктивным поведением полов. Результат проявляется в организации динамичной пространственной структуры популяции, причем система воспроизводится на различных уровнях иерархии. Субпопуляции постоянно обмениваются друг с другом генетическим материалом, подвержены случайному дрейфу генов, равно как и давлению различных форм отбора. Ещё одна важная особенность подразделенности – способность подразделенных популяций поддерживать значительно большее генетическое разнообразие в сравнении с панмиктическими популяциями. Считается, что именно такое разнообразие и позволяет подразделенной популяции более эффективно реагировать на изменения среды и вслед за ними изменять свою генотипическую структуру (Алтухов, 1989; Айала, Кайгер, 1989; Via, 1999).

Динамика физиологического состояния. Энтомологи широко оперируют понятием «физиологическое состояние насекомых», хотя это понятие трудно формализовать конкретнее чем «сложный комплекс изменений внутренней среды организма, соответствующий стадиям развития, возрасту, репродуктивным процессам и т. д.» (Мазохин-Поршняков, 1977). Хорошо известно, что различные фазы многолетней динамики численности насекомых-фитофагов сопряжены с динамикой физиологического состояния популяции, которое проявляется через жизнеспособность особей. В фазе подъема численности у насекомых увеличивается плодовитость, миграционная активность, устойчивость к внешним воздействиям, в том числе к пестицидам; в фазе спада – теряется устойчивость к энтомопатогенам и т. п.

