

НОВОСИБИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ И ПИЩЕВОЙ БИОТЕХНОЛОГИИ
КАФЕДРА БИОЛОГИИ, БИОРЕСУРСОВ И АКВАКУЛЬТУРЫ

ЭКОЛОГИЯ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

Курс лекций

Новосибирск 2024

УДК 574 : 595.2

ББК

Кафедра биологии, биоресурсов и аквакультуры

Составитель д-р биол. наук, проф. *Л.А. Осинцева*

Рецензент д-р биол. наук, проф. *З.Н. Алексеева*

Экология членистоногих: курс лекций /Новосиб. гос. аграр. ун-т., Биолого-технолог. фак.: сост. Л.А.Осинцева. – Новосибирск, 2024. – 180 с.

Курс лекций предназначен для студентов Биолого-технологического факультета, обучающихся по направлению подготовки: 06.03.01 - Биология

Утвержден и рекомендован к изданию учебно-методическим советом ИЭиПБ

©Новосибирский государственный аграрный университет, 2024

ЛЕКЦИЯ ВВОДНАЯ

1. Предмет и задачи экологии членистоногих.
2. Роль членистоногих в биосфере.
3. Характеристика и классификация членистоногих.

Задачи курса «Экология членистоногих» заключаются в том, чтобы познакомиться с основными средами обитания, с классификацией факторов среды и условий жизни, физико-химических условий жизни, с особенностями действия физико-химических факторов в разных средах на членистоногих.

Основными задачами «Экологии членистоногих» являются:

- установление взаимосвязи между средой и её факторами и разнообразием членистоногих, как неотъемлемой компоненты природных сообществ и экосистем;
- установление экологической роли различных групп членистоногих в сообществах и экосистемах;
- установление путей и механизмов поддержания разнообразия членистоногих в составе сообществ и экосистем с точки зрения сохранения их устойчивости и ресурсной ценности;
- понимание механизмов и направленности изменения природных сообществ членистоногих под воздействием различного рода антропогенных факторов;
- изучение основных закономерностей динамики численности популяций членистоногих и особенностей структуры их популяций;
- изучение особенностей экологии представителей основных таксонов членистоногих;
- овладение различными методами исследований членистоногих животных.

В результате освоения дисциплины ДОЛЖНЫ

Знать: основные экологические факторы, определяющие развитие и распространение членистоногих; основные таксономические группы членистоногих и их роль в биосфере; терминологию, используемую различными направлениями экологии членистоногих; основные понятия, характеризующие трофические взаимодействия членистоногих; основные механизмы регуляции жизненных циклов членистоногих.

Уметь: разбираться в многообразии экологических форм членистоногих; определять по внешнему виду важнейшие отряды членистоногих и отличать последних от других беспозвоночных; оперировать основными экологическими понятиями и аргументировать выводы.

Владеть: базовыми представлениями об основных закономерностях и современных достижениях экологии членистоногих, навыками анализа роли, выполняемой различными группами членистоногих в природных сообществах.

В основе экологии всегда лежит жизнь отдельной особи, ее взаимоотношения с окружающей средой. Из особей складываются популяции. В наиболее простых случаях реакция популяции на внешнее воздействие определяется статистическим распределением свойств, входящих в нее особей, нередко имеют место и более сложные зависимости. Наконец, совокупность популяций животных и растений разных видов, обитающих на одной территории и/или биологически связанных друг с другом, – это еще более сложная система, называемая биоценозом или экосистемой. Соответственно, можно рассматривать экологию членистоногих последовательно по трем ступеням сложности: особь – популяция – биоценоз (экосистема). Естественно, что принципы экологии членистоногих те же, что и общей экологии. Однако экология членистоногих во многом очень специфична.

В быту широко распространено представление о членистоногих, в частности насекомых, как о существах, мешающих жизни человека. Что произошло бы на нашей планете, если бы исчезли сразу все членистоногие? Казалось бы, что в тайге будет значительно лучше без гнуса, в квартирах – без тараканов, на полях и складах – без вредителей. Однако одновременно исчезнут все растения, опыляемые насекомыми, многие птицы и рыбы погибнут без корма. Сильно замедлится почвообразование. Поверхность суши будет завалена остатками растений, трупами животных, экскрементами. Изменится весь облик нашей планеты, распадутся все современные биоценозы.

Итак, членистоногих – неотъемлемая часть биосферы и их роль в жизни нашей планеты громадна. Но, может быть, имеет смысл искоренить лишь отдельные виды членистоногих, приносящих человеку наибольший ущерб? Такого рода программы выдвигались совсем в недавнее время.

Здесь следует четко помнить, что любой вид – это звено, отдельная деталь биоценоза. Если мы попытаемся моделировать какой-либо биоценоз, то у нас всегда останутся какие-то, казалось бы, "лишние элементы". Тем не менее вполне вероятно, что без них биоценоз не сможет существовать и нормально функционировать или заметно снизит свою продуктивность и устойчивость.

Кроме того, вопрос о том, вредно или полезно данное членистоногое для человека, не всегда можно решить однозначно. Например, кажется вполне очевидным, что насекомые, повреждающие культурные растения или деревья в лесу, наносят нам вред. Однако оказывается, что небольшие повреждения стимулируют рост растения и повышают его продуктивность, что растение как бы заранее рассчитано природой на повреждение некоторых его частей. Следовательно, фитофаги, при их относительно небольшой численности, полезны и могут увеличить урожай и продуктивность биоценозов.

Даже в случае массового размножения насекомых общий результат не всегда будет отрицательным. Например, при массовом размножении дубовой листовертки дубы к концу мая оказываются практически без листьев, как зимой. Позже на этих деревьях появляется новая листва, но при этом пропадает годовой прирост древесины. Но после массового размножения листовертки почва под дубами обильно удобрена экскрементами гусениц, что полезно как для самих дубов, так и для травянистой растительности, которая к тому же под оголенными дубами получает в начале лета гораздо больше света и пышно развивается. В результате, убыток, нанесенный потерей древесины, может быть компенсирован прибылью от дополнительного сбора сена.

Кажется очевидным, что комары, мошки и другие компоненты гнуса вредны для человека. Однако личинки этих насекомых, развиваясь в водоемах, могут быть ценным кормом для рыб и, что не менее важно, накапливают в себе ценные микроэлементы, попадающие в водоемы из почвы вместе со стоками воды. Имаго, появившиеся в результате развития этих личинок, разлетаясь, разносят эти микроэлементы всюду, включая и водоразделы. Биомасса таких двукрылых огромна, а следовательно, это важнейший фактор, способствующий круговороту микроэлементов, столь необходимых для всего живого.

Таким образом, кажущиеся очевидными представления о вреде или пользе тех или иных компонентов биоценозов на деле относительны. Действительно, насекомые могут принести громадный вред человеку, если под влиянием самого человека, реже – по другим причинам, нарушено природное равновесие.

По своей многообразной роли в биоценозах, уровню приспособленности членистоногие, наряду с млекопитающими, представляют собой одну из вершин мироздания. Однако членистоногие отличаются от млекопитающих гораздо более глубокой и разветвленной связью со всем, живущим на планете, потому что их геологический возраст значительно больше. Например, предки

насекомых появились на суше, возможно, еще в силуре, в карбоне же наступает расцвет класса насекомых, продолжающийся и в настоящее время. Насекомые – одни из первых животных, населивших сушу и первые живые существа, приобретшие способность к активному полету. Наконец, насекомые первые перешли к социальному образу жизни с разделением труда между членами сообщества.

Следовательно, членистоногие – это исключительно удачная "конструкция", созданная природой. Безусловно, любые сравнения членистоногих с позвоночными, тем более млекопитающими, поверхностны, поскольку это принципиально отличающиеся друг от друга организмы, живущие, хоть и в перекрещивающихся, но совершенно разных мирах.

Очевидно, что членистоногие обладают какими-то особенностями, отличающими их от других животных, а экология членистоногих должна во многом отличаться от экологии других животных. Каковы же отличительные черты членистоногих?

ТИП ЧЛЕНИСТОНОГИЕ, ARTHROPODA

(Надроздел Eumetazoa, раздел Coelomata, группа Protostomia)

Тип объединяет животных, обладающих членистыми конечностями и сегментированным телом. Количество входящих в него видов превышает 1,5 миллионов, и представлено водными и сухопутными формами.

Характерными признаками типа являются следующие:

1. Гетерономность сегментации тела. Группы сходных сегментов объединяются в отделы тела, которые называются тагмы. Чаще выделяют три тагмы: голова, грудь и брюшко. Сегменты в пределах тагм, как и сами тагмы могут сливаться друг с другом. Наиболее постоянен сегментный состав головного отдела – акрона. Грудь и брюшко в этом отношении более изменчивы. У эволюционно более продвинутых видов наблюдается сокращение и стабилизация числа сегментов в пределах тагм. Тело заканчивается анальной лопастью – тельсоном.

2. Конечности соединены с телом при помощи суставов, и состоят из нескольких члеников. Они располагаются на разных тагах и часто специализированы для выполнения определенных функций, захват и измельчение пищи, передвижение, дыхание. Для многих артропод характерно отсутствие конечностей брюшных сегментов.

3. Тело покрыто хитиновой кутикулой, которая формирует внешний скелет, и выполняет опорную функцию. Каждый сегмент состоит из четырех склеритов: спинного, брюшного и двух боковых, которые называются тергит, стернит и плеуриты соответственно. Рост животных происходит между линьками, которые сопровождаются освобождением от старых покровов и формированием новых. У членистоногих не только покровы, но и частично внутренние органы, передний и задний отделы кишечника, половые протоки, выстланы кутикулой, поэтому характерно отсутствия мерцательного эпителия. Кутикула имеет сложный химический состав, и представлена липидами, пептидами и хитином и представляет собой в основном продукт выделений гиподермы, кожного эпителия. Хитин является высокомолекулярным полимером, и состоит из азотистых полисахаридов.

4. Мускулатура членистоногих представлена отдельными пучками, и не образует единого кожно-мускульного мешка.

5. Имеет смешанную полость тела – миксоцель, которая формируется вследствие слияния сегментированных участков целома и остатков первичной полости тела. В миксоцеле располагаются внутренние органы, и циркулирует гемолимфа.

6. Пищеварительная система дифференцирована на три отдела. Передний и задний эктодермального происхождения, и выстланы кутикулой. Пищеварительные ферменты секретируют слюнными и другими пищеварительными железами, протоки которых открываются в кишечник.

7. Кровеносная система незамкнута, и представлена спинным сосудом, в заднем отделе которого формируется пульсирующий орган – сердце. Сокращение последнего обеспечивает ток крови по сосудам.

Смещение крови и полостной жидкости образует гемолимфу. Гемолимфа выполняет в основном все функции крови.

8. Органы дыхания разнообразны, их строение зависит от среды обитания артропод. Это могут быть жабры, легочные мешки или трахеи.

9. Нервная система представлена центральной нервной системой, периферической и висцеральной. Центральная нервная система состоит из парных ганглиев головного отдела соединенных коннективами, формирующих окологлоточное кольцо, и брюшной нервной цепочки. Последняя представлена скоплениями, в каждом сегменте тела, нервных клеток, которые соединены между собой. Головной мозг чаще состоит из трех отделов: прото - , дейто – и тритоцеребрума.

10. Выделительная система формируется из видоизмененных целомодуктов. Это могут быть коксальные или мандибулярные и максиллярные железы. В пределах типа формируется уникальная структура мальпиевых сосудов, обеспечивающие выделение продуктов метаболизма без расходования воды и соединенные с пищеварительной системой.

11. Членистоногие, как правило, раздельнополы. Размножаются половым способом. Развита партеногенез.

В составе типа чаще различают подтипы жабернодышащих (Branchiata), хелицерных (Chelicerata), трахейнодышащих (Tracheata).

Факторы, ограничивающие размеры членистоногих

Самые мелкие насекомые – наездники-яйцееды имеют длину не менее 0,3 – 0,5 мм. Самое же большое по длине современное насекомое – тропический палочник – достигает примерно 30 см, длина самых крупных многоножек тоже не превышает 30 см, водные ракообразные могут быть несколько крупнее. Так, длина тела рака-омара может достигать до 80 см. Немного более по размерам были и самые крупные членистоногие в геологическом прошлом. У живших в девоне ракоскорпионов длина тела могла достигать 2 м. Это, по-видимому, верхний предел размеров для членистоногих. Никогда не было членистоногих, сравнимых по размерам с

крупными рыбами, рептилиями или млекопитающими. Самое тяжелое насекомое – жук-голиаф – весит не более 40 г.

Очевидно, что конструкция тела членистоногих такова, что ограничивает их размеры. Минимальные размеры тела, по-видимому, ограничены минимальными размерами клеток многоклеточного сложного организма. Нельзя забывать, что яйцеед–трихограмма, длина которого меньше диаметра типографской точки, имеет в принципе те же органы, что и крупное перепончатокрылое сколия, длина которого несколько сантиметров.

Сложнее вопрос о том, что ограничивает максимальные размеры. Рассмотрим здесь несколько гипотез. Еще С.С.Четвериков (1915) обратил внимание на механические преимущества трубчатой конструкции скелета, т.е. наружного твердого покрова, по сравнению с конструкцией, в которой опорную функцию несет твердый внутренний стержень – хорда или позвоночник. Наружный скелет не только повышает механическую прочность, но также является и броней, защищающей внутренние органы от повреждений. Однако трубчатая конструкция тела должна быть ограничена определенными размерами, поскольку с увеличением размеров тела его вес возрастает пропорционально кубу измерений, а сила мышц пропорционально их сечению, т.е. квадрату измерений. Следовательно, крупным животным приходится затрачивать гораздо больше энергии на поддержание веса собственного тела и на его перемещение, чем мелким.

Если материал, из которого состоят твердые наружные покровы имеет большой удельный вес, то это должно существенно сдерживать увеличение размеров. Твердые покровы животных несравненно легче, однако наземные черепахи все же довольно медлительны. Обладающие же обычно более тонким карапаксом пресноводные черепахи достаточно проворны и в воде и на суше. По твердым наружным покровам насекомых можно сравнить именно с черепахами. Однако вес современной слоновой черепахи может достигать 400 кг, самое же тяжелое насекомое весит 40 г. Следовательно, трубчатая конструкция не является причиной, ограничивающей размеры насекомого.

Другая гипотеза была предложена В.Н.Беклемишевым (1952). Она тоже связывает ограничение размеров членистоногого с его твердыми наружными покровами, но в несколько ином плане. У членистоногих, в отличие от черепах, наружный панцирь не способен к росту и должен регулярно заменяться новым в процессе линьки. Как известно, новая кутикула образуется под старой. Сразу после линьки она еще довольно мягка и затвердевает постепенно. Момент линьки, в принципе, может считаться критическим, так как слишком крупное членистоногое, лишенное твердого скелета, должно расплющиться под собственной тяжестью. Конечно, нельзя все же представлять только что слиявшееся насекомое как резиновый мешок, наполненный жидкостью. В теле остаются определенные опоры в виде связок и мускулатуры. Кроме того, часто после линьки насекомое заглатывает воздух, что повышает давление гемолимфы и приводит к большей механической прочности конструкции тела в таком "надутым" виде.

Иногда насекомое пользуется своим собственным весом, чтобы освободиться от старых покровов. При этом оно прикрепляется к вертикальной поверхности и удержание тела конечностями облегчается, так как они в таком положении работают на растяжение. На горизонтальной поверхности они подвергались бы изгибу и сжатию. Полностью отказаться от гипотезы, предложенной В.Н.Беклемишевым, нельзя.

Однако ни гипотеза Четверикова, ни гипотеза Беклемишева не могут объяснить ограничение размеров водных членистоногих, так как вес тела в водной среде может полностью нивелироваться.

Рассмотрим еще две гипотезы, приложимые только к насекомым. У насекомых конечности, поддерживающие тело, прикрепляются очень близко друг к другу – к грудному отделу. На весу остаются обычно сравнительно легкая и имеющая сплошной опорный скелет головная капсула и тяжелое со слабым скелетом брюшко. Поддержание брюшка на весу требует постоянного мышечного тонуса. При возрастании размеров насекомого эта мускулатура должна непропорционально увеличиваться по своему сечению. С другой

стороны, у ряда насекомых, например у жуков, брюшко достаточно жестко закреплено и его поддержание, по-видимому, не требует никаких усилий. Кроме того, поддержание брюшка возможно и за счет увеличения давления гемолимфы.

Другая гипотеза связывает ограничения размера со способностью к полету, который, как известно, явился основой для формирования класса насекомых в целом. Аэродинамические ограничения размеров, действительно, имеют место. Самые крупные птицы утрачивают способность к полету (масса хорошо летающего грифа – до 12 кг, плохо летающей дрофы – до 16 кг, не летающих самых крупных страусов – до 90 кг). Однако, как мы видим, масса самых крупных насекомых далека от этих ограничений.

Таким образом, все механические ограничения размеров, связанные с внешней конструкцией тела насекомого, не кажутся достаточно убедительными, хотя их и следует принимать во внимание. Эти ограничения, по-видимому, существенны при размерах тела больше одного метра, но насекомые таких размеров никогда не существовали.

Наиболее вероятно, что размеры членистоногих ограничены прежде всего особенностями их кровеносной и дыхательной систем. При открытой кровеносной системе и отсутствии разветвленных и проникающих внутрь органов несущих кровь капилляров эта система способна хорошо обеспечивать снабжение пищей и удаление экскретов только из небольших по размеру органов, обладающих, соответственно, относительно большой поверхностью, через которую легко происходит диффузия. С увеличением же размеров возможности такой диффузии резко снижаются.

С возможностями диффузии в трахеолах связаны и ограничения, накладываемые трахейной системой членистоногих. Расчеты показывают возможность такой диффузии на расстояние не более 1–2 см, даже при активной вентиляции трахейных стволов. Подобного рода ограничения, связанные с трудностями диффузии кислорода в ткани, снимаются при

наличии системы капилляров. Не исключено, что у гигантских ракоскорпионов была замкнутая кровеносная система.

Преимущества и недостатки мелких размеров

Вся экология членистоногих – это прежде всего экология мелких существ. Мелкие размеры дают следующие *преимущества* животному:

1. Способность использовать мелкие укрытия и крохотные резервы пищи, которых в природе во много раз больше, чем крупных. Благодаря своим мелким размерам, членистоногие находят такие микроклиматические условия, которые недоступны для более крупных существ, обитающих в той же местности. Насекомые, например, могут развиваться от яйца до имаго, питаясь всего одним семенем растения или одним яйцом другого насекомого. Эти резервы укрытий и питания насекомые делят с еще более мелкими клещами.

2. преимущество: Исключительно высокую интенсивность обмена веществ и быстрый прирост массы тела. Это особенно типично для обитателей очень кратковременно сохраняющихся запасов пищи (трупы, навоз, плодовые тела грибов). Увеличение удельной интенсивности обмена с уменьшением размера типично для всех животных, включая также и теплокровных (К.Шмидт-Нильсен, 1987). Из-за высокой скорости развития многие способны использовать очень кратковременно существующие благоприятные условия.

3. преимущество: Быстрый темп увеличения численности популяции при благоприятных условиях, связанный с большой интенсивностью метаболизма. Для членистоногих в значительно большей степени, чем для крупных животных, типичен r-отбор, т.е. отбор на повышенную плодовитость, которой часто сопутствуют резкие колебания численности.

4. преимущество: Большую относительную мышечную силу. Так, жук-навозник способен поднимать груз, в 90 раз превышающий его собственный вес. Широко известна также способность муравьев переносить относительно тяжелые предметы. Благодаря своей силе, членистоногие могут

протискиваться между частицами подстилки и почвы, а также в вязких субстратах, делая в них ходы.