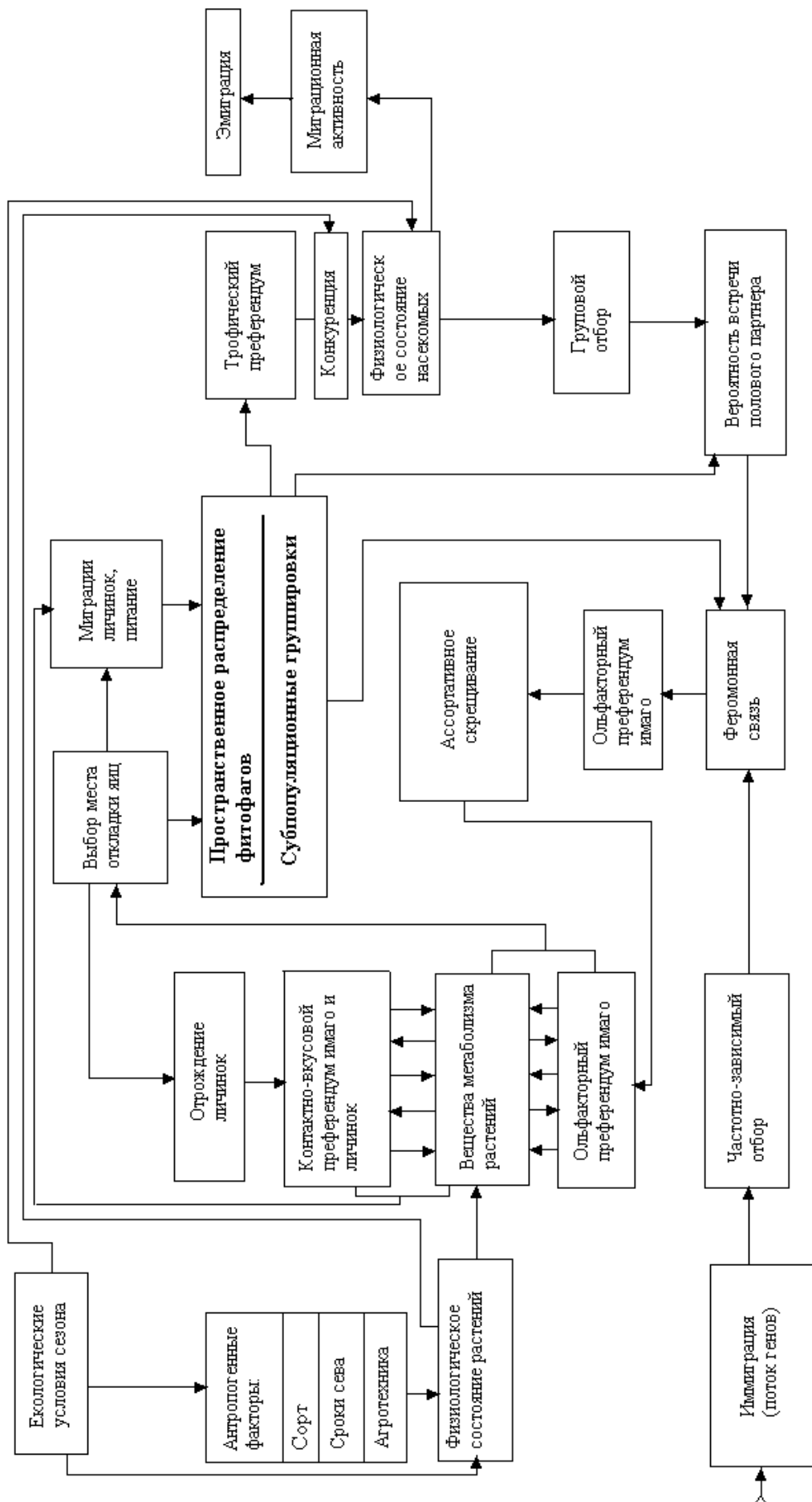


Рис. 6. Эколого-генетическая модель дифференциации популяции насекомых-фитофагов в агроэкосистеме.

Следовательно, физиологическое состояние популяции насекомых-фитофагов имеет свою генетическую программу многолетней динамики, которая состоит из подпрограмм, контролирующей плодовитость, жизнеспособность, миграционную активность и т. п. Материальный мир организован по иерархическому принципу, причем иерархии структур, по-видимому, отвечает иерархия колебательных ритмов (Арманд, 1999). Очевидно в биологии ритмы различных подсистем интегрируются в физиологическом состоянии системы. Например, известно, что активность лёта бабочек на свет, как признак открытого пространства, свидетельствует об уровне миграционной активности популяции (Мазохин-Поршняков, 1965). Активность лёта бабочек на феромонные ловушки отражает уровень репродуктивной активности (Скирявичус, 1986). Наши исследования энтомологической базы данных позволили выделить в динамике популяции озимой совки 2 характерных популяционных цикла, которые по уровню иерархии стоят ниже, чем цикл динамики численности. Они отражают динамику отлова имаго озимой совки на световые и феромонные ловушки. Период цикла интенсивности лёта на световые ловушки составлял 6,5 года, а активности лёта на феромон – около 3 лет. Расчёты свидетельствуют, что коэффициент корреляции между многолетней динамикой лёта на свет и феромон составляет 0,5, то есть периоды этих циклов связаны слабо, амплитуда колебаний также не совпадает. Следовательно, обнаруженные циклы отражают динамику разных характеристик физиологического состояния популяции (Чайка, Кочерга, 1998).

Естественный ход реализации генетической программы динамики физиологического состояния должен быть тесно связан с абиотическими и биотическими факторами среды обитания. Это общее свойство биологических систем – их поведение управляется эндогенной потенцией (мотивацией) и экзогенными факторами. Например, чувствительность хемосенсорной реакции насекомых к половому феромону имеет эндогенную суточную ритмику и при этом корректируется уровнем освещенности и температурой (Приставка, Чайка, 1976; Чайка, 1978).

Большинство абиотических факторов окружающей среды действуют на физиологическое состояние популяции насекомых-фитофагов опосредовано, через прямые и обратные биоценотические связи. Основная роль здесь принадлежит взаимодействию в цепи «кормовое растение–фитофаг» как главного канала круговорота вещества и энергии в биоценозе.

В экологии следует различать собственно сообщества (биоценозы), связи между членами которых сложились благодаря коадаптивной эволюции и имеют специализированный характер, и группировки, отношения в которых стохастичны из-за временного с исторической точки зрения состава. К первым относятся естественные ценозы, ко вторым – агроценозы. Существует несколько биоценотических механизмов, поддерживающих гомеостаз сообщества и регулирующих адаптогенез популяций. Важнейшими среди них являются: 1) усиление стабилизирующего отбора, поддерживающего существующую норму и устраняющего большинство отклонений; 2) сглаживание колебаний численности популяций, что стабилизирует их генотипическую структуру; 3) канализация микроэволюции в сторону специализации из-за плотной упаковки ниш в сообществе субпопуляционными группировками; 4) повышение устойчивости сообщества к воздействию абиотических и биотических факторов. Внешние воздействия могут ослаблять сдерживающую роль сообщества, при этом масштаб и скорость изменения популяции зависят от того, насколько ослаблен ценотический контроль (Жерихин, Раутиан, 1999).

Мы формализовали модель механизмов влияния кормового растения на физиологическое состояние популяции насекомых-фитофагов (рис. 7). Эта модель приемлема для агроценозов, где ценотический контроль состояния популяций ослаблен.

Хорошо известна роль фенологической коадаптации кормового растения и фитофагов в поддержании жизнеспособности и численности насекомых. На этом основаны агротехнические приёмы защиты культур от вредителей. Действие внешних факторов может рассогласовать фенологии и отрождение личинок произойдет в период, когда биохимический состав растений далёк от оптимума питания. В результате через кормовое растение факторы среды модулируют физиологическое состояние популяции насекомых-фитофагов. В естественных ценозах на этот процесс будут накладываться и оказывать существенное влияние ценотические механизмы регулирования.