5. преимущество: Большую относительную поверхность мелких организмов, которая приводит к высокой степени торможения воздухом при падении. Благодаря этому членистоногие, упавшие с высоты, как правило, не разбиваются. Кроме того, членистоногие, особенно мелкие, даже не имеющие крыльев, легко подхватываются токами воздуха и разносятся на большие расстояния. Правда, такие миграции не могут быть направленными.

Однако мелкие размеры накладывают и *существенные ограничения* на жизнь членистоногих. В основном, они сводятся к следующему:

1. С уменьшением организма возрастает его относительная поверхность, что резко повышает для них значение таких абиотических факторов, как температура и влажность. Без специальных защитных приспособлений наземное членистоногое может высохнуть, потерять влагу буквально за минуты. Столь же быстро прогревается и остывает. Если проблема сохранения влаги была как-то решена в эволюции насекомых, то поддержание достаточно высокой и постоянной температуры тела в течение длительного времени оказалась для них невыполнимой задачей. Поэтому при отрицательных температурах воздуха наземные членистоногие, за редчайшими исключениями, не могут быть в активном состоянии.

2. Малые размеры ограничивают число нейронов в нервной системе, а следовательно, препятствуют появлению особо сложных форм поведения, тем более, интеллекта. В поведении насекомых очень распространены относительно стереотипные формы, следующие рефлексам и инстинктам.

3. Мелкие организмы имеют больше потенциальных хищников, чем крупные.

4. Для мелкого существа поверхностное натяжение воды становится реальной, вполне осязаемой силой. Не смачивающийся мелкий предмет может скользить по поверхностной пленке воды, не пробивая ее, как ноги клопов-

водомерок. Смачиваемая поверхность прилипает к пленке воды, в результате чего погибают многие членистоногие.

5. Электростатические силы, возникающие при накоплении зарядов как на самом теле наземных членистоногих, так и на окружающих его предметах, могут существенно препятствовать их деятельности.

Другие особенности членистоногих, приведшие к их расцвету

Мелкими размерами обладают среди членистоногих не только насекомые, а например клещи, пауки и многоножки. По видовому разнообразию все они значительно уступают насекомым. Дело в том, что насекомые – первые живые существа на нашей планете, активно освоившие толщу воздуха. Согласно современной систематике к истинным насекомым из первичнообескрылых относятся только щетинохвостки (*Archaeognatha* и *Thysanura*). И их разнообразие вполне сравнимо с разнообразием, например, многоножек.

Следовательно, есть основания полагать, что именно полет создал насекомых во всем их современном многообразии. Первые крылатые насекомые появились, по-видимому, в карбоне. В это время в воздухе у них еще не было конкурентов. Только значительно позже, в юрском периоде, кончилось господство насекомых в воздухе. Появились летающие пресмыкающиеся – птерозавры, а за ними и настоящие птицы. В силу своей конструкции тела, позвоночные могли быть крупнее, чем насекомые, поэтому позвоночные охотились за насекомыми, а не наоборот. В отложениях юрского периода находят многочисленные погадки, часто почти целиком состоящие из остатков насекомых. Скорее всего, это погадки птерозавров (В.В.Жерихин, 1980).

Появление таких мощных хищников должно было в первую очередь сократить обилие крупных летающих насекомых. Именно мелкие размеры, возможность использовать самые разнообразные укрытия, часто недоступные для позвоночных, позволили насекомым не только сохраниться, но и значительно увеличить свое разнообразие.

Итак, малые размеры в сочетании со способностью к активному полету явились основой могущества класса насекомых. К этому следует добавить также возникшую дифференциацию функций и образа жизни в процессе онтогенеза. Личинки все более специализируются на функции питания, т.е. наращивания биомассы. Крылатые же имаго, способные благодаря полету преодолевать большие расстояния, берут на себя функции размножения и расселения, в том числе поиска новых участков с пищевым субстратом, пригодным для личинок.

Даже личинки разных возрастов одного и того же вида могут иметь различную экологию. Так, личинки комаров–дергунов младших возрастов обычно плавают в толще воды (расселительная функция), а более старшие не выходят из ила (только питание).

Таким образом, членистоногие, в частности насекомые, играют исключительную роль в жизни нашей планеты благодаря их удачной исходной конструкции, а также особенностям их исторического развития.

КЛАССИФИКАЦИЯ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

Положение группы членистоногих в таксономической иерархии неоднозначно. С одной стороны, некоторыми авторами была предложена теория, согласно которой некоторые подтипы членистоногих не имеют общего предка с кольчатыми червями (*Annelida*). В частности, предполагалось, что подтип трахейные (*Uniramia*) ближе к (слайд) онихофорам (*Onychophora*), чем к остальным членистоногим. Другими словами, предполагалась полифилия членистоногих. Однако, большинство учёных не приняло эту точку зрения, и это также противоречит генетическим исследованиям.

С другой точки зрения, более традиционным вариантом являлось утверждение, что кольчатые черви - это ближайшие родственники как членистоногих, так и онихофоров, основываясь на одинаковом количестве сегментов. Позднее некоторые авторы стали говорить о конвергентной

эволюции, считая, что членистоногие ближе к нематодам (*Nematoda*), имея общие с ними способности к линьке. Две вероятные родословные определяют два вышестоящих таксона, к которым можно было бы причислить группу членистоногих животных: членистые (*Articulata*) и линяющие (*Ecdysozoa*).

Древнейший из известных членистоногих – сприггина (поздний протерозой) – имеет в строении тела немало общего с кольчатыми червями. С другой стороны, не исключается, что сприггина относилась к исчезнувшему типу, хотя и чрезвычайно близкому к членистоногим.

Классификация подтаксонов внутри группы членистоногих также неоднозначна. Пять основных подгрупп причисляют то к подтипам, то к классам. Кроме этих подгрупп имеется также некоторое число ископаемых, в большинстве своём из нижне-кембрийского периода, которых трудно отнести к какой-либо подгруппе либо по причине несхожести с известными группами, либо из-за неясности их родственных взаимоотношений.

Многоножек и насекомых часто объединяют в одну группу неполноусых. Некоторые последние исследования, однако, свидетельствуют, что многоножки не ближе к насекомым, чем к ракообразным.

Здесь приведено несколько наиболее известных классификаций, в которых указанные основные группы различным образом объединяются в подтипы (или типы) и надклассы.

Классификация I основана на гипотезе о полифилетическом происхождении членистоногих. В связи с этим, тип членистоногих здесь разбивается на три самостоятельных типа.

Тип Хелицеровые Тип Ракообразные Тип Трахейные

1. Подтип Онихофоры
2. Подтип Неполноусые

Классификация II основана на гипотезе о монофилетическом происхождении членистоногих. При этом тип членистоногих объединяется с онихофорами и тихоходками в группу *Lobopoda*.

I Подтип Трилобитообразные (*Trilobitomorpha*-парафилетический таксон): Класс Трилобиты (*Trilobita*)

II Подтип Хелицеровые (*Chelicerata*): 1. Класс Морские пауки (*Pantopoda*); 2. Класс Паукообразные (*Arachnida*) (пауки, клещи, скорпионы); 3. Класс Меростомовые (*Merostomata*) (мечехвосты); 4. Класс Эвриптериды (*Gigantostraca*) (гигантские морские скорпионы)

III Подтип Жвалоносные (*Mandibulata*)

Надкласс Ракообразные (*Crustacea*)

Класс Ремипедии (*Remipedia*)

Класс Цефалокариды (*Cephalocarida*)

Класс Жаброногие (*Branchiopoda*)

Класс Ракушковые (*Ostracoda*)

Класс Мистакокариды (*Mystacocarida*)

Класс Максиллоподы (*Maxillopoda*)

Класс Карпоеды (*Branchiura*)

Класс Высшие раки (*Malacostraca*) (омары, креветки, крабы и др.)

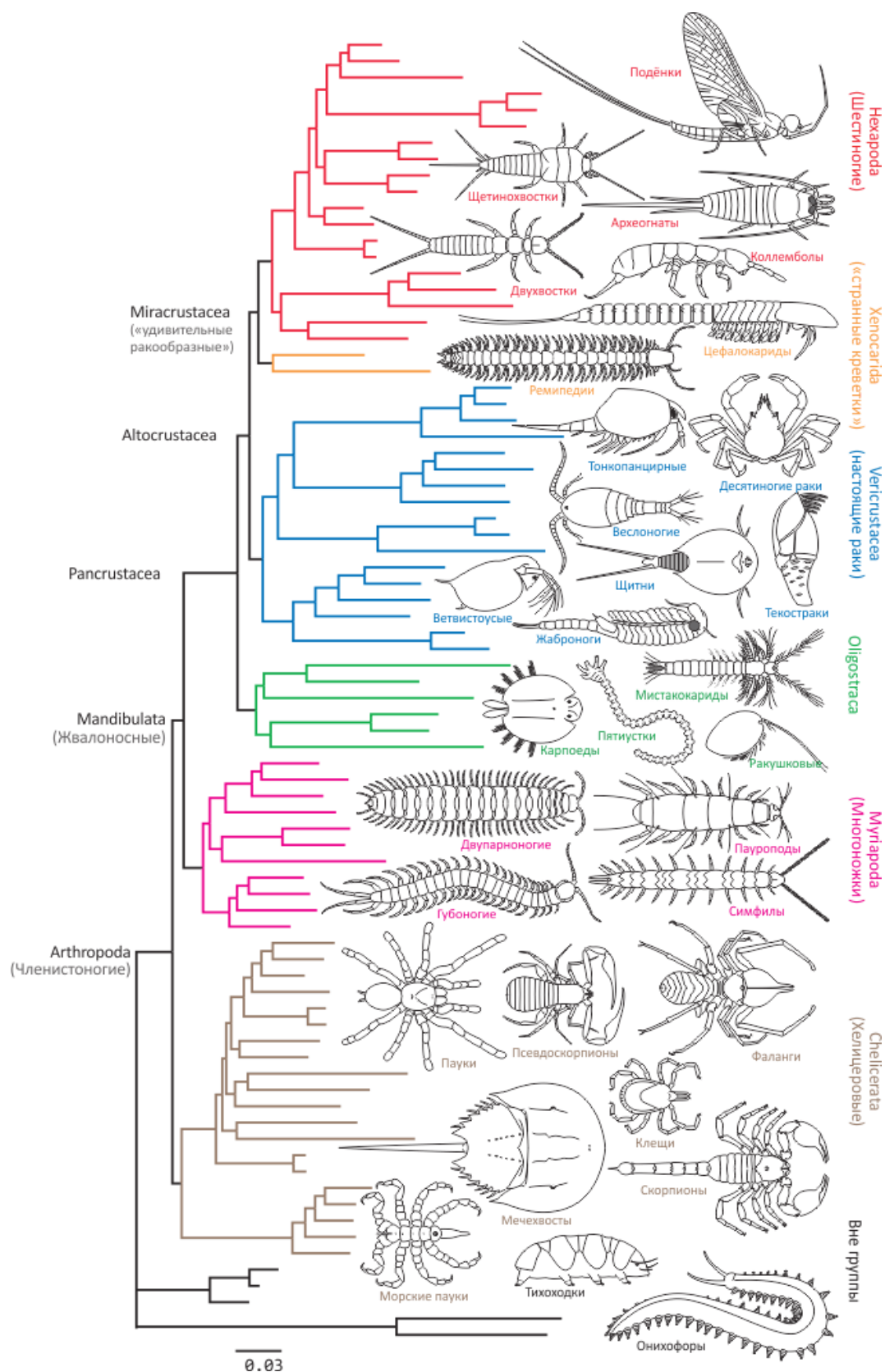
IV Подтип Неполноусые (*Atelocerata*) или трахейные