В этой связи можно заключить, что уровень ценотического контроля в различных стадиях должен определять степень влияния одних и тех же параметров экологических факторов на реализацию генетической программы адаптогенеза. Наши исследования многолетней динамики численности насекомых-фитофагов на перелогах и расположенных рядом посевах зерновых культур показали, что в численности популяции шведской мухи за 6 лет на перелогах наблюдалось 2 пика – в 1991 и 1994 гг., тогда как на посевах озимой ржи эти фазы регистрировались в 1992 и 1995 гг. Сдвиги фаз динамики численности, а, следовательно, и физиологического состояния насекомых, наблюдались также в популяциях цикадки полосатой и кобылки луговой (Бунтова, Чайка, Руденская, 1998).

Генетическую программу многолетнего тренда физиологического состояния можно рассматривать как программу обеспечения массового размножения популяции (за счёт повышения плодовитости, миграционной активности и жизнеспособности особей). Ход реализации этой программы, согласно закону Коммонера – «все связано со всем» (Реймерс, 1990), должен определяться совокупным действием на популяцию комплекса факторов среды обитания. Очевидно присутствует иерархия этих факторов: долгоживущие переменные подчиняют себе короткоживущие. Замыкание элементарного

микроэволюционного цикла может быть ускорено вмешательством внешних причин (Арманд, 1999). В результате постоянного нелинейного воздействия комплекса экологических факторов среды генетическая программа адаптогенеза реализуется как циклический ритм.



Рис. 7. Модель роли фенологической коадаптации в системе «насекомое–растение» в формировании физиологического состояния популяции фитофага.

Механизмы динамики численности насекомых-фитофагов. Исходя из идей И. И. Шмальгаузена (1968а, 1968б), Е. Н. Белецкого (1989, 1993), Ю. П. Алтухова (1989) и других гипотез, а также, учитывая результаты собственных исследований, мы формализовали эколого-генетическую модель возможного варианта механизмов динамики популяций насекомых-фитофагов (рис. 8).

Исходным положением является принцип специализированности и неспециализированности организмов применительно к широте экологической ниши (Пианка, 1981; Баранчиков, 1987), при этом генералисты и специалисты составляют 2 полюса адаптивных стратегий популяции, между которыми существует конкурирующий континуум стратегий, подверженных дизруптивному отбору.

Из литературы известна более низкая экологическая эффективность генералистов по сравнению со специалистами в результате энергопотерь, связанных с трансформацией вторичных соединений кормового растения. Специализированные биотипы имеют более высокий коэффициент трансформации первичной продукции продуцента во вторичную продукцию консумента – биомассу, плодовитость. Обитая в более непредсказуемой среде, чем специализированные фитофаги, насекомые-генералисты вовлекают в процесс выбора пищи более сложные поведенческие механизмы. В этой связи, согласно принципу подразделённости энергетического бюджета организма, у генералистов остается меньше энергии на поддержание высокого уровня плодовитости и выживаемости (Пианка, 1981).

Рассмотрим последовательно предложенную блок-схему модели.

1. Пространственная гетерогенность в распределении особей происходит в результате реализации комплекса преферендумов.

2. Далее должны включаться механизмы ассортативного скрещивания, о природе которых в настоящее время известно мало, но у насекомых-фитофагов оно может реализовываться через систему феромонной связи.

3. Механизмы ассортативного скрещивания способствуют подбору коадаптивных генных комплексов, вызывают генетический дрейф, в результате которого субпопуляция начинает отличаться от других аналогичных структур частотами аллелей в некоторых локусах. Таким образом, популяция фитофага подразделяется на специализированные биотипы – генетически открытые системы.

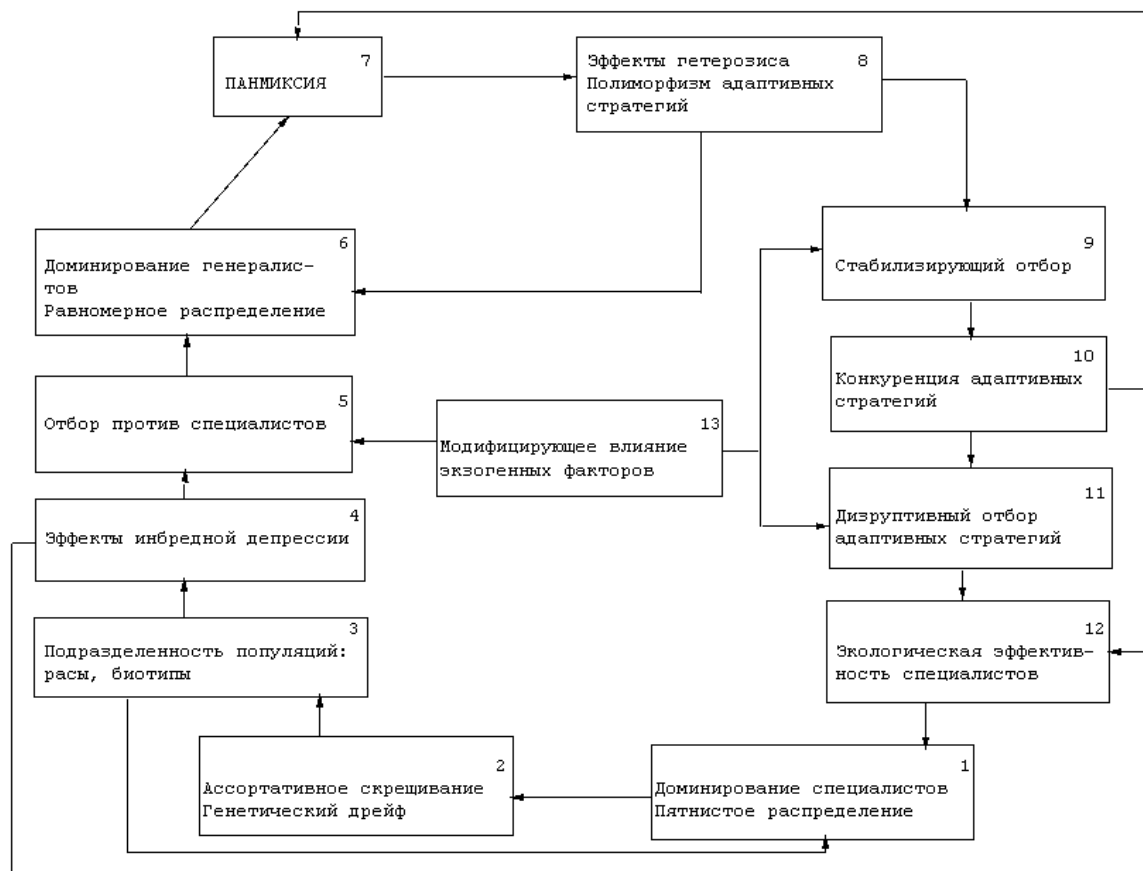


Рис. 8. Модель динамики численности насекомых фитофагов.

4. Известно, что ассортативное скрещивание ведёт субпопуляцию к инбредной депрессии, связанной с повышением частоты гомозигот. Гомозиготность обычно приводит к понижению приспособленности потомства вследствие ухудшения таких важных характеристик организма, как плодовитость, жизнеспособность и устойчивость к болезням.

5. В результате эффектов инбредной депрессии, плодовитость и жизнеспособность доминирующих популяционных группировок, представленных специалистами, уменьшается. Можно констатировать включение направленного отбора против специалистов. На этой фазе динамики численности существенно влияние экзогенных факторов – погоды, хищников, паразитов, энтомопатогенов.

6. Обладая относительно меньшей экологической эффективностью, но постоянным адаптивным потенциалом, генералисты начинают доминировать в популяции. Пространственно-временная структура распределения особей в популяции стремится к равномерной.

7. Если рассматривать происходящие процессы с позиции концепции адаптивного ландшафта (Грант, 1991), генералисты заполняют адаптивные долины, создавая условия для интенсивного обмена генетическим материалом между подразделенными группировками специалистов, занимающих адаптивные пики. Популяция стремится к панмиктической.

8. Эффекты гетерозиса способствуют увеличению плодовитости и жизнеспособности потомства, популяция может резко увеличить свою численность. В результате интенсивного обмена генетическим материалом в популяции доминируют высокогетерозиготные особи, возникает полиморфизм адаптивных стратегий. Популяция поставляет новый генетический материал для очередного витка микроэволюционных процессов.

9. Стабилизирующий отбор элиминирует неадаптивные гетерозиготы, численность популяции начинает снижаться. На этой стадии существенно влияние экзогенных факторов среды обитания.

10. Популяция представлена спектром адаптивных стратегий, конкурирующих между собой за ресурсы экологической ниши.

11. Векторы дизруптивного отбора разводят популяцию к полюсам адаптивных стратегий – генералистам и специалистам, что существенно снижает степень внутривидовой конкуренции. Как и при других формах отбора, на этой фазе динамики популяции существенно влияние факторов среды.