1. Надкласс Многоножки (*Myriapoda*): 1. Класс Симфилы (*Symphyla*); 2. Класс Губоногие (*Chilopoda*); 3. Класс Двупарноногие (*Diplopoda*); 4. Класс Пауроподы (*Pauropoda*)

2. Надкласс Насекомые (*Insecta*): 1. Класс Скрыточелюстные (*Entognatha*); 2. Класс Открыточелюстные (*Ectognatha*)

Один из принятых подходов делит тип Членистоногие (*Arthropoda*) на четыре основных подтипа: Хелицеровые (*Chelicerata*) – пауки, скорпионы, мечехвосты, Многоножки (*Myriapoda*) – губоногие, двупарноногие), Ракообразные (*Crustacea*) – раки, крабы, креветки, веслоногие, усоногие (морские жёлуди), дафнии и Шестиногие (*Hexapoda*) – насекомые, двухвостки,

ногохвостки. Однако «родственные связи» между этими группами неясны. Например, по классическим представлениям зоологов, насекомые и многоножки являются ближайшими родственниками (подтип Трахейнодышащие), но все более поздние данные, включая и молекулярные, свидетельствовали о другой организации: «родственниками» являются насекомые и ракообразные, образуя таксон Pancrustacea. Не понятно, являются ли шестиногие и ракообразные «равноправными» таксонами, или же первые являются «ветвью» вторых. Дерево, полученное на основе анализа геномных последовательностей, находится в согласии с гипотезой панкрустацей, по которой шестиногие и ракообразные являются близкими «родственниками». Кроме того, надёжную поддержку получила концепция Mandibulata, по которой панкрустацей и многоножки – это родственные таксоны, объединяемые по признаку наличия жвал. Хелицеровые по новой «родословной» – самая отдалённая ветвь членистоногих, отделившаяся на ранних этапах эволюции. Основные современные модели организации группы членистоногих сводятся к вариантам, обозначаемым Mandibulata (Жвалоносные) и Paradoxopoda, которые согласуются в гипотезе панкрустацей, по-разному располагают на филогенетическом дереве остальные группы – хелицеровых и многоножек. По гипотезе Paradoxopoda, хелицеровые и многоножки являются родственными группами, находясь «по соседству» с панкрустацеями. Концепция Mandibulata, напротив, помещает многоножек в родственную группу с панкрустацеями, а хелицеровых выносит в отделённую «родню» таксона Mandibulata. Гипотеза жвалоносных основана на «классическом» морфологическом признаке – наличии жвал, а теория Paradoxopoda строится на молекулярных данных (рис.).



Рисунок

Филогенетическое дерево 75 видов членистоногих и пяти животных вне группы. Основные подтипы показаны разным цветом, включая ранее неизвестное «тонкое строение» группы панкрустацей. Длина ветвлений пропорциональна дальности родства (т.е., различиям в исследованных последовательностях ДНК). Риска указывает величину вариабельности (в нуклеотидах на сайт последовательности). Из [Regier J.C. Arthropod relationships revealed by phylogenomic analysis of nuclear protein-coding sequences/ Regier J.C., Shultz J.W., Zwick A., Hussey A., Ball B., Wetzer R., Martin J.W., Cunningham C.W.// Nature. – 2010. – V.463. – P.1079–1083].

Тема АУТЭКОЛОГИЯ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

1. ВЛИЯНИЕ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ЧЛЕНИСТОНОГИХ

Абиотические факторы играют важную роль в жизни членистоногих благодаря их малым размерам. Действие любого фактора зависит не только от его уровня, но также от физиологического состояния организма и сочетания прочих абиотических и биотических факторов.

Макро, мезо– и микроклимат

Макроклиматические данные, полученные с помощью метеорологических наблюдений, пригодны для анализа поведения членистоногих во время их миграций в атмосфере, гидросфере на открытых пространствах.

Мезоклимат – это климат ограниченного биотопа. Очевидно, что метеорологические условия на пшеничном поле и в березовой роще, а тем более в сомкнутом еловом лесу отличаются. Здесь будут различаться и освещенность, и температура, и влажность, и ветер.

Но наиболее отличается от макроклимата, т.е. от стандартных метеорологических наблюдений, *микроклимат*. Это климат различных участков поверхности почвы, водного объема или растений площадью от нескольких квадратных дециметров до 1 см и меньше. Например, слой воздуха толщиной в 1 см над весенней проталиной, расположенной на склоне, в солнечную погоду может прогреваться до +25° С при температуре воздуха на высоте 1,5 м +1°. Естественно, что в этом "пятне" теплого воздуха членистоногие не менее активны, чем летом. Таким образом, именно микроклимат определяет условия жизни таких мелких организмов.

Экологические факторы могут влиять на поведение и уровень активности членистоногих, на ход обменных процессов, морфогенез и развитие. Они отражаются на таких важнейших характеристиках популяции, как плодовитость, смертность, возрастной состав, соотношение полов,

уровень стремления к миграции. Абиотические факторы наряду с биотическими определяют существование вида в данной местности от его процветания до полного вымирания.

Влияние любого фактора может быть либо *непосредственным*, либо сигнальным. В первом случае фактор влияет на членистоногих или механически (гравитация, электрическое поле, ветер), или изменяет уровень обменных процессов (температура) и состояние внутренней среды организма (иссушение при низкой влажности).

Во втором случае изменения какого-либо фактора могут быть очень незначительными и сами по себе не оказывать ощутимого воздействия на организм. Однако эти изменения служат сигналом, предвестником каких-либо серьезных для организма изменений среды. Такие факторы всегда воспринимаются специальными рецепторами, клетки которых отличаются особой чувствительностью к данному фактору. Чаще всего в роли сигнального фактора выступает свет – определенный уровень освещенности или же длина светового дня. Но сигналом могут служить также и изменения температуры или влажности, т.е. один и тот же фактор может оказывать и непосредственное, и сигнальное воздействие.

Сигнальные факторы помогают членистоногим заранее готовиться к неблагоприятным изменениям среды. Периодически повторяющиеся во времени изменения среды можно предвидеть также и с помощью внутренних процессов в организме – биологических часов, что повышает надежность выживания. Если же явление не относится к периодическим и его трудно предвидеть, как, например, лесные пожары, вырубку леса, а также загрязнение водоёма, то при этом может погибать значительная часть членистоногих.

Влияние любого фактора определяется его уровнем. Так, при рассмотрении влияния температуры четко проявляются пределы, в которых возможно существование того или иного вида. При очень высоких или низких температурах членистоногие обычно погибают. В принципе для каждого из факторов может быть определен оптимальный уровень, при котором

достигается максимальная плодовитость или жизнеспособность. Положение этого оптимума будет зависеть также от сочетания других факторов, на фоне которых проводится наблюдение. Оптимум будет также меняться в зависимости от физиологического состояния особи и популяции в целом. Естественно, что эти оптимумы будут различны для разных популяций одного и того же вида в зависимости от специфики генофонда. Наконец, даже в пределах одной и той же популяции от поколения к поколению положение оптимума может изменяться, "плавать", постепенно популяция приспосабливается к новым условиям.

Способность членистоногих данного вида приспосабливаться к разнообразным сочетаниям условий называют *экологической валентностью*. Виды *стенотопные*, т.е. обитающие в биотопах со строго определенными условиями, отличаются малой экологической валентностью, а виды *эвритопные*, живущие почти всюду, – большой. Как пример крайне стенотопного вида можно назвать пещерного кузнечика *Dolichopoda euxina* Sem., способного жить только при низкой температуре и высокой влажности воздуха, а эвритопного – синюю мясную муху *Calliphora erythrocephala* Mg., встречающуюся практически в любых биотопах.

Для стенотопных видов характерна К–стратегия отбора, основанного на приспособлении к резко очерченному комплексу условий и максимальному сохранению этого комплекса, относительно низкой плодовитости и малой способности к дальним миграциям. Наоборот, эвритопные виды, как правило, r–стратеги, быстро заселяющие разнообразные биотопы, часто высоко плодовитые, а в результате в той или иной мере способные разрушить биотоп, в котором они поселились.