12. Благодаря экологической эффективности популяционные группировки специалистов начинают доминировать, занимая пики адаптивного ландшафта. Микроэволюционный цикл заканчивается, популяция входит в фазу депрессии, для которой характерны подразделённость, доминирование специалистов при пятнистом пространственном распределении.

Согласно воззрениям И. И. Шмальгаузена (1968а), эволюция вида в целом протекает в самонастраивающейся системе, состоящей из элементарных циклов регуляции в каждой популяции (а также биотипе, расе) и общей регулирующей надстройки в системе вида. При этом все регуляторные процессы осуществляются всегда за счёт сил, действующих внутри данной системы. Движущая форма естественного отбора, то есть регуляция с положительной обратной связью, характерна для саморазвивающейся системы в условиях адаптации к изменению в соотношениях с внешней средой. Стабилизирующая форма естественного отбора, то есть регуляция с отрицательной обратной связью, характерна для системы, достигающей стационарного состояния при данных условиях существования.

Предложенная модель, по нашему мнению, может быть применима к видам, большая часть жизненного цикла которых проходит в естественных ценозах. Только в период всплеск массового размножения они могут заселять агроценозы, где подпадают под пресс антропогенных факторов.

У видов, жизненный цикл которых проходит в основном в агроценозах, механизмы адаптогенеза должны существенно отличаться. К этим видам относятся вредные насекомые-фитофаги. Против них ведется интенсивная химическая борьба. Биологическая эффективность применяемых химических инсектицидов часто достигает 95 %. В условиях постоянного жёсткого отбора популяции вредных фитофагов должны быстро селективироваться на резистентность и терять общую жизнеспособность вследствие снижения степени генетической изменчивости. Однако этого не происходит – резистентность развивается, а популяции вредителей процветают. Можно предположить, что поддержание степени генетической изменчивости (забуференность генотипа) у таких популяций обеспечивается соответствующей адаптивной стратегией. Например, у колорадского жука это пролонгированная и набор факультативных диапауз; у чешуекрылых (кукурузный мотылек, совки) – резервные группировки в естественных ценозах в комплексе с высокой миграционной активностью. Спаривание ускользнувших из-под химического пресса насекомых с селективными особями из поселений в агроценозах восстанавливает генотипическую структуру и может вызывать эффекты гибридизации, которые ведут к увеличению жизнеспособности, плодовитости и агрессивности.

Фенотипическая структура популяции и различные виды отбора.

Вспышка массового размножения и связанный с ним интенсивный обмен генетическим материалом восстанавливает фенотипический полиморфизм популяции. Это новый материал для очередного цикла адаптогенеза. Под действием сил различных видов отбора, через дифференцированное размножение и выживание, генотипическая структура популяции будет приведена в соответствие с экологическими условиями среды обитания.

Заключение. Специфика адаптогенеза у разных видов насекомых-фитофагов подразумевает существование разнообразных механизмов, ответственных за динамику популяций. Такое положение вещей позволяет предположить, что, с одной стороны, невозможно построить универсальную теорию динамики численности, а с другой – все экспериментально и теоретически обоснованные механизмы динамики имеют место в жизни. Генетическая уникальность любого сообщества продуцентов и консументов определяет специфику ценотических связей, а через них – реакцию конкретной популяции насекомых-фитофагов на внешнее воздействие. Как следствие, любой значимый экологический фактор, создающий помехи для реализации генетической программы адаптогенеза, может быть ключевым для одной популяции и второстепенным – для другой. Вероятно, можно выстроить иерархию значимости экологических факторов, влияющих на ход реализации генетической программы. Ведущими среди них, очевидно, будут долгоживущие переменные высших уровней – космические, планетарные, сезонные. В процессе эволюции ритмы этих факторов формировали программы адаптогенеза, поэтому их контроль за ходом её реализации должен быть достаточно тесным.

Нам представляется, что в конечном итоге эволюционная «судьба» популяции изначально определена запасом информации и энергии, заключенной в ней. В настоящее время с информацией мы можем отождествлять уровень генетической изменчивости, тогда как в понимании природы энергии – не продвинулись дальше виталистов. Очевидно, эту энергию можно связывать с уровнем физиологического состояния биологической системы. По мере исчерпания запаса информации и энергии популяция теряет пластичность, то есть способность реализовывать программу перестройки генотипической структуры адаптивно к эволюционирующей среде обитания. Это отражается на динамике численности и пространственном распределении особей: популяция из статуса процветающих нисходит на уровень редких, эндемиков, краснокнижных.