Несмотря на низкую экологическую валентность, стенотопные виды могут быть широко распространены, поскольку великолепно используют вариации микроклимата в пространстве и времени.

Существование большинства членистоногих определяется микроклиматом, чем макроклиматом. Поведенческие реакции, направленные

на поиск и выбор оптимальных климатических условий среды, называют *этолого–климатическими адаптациями*. Такие адаптации не требуют сложных морфологических или физиологических приспособлений и сводятся как к поиску участков с наиболее подходящим микроклиматом, так и к выбору во времени наиболее благоприятных условий для той или иной стадии развития, а также той или иной формы поведения.

В первом случае членистоногие активно мигрируют в поисках наиболее благоприятных условий. Так, в северной части ареала насекомое выбирает наиболее сухие и прогреваемые места, а в южной – влажные и затененные (Г.Я.Бей-Биенко, 1930, 1966 – *правило смены местообитаний*). В зависимости от времени суток и погоды они перемещаются также и в пределах одного биотопа в поисках укрытий или мест, наиболее благоприятных для той или иной формы активности, или даже в пределах одного растения, опускаясь вниз или поднимаясь вверх по нему.

Во втором случае, ориентируясь с помощью сигнальных факторов, прежде всего длины светового дня и уровней освещенности, членистоногие как бы "подгоняют" цикл своего развития и время своей активности в течение суток к изменениям условий во времени.

Распространение членистоногих и площадь их ареалов нельзя связывать только с уровнем их экологической валентности или со способностью находить для себя наиболее благоприятные условия. Гораздо чаще распространение лимитируется биотическими факторами: конкуренцией с близкими видами или наличием хищников и паразитов. Кроме того, ареалы во многом зависят от геологической истории района.

Очевидно, что всегда действует комплекс факторов. Однако наиболее существенным является воздействие того фактора, уровень которого находится возможно дальше от оптимального (*экологический закон минимума или лимитирующего фактора*). Это относится не только к таким показателям жизнедеятельности как выживание или способность размножаться, но и к поведению. Например, анализ влияния факторов среды на лет членистоногих

на свет в одном из оазисов Туркмении показывает, что количество пойманных за ночь членистоногих может зависеть как от температуры, так и от влажности воздуха. Весной, в апреле-мае, при еще относительно холодной погоде и высокой влажности лет определяется температурой и его связь с влажностью не обнаруживается. Позже, в мае-июне, средний уровень температуры повышается, а ее влияние на лет перестает быть заметным, зато уровень влажности значительно снижается и теперь это главный фактор, определяющий величину сбора. В июле-августе с дальнейшим повышением температуры возникает отрицательная корреляция с ней и в ночи с особенно высокой температурой насекомые летят на свет в малом количестве. Влияние влажности в эти месяцы выражено еще резче. Таким образом, чем дальше фактор от оптимума, тем сильнее его влияние.

Реакции членистоногих на неблагоприятные условия

Возможны различные пути сохранения особей и популяций в целом при неблагоприятном сочетании условий. Во-первых, это *физиологическая* реакция организма, позволяющая ему повысить устойчивость к неблагоприятному воздействию. При периодических изменениях среды на неблагоприятные интервалы времени приходится стадии развития, наименее чувствительные к отрицательным воздействиям, обычно яйцо или у членистоногих - куколка. Во-вторых, популяция способна сохраняться за счет ее *полиморфизма*, в результате которого какая-то часть особей оказывается менее уязвимой и потом вновь восстанавливает всю популяцию. В-третьих, членистоногие, особенно насекомые, способны активно *мигрировать* как на малые расстояния в поисках места с более подходящим микроклиматом, так и на сотни или даже тысячи километров.

Высшей формой физиологического приспособления к неблагоприятным условиям среды (неблагоприятному сезону, излишне высокой плотности популяции, отсутствию или недостатку корма) является *диапауза*. Диапауза –

это обусловленное нейрогуморальной системой состояние организма, характеризующееся пониженным обменом веществ, замедленным даже при благоприятных для него условиях развитием и повышенной устойчивостью к любым неблагоприятным воздействиям. У диапаузирующих членистоногих изменено поведение, обычно они малоподвижны. У них извращена или отсутствует реакция на свет, силу тяжести, запахи, включая половые феромоны. Диапауза возникает на определенных для каждого вида стадиях метаморфоза как ответ на определенные внешние сигналы, обычно предшествующие неблагоприятным изменениям среды. Этим она отличается, например, от холодового оцепенения, вызванного непосредственным действием низкой температуры. Длительность диапаузы, глубина физиологической перестройки не только различны у разных видов, они определяются также стадией развития и уровнем внешнего сигнала. Под влиянием сигнальных условий обычно происходят количественные изменения темпа развития. По-видимому, именно такие количественные реакции и являются эволюционной основой для развития сложного комплекса качественных приспособлений (диапаузы), который позволяет пережить неблагоприятное время. Между количественными и качественными реакциями есть постепенный переход.

Как диапауза, так и миграции позволяют членистоногим избежать неблагоприятных условий во времени и пространстве, приурочить свое развитие к наиболее благоприятному времени года. Однако они платят за эти приспособления энергетическими ресурсами, а следовательно, задержкой развития и снижением плодовитости.

2. СВЕТ

Источники света в природе – солнце, луна, дающая тот же солнечный свет, но отраженный и несколько измененный, свечение верхних слоев атмосферы, заметное только в ночное время, а также свет звезд. К этому можно

прибавить также и свечение некоторых членистоногих. Жизнь членистоногих полностью адаптирована к естественным источникам света. Большинство видов не смогло адаптироваться к искусственным источникам света. Как известно, спектральная чувствительность глаза насекомого отличается от таковой у человека заметным сдвигом в сторону коротких волн и частично захватывает область ультрафиолетового излучения. Поэтому яркий для глаза человека (и для прибора–люксметра) свет может быть тусклым для насекомого. Спектр свечения ночного неба, в отличие от солнечного и лунного, линейчатый с наиболее интенсивными линиями в зеленой и ультрафиолетовой областях. Спектральный состав солнечного света меняется в зависимости от угла Солнца над горизонтом. С уменьшением этого угла наиболее резко сокращается интенсивность ультрафиолетового излучения. Наоборот, в горной местности ультрафиолетовое излучение является особенно интенсивным.

Воздействие света на членистоногих

Непосредственное воздействие света на членистоногих наблюдается довольно редко. Было отмечено, что вспышка яркого света, например фотографическая, иногда приводит к гибели мелких членистоногих (тлей, перепончатокрылых), по-видимому из-за возникающего нервного шока.

Ультрафиолетовое излучение явно губительно для многих личинок членистоногих, постоянно обитающих в почве, под корой или в других светонепроницаемых субстратах. У открыто живущих членистоногих покровы пигментированы, нередко хорошо отражают свет и практически непроницаемы для ультрафиолетового излучения.

Постоянное яркое освещение (более 1000 лк), как правило, отрицательно сказывается на жизнеспособности членистоногих, особенно на продолжительности жизни имаго. Наоборот, постоянная темнота может быть вполне благоприятной для жизни членистоногих, активных при дневном свете.

Уровень освещенности определяет способность насекомых к полету, так как для него требуется ориентация в пространстве. Насекомое обычно не летает, если оно не способно различать окружающие его предметы, которые могут быть препятствием на его пути. Четким доказательством этому служит практически полное отсутствие в пещерах, куда не проникает дневной свет, каких-либо летающих членистоногих. Исключением являются комары-долгоножки, проникающие глубоко в пещеры, а также некоторые мелкие мухи, зимующие в темноте, но недалеко от входа. Эти исключения все же подтверждают общее правило.

Комары-долгоножки при их медленном полете пользуются не столько зрением, сколько осязанием, ощупывая путь перед собой своими длинными ногами. Мелкие же мухи передвигаются в пещерах либо ползком, либо короткими прыжками.

Снижение освещенности до сумеречной является почти непреодолимым препятствием для полета большинства дневных членистоногих. Ночные же насекомые способны к полету при очень низких освещенностях благодаря специальным адаптациям их зрения.

Громадные сборы летающих насекомых, проведенные в Англии на Ротамстедской станции, показали, что именно уровень освещенности является главным фактором, определяющим время лета членистоногих (T.Lewis, L.R.Taylor, 1965).

Предпочитаемая освещенность

Освещенность в одно и то же время неодинакова в разных биотопах, например в поле и под пологом леса. Насекомые пользуются этим и активно находят зоны с предпочитаемой ими освещенностью. Иногда членистоногих делят на фотофилов и фотофобов. Эти представления, конечно, относительны, так как в зависимости от физиологического состояния, времени суток и сезона один и тот же вид может совершенно по-разному относиться к свету. Тем не менее бабочки-белянки лишь в редких случаях могут быть обнаружены в лесу,

а бабочки–сатириды средней полосы, наоборот, не встречаются на открытых местах.

Для определения отношения насекомого к свету – предпочтения им определенной освещенности, т.е. *фотопреферендума* – используют специальные приборы. В принципе, все такие приборы представляют собой освещенные сверху камеры, закрытые кусками стекла или пластмассы различной прозрачности. Соответственно в камере создается определенный ступенчатый градиент освещенности. В простейшем случае камера делится всего на две части – ярко освещенную и, насколько это возможно, затемненную (альтернативная камера).

Предпочитаемая освещенность зависит прежде всего от вида, т.е. от образа жизни. Кроме того, реакция на свет определяется возрастом и физиологическим состоянием, температурой и влажностью воздуха (точнее, дефицитом влаги в организме), временем суток, сезоном, а также уровнем нервного возбуждения.