Как уже отмечалось выше, материальный мир организован по иерархическому принципу, причём одни и те же предметы и явления могут быть включенными сразу в несколько иерархических конструкций: пространственную, энергетическую, информационную, временную. Логический анализ

позволяет оперировать только трёхмерной системой координат, моделируя четвертую – время – последовательной имитацией событий или явлений, которые могут происходить в биологической системе. Здесь постоянно возникает дилемма: что первично, а что вторично? – информация или структура?, тип динамики численности или механизмы адаптогенеза?, размножение популяции или её расселение?

В действительности же для описания состояния популяции насекомых как эволюционирующей единицы требуется несколько десятков переменных. Например, численность имаго, физиологическое состояние, половая структура, выживаемость, активность спаривания, плодовитость, количество отложенных яиц, их выживаемость, возрастная структура личинок, их численность, смертность и т. д. Следовательно, для приближения модели динамики биологической системы к жизни необходимо оперировать неподвластным уму многомерным пространством, в котором логически последовательные события могут реализовываться одновременно, но в разных измерениях (иерархиях). Однако логическое моделирование представляется полезным: оно помогает систематизировать знания и ... двигаться дальше.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Айала Ф., Кайгер Дж.* Современная генетика. – М.: Мир, 1989. – Т. 3. – 335 с.
- Алтухов Ю. П.* Генетические процессы в популяциях. – М.: Наука, 1989. – 283 с.
- Арманд А. Д.* Общие закономерности // Анатомия кризисов. – М.: Наука, 1999. – С. 192–224.
- Ашофф Ю.* Биологические ритмы. – М.: Мир, 1984. – Т. 1. – 320 с.
- Бакланова О. В., Чайка В. М., Лаппа Н. В.* Исследование закономерностей развития сообщества карантинных насекомых-вредителей картофеля // Экология. – 1994. – № 2. – С. 71–78.
- Баранчиков Ю. Н.* Трофическая специализация чешуекрылых. – Новосибирск: ИЛИД СО АН СССР, 1987. – 171 с.
- Бахмут О. О., Чайка В. М.* Обрунтування технології феромонного моніторингу кукурудзяного метелика // Захист і карантин рослин. – 1999. – № 4–5. – С. 63–67.
- Белецкий Е. Н.* Цикличность динамики популяций – теоретическая основа прогноза массовых появлений насекомых // Защита растений в условиях интенсификации сельского хозяйства Украинской ССР. – К., 1989. – С. 29–33.
- Белецкий Е. Н.* Теория цикличности динамики популяций // Изв. Харьков. энтомол. о-ва. – 1993. – Т. I, вып. 1. – С. 5–16.
- Белецкий Е. Н., Хасан Самер, Худжерри Хусейн.* Популяционные циклы насекомых // Изв. Харьков. энтомол. о-ва. – 1998. – Т. VI, вып. 2. – С. 150–153.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества: Пер. с англ., в 2 т. – М.: Мир, 1989. – Т. 2. – 477 с.
- Бунтова Е. Г., Чайка В. Н., Руденская Г. А.* Динамика структуры сообществ членистоногих различных стадий зоны отчуждения ЧАЭС и контрольных полигонов. – К.; Чернобыль, 1998. – 22 с.
- Гиллин М. Е.* Пространственная структура и жизнеспособность популяций // Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. – М.: Мир, 1989. – С. 158–173.
- Грант В.* Эволюционный процесс. – М.: Мир, 1991. – 486 с.
- Гродский В. А., Гарназа Н. Г., Чайка В. Н.* Динамика популяций некоторых вредных чешуекрылых в различных агроценозах // С.-х. биология. – 1987. – № 12. – С. 24–28.
- Жерихин В. В., Раутиан А. С.* Кризисы в биологической эволюции // Анатомия кризисов. – М.: Наука, 1999. – С. 29–50.