Если членистоногих поместить в камеры для определения фотопреферендума, можно наблюдать самые различные варианты их распределения по зонам прибора с разной освещенностью. Есть такие объекты, которые всегда находятся в освещенной зоне (например, активные ночью бабочки кольчатого шелкопряда *Malacosoma neustria* L.), нейтральны по отношению к свету (например жуки–кожееды *Anthrenus*) или же постоянно находятся в темной зоне (многие ночные жуки–чернотелки). Определенная связь между реакцией на свет и временем активности отсутствует. Однако ночные насекомые часто предпочитают либо только темноту, либо только свет, в то время как дневные насекомые никогда не остаются постоянно в темноте. В целом, насекомые, постоянно обитающие в укрытиях, например почвенные или подстилочные формы, обычно предпочитают темноту. Пещерные формы, однако, нейтральны по отношению к свету, что можно видеть на примере поведения пещерной жужелицы *Rhadine subterranea* и

пещерного кузнечика *Dolichopoda euxina* Sem. Но при пониженной влажности они уходят от света.

При сравнении реакций на свет полевых и лесных жужелиц выяснилось следующее: 5 из 7 лесных видов предпочитали низкие уровни освещенности, из 7 же полевых видов 5 относились к свету нейтрально.

Реакция членистоногих на свет может зависеть от возраста даже в пределах одной стадии развития. Так, только что выведшиеся жуки–заболонники *Tripodendrum lineatum* Oliv. гораздо больше стремятся к свету, чем старшие особи. Наоборот, жуки–кожееды *Trogoderma glabrum* Herbst сразу после выхода из куколки обладают мягкими покровами и уходят от света. Через день–два у большинства этих жуков выявляется четкая положительная реакция на свет. Однако к концу жизни эти жуки опять стремятся в более темные места.

Примерно таковы же изменения фотопреферендума в течение жизни у имаго мучных хрущаков.

У личинок разных возрастов реакция на свет может быть прямо противоположной. Так, личинки комаров–дергунов младших возрастов, а также младшие личинки некоторых ручейников стремятся к свету, что обеспечивает им подъем к поверхности и способствует их расселению с токами воды. Позже эти личинки отрицательно реагируют на свет, углубляясь в толщу ила или используя другие укрытия. Перед окукливанием личинки, как правило, предпочитают затененные места.

Реакция на свет зависит также от уровня температуры и влажности. Свет и в этом случае выступает как сигнальный признак более теплого и/или сухого пространства. Соответственно реакции членистоногих меняются в зависимости от их потребностей. Так, с повышением температуры воды заметно ослабевает положительная реакция на свет личинок комаров–дергунов младших возрастов.

При высокой температуре уходят в темноту мухи *Eristalis tenax* L. и *Pollenia rudis* F., многие жуки–чернотелки, зерновой долгоносик *Calandra granaria* L.

Интересно, что понижение температуры ниже оптимума также часто является причиной стремления членистоногих укрыться в тени. Это, скорее всего, связано с поиском убежища для переживания похолодания. Так, жуки *Blastophagus piniperda* L. Отрицательно реагируют на свет при температуре выше 37° С и ниже 10° С, мухи *Eristalis enax* L. – выше 20° С и ниже 10° С. Максимум положительной реакции на свет у жука–блестянки *Meligethes aeneus* F. достигается при 20° С.

Очевидно, что насекомое не всегда удачно выбирает укрытие. Если это укрытие не спасает от жары, то, казалось бы, дальнейшее повышение там температуры должно приводить ко все большему стремлению от света. В результате насекомое будет оставаться в этом укрытии, пока не погибнет от перегрева. Однако, например, у пустынных чернотелок, при высокой температуре порядка 40°С опять возникает резко выраженное, но кратковременное стремление к свету. Благодаря этому жуки покидают такое неудачно выбранное укрытие и находят новое.

Но такое переключение реакции при слишком высокой температуре наблюдается не у всех членистоногих. Описан эксперимент, в котором мух цеце держали в альтернативной камере, одна половина которой была затемнена, а другая освещена. Нагревали темную половину камеры. С повышением температуры мухи уходили с более прохладной светлой половины в темную и там "зажаривались" заживо.

При низкой влажности воздуха насекомые обычно стремятся в темноту. Такое изменение реакции на свет четко выражено у некоторых чернотелок и жуков–коровок, у блестянок *Meligethes*. Однако, возможны и противоположные явления. Так, листоед *Chrysomela varians* Schall. фотопозитивен при нулевой влажности, при относительной влажности 34% безразличен к свету, а начиная с 77%-й влажности отрицательно реагирует на

свет. Сходная зависимость реакции на свет от уровня влажности отмечена у жуков–заболонников и комаров–долгоножек. Интересно, что и здесь предусмотрен механизм, позволяющий покинуть неблагоприятное убежище. Так, зерновые долгоносики и мучные хрущаки после "подсушивания" стремятся к свету.

Суточные изменения фотопреферендума в ряде случаев могут быть выражены очень резко. Так, жуки–кожееды *Trogoderma glabrum* Herbst., помещенные в альтернативную камеру со светлой и темной половинами, днем явно предпочитают освещенную зону. Но начиная с 18 ч они один за другим уходят в темноту. Так продолжается всю ночь, а утром жуки вновь выходят на свет (W.B.Tshernyshev, 1970).

Нетрудно заметить, что в ночное время тараканы и сверчки гораздо меньше боятся света, чем днем. Личинки комаров *Chaoborus* также ночью безразличны к свету, а в дневное время уходят от него.

В целом, можно сказать, что суточный ритм изменений фотопреферендума особенно четко выражен у дневных членистоногих, прячущихся ночью в укрытия. Очевидно, что и в природе эти объекты подвергаются наиболее контрастным изменениям освещенности, так как в укрытии в любое время суток освещенность ниже, чем под открытым небом. У дневных членистоногих, редко использующих укрытия или совсем не нуждающихся в них, суточные изменения фотопреферендума слабо выражены или совсем отсутствуют (например, у ночующих на растениях колорадских жуков *Leptinotarsa decemlineata* Say. И жуков–кожеедов рода *Anthrenus*, у бабочек–крапивниц *Vanessa urticae* L.).

У сумеречных и ночных форм суточные изменения фотопреферендума можно наблюдать обычно в тех случаях, когда насекомое днем находится в глубоких укрытиях или зарывается в почву (уховертки, чернотелки, жужелицы).

Можно считать общим правилом, что во время своей активности насекомое предпочитает более высокий уровень освещенности, чем во время

покоя. В целом это соответствует реальному субъективному суточному ходу освещенности даже и для многих ночных объектов, так как в глубоких укрытиях днем может быть даже темнее, чем ночью под открытым небом. У ночных же членистоногих, практически не использующих укрытия, таких как ночные бабочки, днем резко снижается чувствительность фоторецепторов (Г.А.Мазохин–Поршняков, 1965).

Не менее четко выражены и сезонные изменения фотопреферендума. Как правило, в зимнее время насекомые стремятся в темноту, а с весны их начинает привлекать свет.

Итак, все описанные выше реакции членистоногих на свет имеют несомненное приспособительное значение. Реагируя на свет, отыскивая место с определенным уровнем освещенности, насекомое находит наиболее благоприятное для себя сочетание условий.

Лет насекомых на искусственный свет

Лет насекомых на свет – парадоксальное явление. В самом деле, летящее насекомое, увидев лампу, поворачивает и приближается к ней. Поблизости от источника света часто резко нарушаются ориентация и координация движений и насекомое может погибнуть, влетев в огонь.

Свет может привлекать не только членистоногих. Например, птицы в массе иногда прилетают во время их сезонных миграций на свет маяков. Рыбу–сайру вылавливают сетями, привлекая ее туда с помощью мощных источников света. Следовательно, это общебиологическое явление.

На свет летят представители почти всех отрядов насекомых с самым различным образом жизни. В основном это насекомые, активные в сумерки и ночью, но иногда у источника света оказываются и типично дневные формы. Прилет дневных членистоногих ночью скорее всего объясняется тем, что они или оставались у источника света с вечера, или же кто–то их побеспокоил.

Знак реакции на свет возбужденного насекомого зависит от особенностей его биологии. Насекомые, способные быстро взлетать, при возбуждении обычно стремятся к свету (мухи, многие бабочки и

перепончатокрылые). Насекомые же, совсем не летающие или редко использующие полет, убегают в темноту. Подобная закономерность явно адаптивна.

Если источник искусственного света находится недалеко от воды, в большом количестве прилетают насекомые так или иначе связанные с водой: поденки, ручейники, а также живущие в воде в стадии имаго: водные клопы и жуки. Если же источник света поместить под водой или у ее поверхности, то на свет приплывают как имаго, так и личинки водных жуков – плавунцов и водолюбов, личинки комаров, стрекоз и поденок.

Приход нелетающих форм наблюдается гораздо реже. Имеются сведения о появлении у лампы бескрылых самок ос-тифий, рабочих муравьев, нелетающих жужелиц.

Всегда трудно убедиться в том, что прилет членистоногих к свету связан именно с его привлекающим действием, а не случаен или не обусловлен поиском пищи, как у хищных жужелиц и у сольпуг.

Количество членистоногих, прилетающих за ночь к одному источнику света в средних широтах, может достигать тысяч, а в более южных районах десятков тысяч особей. Иногда лет отдельных видов или групп видов может быть исключительно обильным. Так, в Австралии сборы на одну ловушку могут достигать 50 кг за ночь. Известен случай вынужденной остановки поезда в Крыму около Феодосии из-за громадного количества жужелиц *Orphonus calceatus* Dft., засыпавших железнодорожные пути, освещенные фонарями.

Очевидно, что лет на свет обусловлен какими-то очень общими особенностями экологии и поведения животных, активно перемещающихся в воздушной или водной среде.

Как большинство самых обычных и распространенных явлений лет членистоногих на свет трудно поддается объяснению.

Известен ряд гипотез, объясняющих лет на свет. Остановимся на некоторых из них.