- Исаев А. С., Хлебоброс Р. Г., Недорезов Л. В.* Динамика численности лесных насекомых. – Новосибирск: Наука, 1984. – 224 с.
- Казанцев Э. Ф.* Технологии исследования биосистем. – М.: Машиностроение, 1999. – 177 с.
- Каптен Ю. Л.* О классификации внутривидовых группировок насекомых-фитофагов // Бюл. ВНИИ защиты раст. – 1986. – № 63. – С. 23–27.
- Мазохин-Поршняков Г. А.* Зрение насекомых. – М.: Наука, 1965. – 262 с.
- Мазохин-Поршняков Г. А.* Руководство по физиологии органов чувств насекомых. – М.: Изд-во МГУ, 1977. – 223 с.
- Одум Ю.* Экология: Пер. с англ., в 2 т. – М.: Мир, 1986а. – Т. 1. – 328 с.
- Одум Ю.* Экология: Пер. с англ., в 2 т. – М.: Мир, 1986б. – Т. 2. – 376 с.
- Осовская Р. Л., Чайка В. Н.* Изучение поведения кукурузного мотылька как основа для усовершенствования методов учёта численности // Эколого-экономические основы усовершенствования интегрированных систем защиты растений от вредителей, болезней и сорняков: Тез. докл. межд. науч.-практ. конф. – Минск, 1996. – Ч. 2. – С. 31.
- Пертрунчук В. Л., Чайка В. Н.* Суточные ритмы активности у бабочек яблонной плодовой гнили // Исследование по энтомологии и акарологии на Украине: Тез. докл. II съезда Укр. энтомол. о-ва, Ужгород, 1–3 окт. 1980 г. – К., 1980. – С. 124–125.
- Пианка Э.* Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981. – 356 с.
- Приставко В. П., Дегтярев Б. Г., Чайка В. Н.* Электрофизиологическая реакция обоняния яблонной плодовой гнили как возможный экспресс-метод определения токсичности и содержания инсектицидов // Докл. АН СССР. – 1976. – Т. 228, № 4. – С. 999–1000.
- Приставко В. П., Чайка В. Н.* Обонятельная чувствительность яблонной плодовой гнили в зависимости от возраста насекомых, температуры воздуха и времени суток (электрофизиологическая оценка) // Доп. АН УРСР. Б. – 1976. – № 7. – С. 650–653.
- Реймерс Н. Ф.* Природопользование: Словарь-справочник. – М.: Мысль, 1990. – 640 с.
- Росс Г., Росс Ч., Росс Д.* Энтомология: Пер. с англ. – М.: Мир, 1985. – 576 с.
- Сафонкин А. Ф.* Реакция самцов *Archips podana* (Lepidoptera, Tortricidae) на синтетический аттрактант в связи с полиморфизмом полового аппарата // Зоол. ж. – 1987. – Т. LXVI, № 9. – С. 1423–1426.
- Сафонкин А. Ф.* Стратегия адаптации полиморфного вида в биотопе // Экология популяции: структура и динамика: Матер. Всерос. совещ. – М., 1995. – С. 909–918.
- Скирявичус А. В.* Феромонная коммуникация насекомых. – Вильнюс: Мокслас, 1986. – 292 с.
- Столяров В. М.* Проблемы массовых размножений стадных саранчовых на юге России на рубеже столетий // Актуальные вопросы биологизации защиты растений. – Пушкино, 2000. – С. 94–100.
- Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы: Пер. с англ. – М.: Прогресс, 1980. – 328 с.
- Уоддингтон К. Х.* Основные биологические концепции // На пути к теоретической биологии. 1. Прологомены. – М.: Мир, 1970. – С. 11–31.
- Харборн Дж.* Введение в экологическую биохимию. – М.: Мир, 1985. – 297 с.
- Чайка В. Н.* Исследование влияния инсектицидов, ионизирующих излучений и иммобилизирующих агентов на обоняние яблонной плодовой гнили *Laspeyresia pomonella* L.: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.09 / Харьков. с.-х. ин-т. – Х., 1978. – 22 с.
- Чайка В. Н.* Стратегия выбора полового партнера в популяции чешуекрылых (на примере бабочек кукурузного мотылька *Ostrinia nubilalis* Hbn.) // Агроэкология і біотехнологія. – К., 1998. – С. 225–232.

- Чайка В. Н., Кочерга М. О. Моделирование механизмов влияния экологических факторов на динамику популяции озимой совки *Agrotis segetum* (Lepidoptera, Noctuidae) // Вестн. зоологии. – 1998. – Отд. вып. № 9: Энтомология в Украине: Праці V з'їзду Укр. ентомол. т-ва, 7–11 вересня 1998 р., м. Харків. – С. 183–186.
- Чайка В. Н., Смелянец В. П., Злотина М. А. Хеморецепция веществ вторичного обмена растений у насекомых-фитофагов // Энтномол. обозрение. – 1990а. – Т. LXIX, вып. 3. – С. 704–711.
- Чайка В. Н., Смелянец В. П., Злотина М. А. Хемосенсорный анализ генотипов картофеля популяцией колорадского жука // Доп. АН УРСР. Б. – 1990б. – № 1. – С. 77–80.
- Чайка В. Н., Черный А. М. Изучение влияния феромонов на поведение вредных насекомых // С. х. за рубежом. – 1983. – № 1. – С. 27–30.
- Чайка В. Н., Черный А. М. Электрофизиологическое тестирование препаративных форм феромонов // Химическая коммуникация животных. – М.: Наука, 1986а. – С. 25–29.
- Чайка В. Н., Черный А. М. Сравнительная электрофизиологическая оценка реакции популяции вредных чешуекрылых на синтетические феромоны // Феромоны листовойредителей сельского и лесного хозяйства. – Тарту, 1986б. – Ч. II. – С. 296–298.
- Чайка В. Н., Черный А. М. К разработке концепции мониторинга вредных чешуекрылых с помощью феромонов // Энтномол. обозрение. – 1992. – Т. LXXI, № 4. – С. 30–37.
- Чайка В. Н., Черный А. М., Пантелейчук Р. М. Исследование конкуренции естественных и синтетических феромонов на хемосенсорном уровне у *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera, Pyraustidae) // Зоол. ж. – 1993. – Т. LXXII, вып. 1. – С. 54–61
- Чернышев В. Б. Суточные ритмы активности насекомых. – М.: Изд-во МГУ, 1984. – 216 с.
- Шаффер М. Минимальные жизнеспособные популяции: как быть с неопределенностью? // Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. – М.: Мир, 1989. – С. 93–116.
- Шерман Л. В., Чайка В. Н. Электрофизиологические реакции бабочек яблонной плодовой моли на запах муравьиной кислоты // Биофизика. – 1974. – Т. 19, вып. 5. – С. 921–924.
- Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии. – М.: Наука, 1968а. – 221 с.
- Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. – М.: Наука, 1968б. – 452 с.
- Щедрина М. А., Чайка В. Н. Исследование поведения хищного клопа подизуса // Экологически безопасные и бесpestицидные технологии получения растениеводческой продукции. – Пушкино, 1994. – С. 77–78.
- Behavioral and electrophysiological responses of adult butterflies to olfactory stimuli involved in their foraging behavior / H. Omura, A. Nakagawa, K. Honda, N. Hayashi // Zool. Sci. – 1998. – Vol. 15, Suppl.: Abstr. 69th Annu. Meet. Zool. Soc. Jap., Hiroshima, Sept. 26–28, 1998. – P. 119.
- Bonsall M. B., Jones T. H., Penry J. N. Determinants of dynamics: Population size, stability and persistence // Trends Ecol. and Evol. – 1998. – Vol. 13, № 5. – P. 174–176.
- Miyatake T., Shimizu T. Genetic correlations between life-history and behavioral traits can cause reproductive isolation // Evolution (USA). – 1999. – Vol. 53, № 1. – P. 201–208.
- Schoonhoven L. M., Dethier V. G. Sensory aspects of host-plant discrimination by lepidopterous larvae // Arch. Neerl. Zool. – 1966. – Vol. 16, № 4. – P. 497–530.
- Smelyanets V. P. Mechanisms of plant resistance in pine trees, *Pinus silvestris* L. 3. Phase of secondary insect choice of trees (contact gustatory preferendum) // Z. angew. Entomol. – 1977a. – Vol. 84, № 2. – P. 113–123.
- Smelyanets V. P. Mechanisms of plant resistance in pine trees, *Pinus silvestris* L. 4. Influence of food on physiological state of pine pests (trophic preferendum) // Z. angew. Entomol. – 1977b. – Vol. 84, № 3. – P. 323–341.
- Smelyanets V. P. Mechanisms of plant resistance in pine trees, *Pinus silvestris* L. 2. Phase of primary insect choice of pine trees (olfactory preferendum) // Z. angew. Entomol. – 1977c. – Vol. 83, № 4. – P. 337–344.
- Smelyanets V. P. Mechanisms of plant resistance in pine trees, *Pinus silvestris* L. 5. Changes in pest population during feeding on pines having different degree of resistance (rendual preferendum and phase of attraction) // Z. angew. Entomol. – 1977d. – Vol. 84, № 4. – P. 344–353.
- Via S. Reproductive isolation between sympatric races of pea aphids. I. Gene flow restriction and habitat choice // Evolution (USA). – 1999. – Vol. 53, № 5. – P. 1446–1457.

Институт защиты растений УААН

Поступила 2.02.2001

UDC 595.7:57.034:574.3

V. N. CHAYKA

THE PROBLEM OF PREDICTION OF MASS POPULATION OUTBREAKS OF INSECTS. 1. MECHANISMS OF POPULATION DYNAMICS OF PHYTOPHAGOUS INSECTS AS CONSIDERED IN SEVERAL CONCEPTIONS OF GENETIC EVOLUTION

Plant Protection Institute of Ukrainian Academy of Agrarian Sciences

SUMMARY

Population dynamics of phytophagous insects is regarded as part of the microevolutional process. The genetic uniqueness of a producer-consumer association is suggested to condition relations in a biocoenosis and, in turn, the way a particular population reacts to external factors. It is concluded that no universal theory of population dynamics can be proposed.

8 figs, 62 refs.