Самая первая принадлежит крупнейшему биологу начала нашего века Ж..Лебу (1924). Он обратил внимание на связь тонуса конечностей и потока света, падающего на глаза. Было показано с помощью экспериментов, что освещение левого глаза увеличивает тонус мышц правой стороны и наоборот. Соответственно, увеличение тонуса приводит к более энергичной работе мускулатуры с неосвещенной стороны, в результате чего насекомое поворачивается в сторону источника света (*тропотаксис*).

Представим себе, что должно произойти с насекомым, у которого один глаз замазан непрозрачным лаком. В результате более высокого тонуса конечностей с одной стороны тела насекомое будет описывать круги на плоскости (маневренные движения). В опыте так оно и происходит, что доказывает наличие механизма, соответствующего гипотезе Леба.

Однако же через некоторое время насекомое, ослепленное на один глаз, перестает двигаться по кругу и начинает вести себя так, как будто у него сохранились оба глаза. В частности, оно может лететь к источнику света, подобно насекомым с двумя глазами. Следовательно, лебовский механизм недостаточен, чтобы объяснить привлечение членистоногих светом. Он не позволяет понять, ни почему насекомое, прилетевшее к источнику света, потом покидает освещенную зону, ни особую привлекательность ультрафиолетового излучения, чувствительность глаза насекомого к которому не так уж высока.

Кроме того, в природе насекомые летают под разными углами по отношению к Солнцу и Луне и не поворачивают к этим источникам света, как должно было бы быть по представлениям Леба.

Другая гипотеза была предложена В.Будденброком (W.von Buddenbrock, 1917). Слайд Известно, что у членистоногих иногда можно наблюдать *менотаксис*, т.е. движение под определенным углом к лучам света. Насекомому это легко осуществить, сохраняя изображение источника света в одном определенном омматидии глаза или в их группе. Очевидно, что если насекомое движется, ориентируясь при этом по лучам Солнца или Луны,

которые можно считать параллельными друг другу, то его курс является прямой линией. Однако при попытке сохранить постоянный угол по отношению к радиально расходящимся лучам искусственного источника света, этот курс неизбежно искривляется, превращаясь в так называемую логарифмическую спираль, неизбежно приводящую насекомое к источнику света.

С этой точки зрения трудно объяснить привлечение насекомых не точечным источником света, а большим экраном, находящимся на стене, почему прилетевшее насекомое может потом улететь от света, а также особую привлекательность ультрафиолетового излучения.

Менотаксическая ориентация к лучам Солнца или Луны возникает лишь в особых случаях. Обычно в природе насекомые используют разнообразные наземные ориентиры, обследуют привлекающие их предметы, а их курс представляет собой сложную и довольно беспорядочную кривую.

Очевидно, что механизмы, описанные выше, реально существуют, но включаются только под влиянием определенных мотиваций и представляют собой только части сложного комплекса, называемого - летом на свет. Все эти механизмы имеют в той или иной мере адаптивное значение. Наиболее четкая эколого-поведенческая концепция лета на свет была предложена Г.А.Мазохиным–Поршняковым (1960). По его мнению, свет является универсальным и наиболее надежным индикатором открытого пространства. Здесь особую роль играет ультрафиолетовое излучение, которое практически не отражается наземными предметами, за исключением водной поверхности.

Действительно, случайно залетевшие в комнату дневные или ночные насекомые бьются в стекла окон, пытаясь выйти из замкнутого пространства. Ночью насекомые ведут себя на освещенном экране подобным же образом как на оконном стекле. Попадая ночью в луч света, насекомое начинает воспринимать окружающую его темноту как замкнутое пространство и, стремясь выйти из него, летит к свету. С этой точки зрения, однако, трудно объяснить, как насекомое, уже прилетевшее к лампе, может опять улететь от

нее, почему не происходит подобных нарушений поведения под влиянием лунного света. Кроме того, далеко не все особи одного и того же вида, попадая в освещенное пространство, как-то изменяют свое поведение.

Наиболее вероятно, что лет насекомых на свет представляет собой сложное многоступенчатое явление, причем на каждой ступени работают свои механизмы.

Кроме того, в естественной обстановке насекомые могут активно перемещаться в поисках зоны с наиболее благоприятным уровнем освещенности. В вечернее время наблюдается массовый вылет насекомых из леса на более открытые места, что хорошо подтверждается сборами оконных ловушек. Частный случай такого перемещения насекомых в сторону большей освещенности – известный лет насекомых на вечернюю зарю.

По-видимому, аналогичным образом насекомые могут концентрироваться в освещенной зоне около источника света. Однако, это еще не лет на свет, когда наблюдается неудержимое стремление насекомого к лампе. Насекомые, занятые какой-либо деятельностью, например питанием, могут длительно находиться поблизости от горящей лампы, никак не реагируя на нее.

Очевидно, что насекомое в поисках благоприятной для него освещенности ориентируется по градиенту света. Для насекомого же, выходящего из укрытия свет является надежным индикатором выхода в открытое пространство. После выхода в зону с благоприятной освещенностью насекомое питается, ищет полового партнера, место для откладки яиц и т.д. Однако если насекомое мигрирует, для него наиболее экономичен прямолинейный курс, который легко поддерживать, сохраняя изображение Солнца или Луны в определенных омматидиях глаза. Подобным же образом прямолинейно движутся ползающие насекомые, пересекающие неблагоприятные для их жизни асфальтированные или вытоптанные участки. Иногда этот прямолинейный курс совпадает с направлением дороги и в этом

случае можно наблюдать, как жук долго бежит по раскаленному асфальту и не может с него сойти.

При приближении насекомого на расстояние 30–10 м к источнику света начинается следующий этап поведения, который смело можно назвать патологическим. Наиболее вероятно, что у ослепленного ярким светом насекомого, глаза которого еще не успели адаптироваться, возникает реакция бегства. Это бегство у хорошо летающих насекомых автоматически направлено в сторону света как индикатора выхода в открытое пространство. В данном случае эта реакция является парадоксальной, потому что, чем ближе насекомое приближается к источнику света, тем резче его раздражающее действие.

Однако солнечный свет в земных пределах практически не имеет градиента, поэтому у насекомого движущегося в сторону Солнца, реакция бегства не усиливается и глаза насекомого постепенно адаптируются к свету. Не исключено, что поблизости от лампы реализуется и лебовский механизм привлечения к свету, основанный на связи тонуса конечностей и уровня освещения глаз.

Наконец, если насекомое приблизилось почти вплотную к лампе и при этом не сгорело или не погибло по какой-либо другой причине, начинается последний этап реакции на искусственный свет. Пока насекомое летает вокруг лампы или бьется в освещенный экран, пытаясь выйти в "открытое пространство", его глаза постепенно адаптируются к свету и общее возбуждение спадает. Нередко ночное насекомое воспринимает яркое искусственное освещение, как наступление дня, и принимает поблизости от лампы позу, характерную для дневного покоя. Но чаще насекомые улетают в темноту, несмотря на то, что их глаза адаптированы к свету. Такое удаление от источника света происходит по гораздо более прямолинейному пути, чем при приближении к нему, причем насекомые летят от света довольно медленно, по-видимому, в связи с необходимостью адаптации глаз к темноте.

Итак, лет на свет особенно типичен для насекомых в силу особенностей работы их нервной системы, включающей значительное количество жестко запрограммированных этапов. В любом случае, лет на свет возникает на основе естественных реакций, имеющих для насекомых экологическое значение.

Чувствительность глаза насекомого к ультрафиолетовым лучам по сравнению с другими областями спектра относительно невысока. Глаз насекомого гораздо более чувствителен к зеленым лучам – обычному для них фону. Эта особенность зрения насекомых объясняется тем, что покровы их глаза проницаемы для ультрафиолетового излучения в отличие от хрусталика позвоночных. Соответственно на цветках, а также на крыльях насекомых при съемке в ультрафиолетовых лучах в ряде случаев выявляются рисунки, скрытые для глаза человека. Так, основания лепестков и генеративные органы цветка при ультрафиолетовом освещении выглядят несколько темнее, чем остальная его часть, что соответствует обычным для цветков рисункам – указателям местоположения нектара.

Глаз мухи-дрозофилы способен воспринимать ультрафиолетовое излучение с длиной волны 253,7 нм. Солнечный свет за пределами земной атмосферы содержит ультрафиолетовые лучи и с меньшей длиной волны, однако такое коротковолновое излучение задерживается верхними ионизированными слоями атмосферы. Нижняя граница для ультрафиолетового излучения на поверхности Земли – около 300 нм.

Однако у поверхности Земли воздух достаточно прозрачен для коротковолнового излучения с меньшей длиной волны. Источниками же такого излучения могут быть делящиеся или отмирающие клетки. По А.Г.Гурвичу (1923), митогенетические лучи наблюдаются в диапазоне от 190 до 325 нм. Довольно интенсивное ультрафиолетовое излучение возникает при делении клеток дрожжей, субстраты с которыми ищут самки дрозофил для откладки яиц.

О восприятии членистоногими *инфракрасных лучей* известно гораздо меньше. Чувствительность глаза насекомого довольно резко падает в красной области спектра. Большинство насекомых плохо видит при красном освещении, что часто используется экспериментаторами для ночных наблюдений.

Инфракрасное излучение, если оно воспринимается насекомым, должно, скорее всего, действовать не на зрительные, а на тепловые рецепторы. Предполагалось, в частности, что златки и усачи находят в полете зону бывшего лесного пожара, пользуясь тем, что выгоревшая часть леса гораздо больше прогревается солнцем и является мощным источником инфракрасного излучения.

Была выдвинута также гипотеза о роли инфракрасного излучения в сближении полов у ночных бабочек. Температура тела летящей бабочки заметно выше температуры окружающего воздуха и, следовательно, оно является источником инфракрасных лучей. Поток этих лучей, испускаемых телом летящей бабочки, ритмически прерывается с определенной частотой взмахами крыльев. Предполагается, что самец находит и отличает самку, своего вида, воспринимая модулированные таким образом инфракрасные лучи.

Роль света в пространственной ориентации насекомых

Экологическая роль менотаксиса была отмечена при анализе причин лета насекомых на свет. Такая ориентация под определенным углом к световому потоку дает возможность насекомому, двигаясь прямолинейно, преодолевать максимальное расстояние при миграции, а также быстро пересекать неблагоприятную для него зону. Однако Солнце движется по небосводу, поэтому при сохранении постоянного угла по отношению к солнечным лучам реальный курс насекомого на местности будет постепенно изменяться. Очевидно, что подобный тип ориентации совершенно неприемлем, когда насекомое должно двигаться в строго определенном направлении независимо от времени суток. Чтобы все время сохранять один и

тот же курс, некоторые насекомые способны вносить регулярную поправку на движение Солнца по небосводу.

Ориентация по небесным телам с поправкой на время – *астротаксис* – была обнаружена у некоторых живущих на поверхности воды клопов–водомеров, околотовных жуков–стафилинов, а также у пауков, способных передвигаться по поверхности воды. Сходная ориентация имеет место и у ракообразных, живущих у края воды на берегу моря. Все эти членистоногие при необходимости безошибочно возвращаются на берег или в воду, имея заранее строго регламентированное для каждой популяции направление бегства. Интересно, что если прибрежных жуков–стафилинов, обладающих подобной реакцией возвращения на берег, перенести от одного берега реки к противоположному, то эти жуки побегут в совершенно ложном для их спасения направлении – к середине реки.

Очень хорошо изучен астротаксис на примере ориентации медоносной пчелы. Здесь наблюдается запоминание строго определенного курса на местности по направлению к взятку и обратно – к улью. На протяжении жизни пчелы этот курс должен многократно изменяться, чем он отличается от жестко установленного курса более примитивных насекомых. Кроме того, пчела способна "переключаться" с курса, ведущего к взятку, на диаметрально ему противоположный при возвращении назад к улью.

Практическое использование лета насекомых на свет

Источники искусственного света в сочетании с ловушками, собирающими прилетевших насекомых (светоловушками) используются для фаунистических сборов, изучения сезонных и других изменений численности, получения биомассы насекомых в качестве корма другим животным, а также иногда и для уничтожения вредных насекомых.

Соотношение численности разных видов в сборах на свет, безусловно, ничего не говорит о реальном соотношении их численности в природе. Тем более по этим сборам нельзя судить о реальном соотношении полов в популяции. Так, в Подмосковье на свет прилетают как самцы, так и самки

непарного шелкопряда, причем в сборах оказывается вдвое больше самцов, чем самок. На Черноморском же побережье Кавказа на свет прилетают только самцы этого вида. В такой же степени по сборам на свет нельзя судить о физиологическом состоянии самок. Очевидно, что отсутствие в сборах самок того или иного физиологического возраста говорит либо о том, что их еще нет в природе, либо, что они еще или вообще не летят на свет.

Аналогичным образом суточный ритм прилета на свет дает сильно искаженную картину суточной активности. Конечно, если насекомые вообще не летают в данное время суток, трудно ожидать, что они в это время полетят на свет. Тем не менее одновременные наблюдения за уровнем активности бабочек–совок разных видов в садках и за летом таких же бабочек на свет показывает отрицательную корреляцию между общим уровнем активности и численностью сбора на свет

На практике часто используют светоловушки для слежения за численностью насекомых разных видов. Насколько получаемая таким образом информация соответствует истине? Безусловно, нет строгого соответствия между изменениями численности в природе и величиной сбора на свет.

Улов на свет определяется не только численностью, но также и физиологическим состоянием насекомых, метеорологической и геофизической обстановкой, уровнем лунного освещения. Все это существенно усложняет интерпретацию результатов сборов насекомых на свет. Тем не менее именно светоловушки оказываются во многих случаях наиболее надежным и удобным способом для контроля за численностью вредных видов, а также для выявления карантинных объектов.

Роль света для членистоногих гидробионтов

Света в воде гораздо меньше, чем в воздухе. Часть падающих на поверхность водоема лучей отражается в воздушную среду. Отражение тем сильнее, чем ниже положение Солнца, поэтому день под водой короче, чем на суше. Быстрое убывание количества света с глубиной связано с поглощением его водой. Лучи с разной длиной волны поглощаются неодинаково: красные

исчезают уже недалеко от поверхности, тогда как сине-зеленые проникают значительно глубже. Сгущающиеся с глубиной сумерки в океане имеют сначала зеленый, затем голубой, синий и сине-фиолетовый цвет, сменяясь наконец постоянным мраком. Соответственно сменяют друг друга с глубиной зеленые, бурые и красные водоросли, специализированные на улавливании света с разной длиной волны. Окраска покровов животных меняется с глубиной так же закономерно. Наиболее ярко и разнообразно окрашены обитатели литоральной и сублиторальной зон. Многие глубинные организмы, подобно пещерным, не имеют пигментов. В сумеречной зоне широко распространена красная окраска, которая является дополнительной к сине-фиолетовому свету на этих глубинах. Дополнительные по цвету лучи наиболее полно поглощаются телом. Это позволяет животным скрываться от врагов, так как их красный цвет в сине-фиолетовых лучах зрительно воспринимается как черный. Красная окраска характерна для различных ракообразных сумеречной зоны.

У некоторых видов, обитающих у поверхности водоемов, глаза разделяются на две части с разной способностью к преломлению лучей. Одна половина глаза видит в воздухе, другая – в воде. Такая «четыреглазость» характерна для жуков-вертячек. Поглощение света тем сильнее, чем меньше прозрачность воды, которая зависит от количества взвешенных в ней частиц. В самых чистых водах *эуфотическая* зона, или зона фотосинтеза, простирается до глубин не свыше 200м, сумеречная, или *дисфотическая*, зона занимает глубины до 1000–1500 м, а глубже, в *афотическую* зону, солнечный свет не проникает совсем.

Количество света в верхних слоях водоемов сильно меняется в зависимости от широты местности и от времени года. Длинные полярные ночи сильно ограничивают время, пригодное для фотосинтеза, в арктических и приантарктических бассейнах, а ледовый покров затрудняет доступ света зимой во все замерзающие водоемы.

Планктонты могут совершать вертикальные миграции под контролем освещенности и температуры. Большинство из них в темное время суток концентрируется у поверхности, а днем – в более глубоких слоях. Размах миграций в морях достигает 50-200 м и более, в пресных водоемах с малопрозрачной водой он не превышает несколько десятков сантиметров. Например, пресноводные рачки рода *Sida* в период температурной стратификации озерной воды вечером и ночью скапливаются в поверхностном слое 0-10 м, а днем мигрируют на глубину 15-20 м. Считают, что миграции стимулируются за счет изменения активности под влиянием света и температуры, а также снижается вероятность поедания.

В темных глубинах океана в качестве источника зрительной информации организмы используют свет, испускаемый живыми существами. Свечение живого организма получило название *биolumинесценции*. Светящиеся виды есть почти во всех классах водных животных. Биolumинесценция, по-видимому, многократно возникала в разных группах на разных этапах эволюции. Химия биolumинесценции сейчас довольно хорошо изучена. Реакции, используемые для генерации света, разнообразны. Но во всех случаях это окисление сложных органических соединений (*люциферин*ов) с помощью белковых катализаторов (*люцифераз*). Люциферины и люциферазы у разных организмов имеют неодинаковую структуру. В ходе реакции избыточная энергия возбужденной молекулы люциферина выделяется в виде квантов света. Живые организмы испускают свет импульсами, обычно в ответ на раздражения, поступающие из внешней среды.

Свечение может и не играть особой экологической роли в жизни вида. Экологическую значимость оно получает только у членистоногих, обладающих достаточно развитой нервной системой и органами зрения. Биolumинесценция имеет в жизни членистоногих в основном сигнальное значение. Световые сигналы могут служить для ориентации, привлечения особей другого пола, подманивания жертв, для маскировки или отвлечения.

Вспышка света может быть защитой от хищника, ослепляя или дезориентируя его. Например, глубоководные каракатицы, спасаясь от врага, выпускают облако светящегося секрета. В наземной обстановке биолюминесценция развита лишь у немногих видов, сильнее всего – у жуков из семейства светляков, которые используют световую сигнализацию для привлечения особей другого пола в сумеречное или ночное время.

3. ТЕМПЕРАТУРА

Влияние температуры на поведение насекомых

Температура может оказывать двоякое воздействие на членистоногих. Во-первых, с ее повышением и соответственным увеличением скорости обмена веществ появляется возможность того или иного рода поведения, а также увеличивается скорость движения (непосредственное воздействие). Во-вторых, температура среды и ее изменения воспринимаются терморцепторами, при этом членистоногое может активно искать благоприятную для себя зону и уходить из неблагоприятной (сигнальное воздействие). Как слишком низкие, так и слишком высокие температуры подавляют активность. Соответственно, температура может почти полностью определять поведение насекомых в арктических условиях, где активность возможна лишь в течение короткого интервала времени, в умеренной зоне – зимой, весной и поздней осенью, в отдельные дни и летом, а в пустынной зоне – почти ежедневно в летнее время.

Диапазон температур, в пределах которого возможна активность, конечно, различен для разных видов. Клопы, жуки, цикадки и крылатые муравьи более чувствительны к понижению температуры, чем двукрылые и бабочки. В целом насекомые, летающие летом, гораздо менее устойчивы к низким температурам, чем весенние и осенние. Жизнь любого членистоногого возможна только в определенном температурном интервале.

Р.С.Ушатинская (1957) в этом отношении различает шесть следующих температурных зон:

1. Зона активной жизни лежит в среднем в пределах от 3 до 40°. Примерно в середине этой зоны – температуры, обеспечивающие минимальную смертность и максимальную плодовитость насекомых.

2. Нижняя зона переживания (зона холодого оцепенения). Здесь возможность выжить зависит от уровня температуры, продолжительности ее воздействия и, конечно, от вида насекомого.

3. Нижняя смертельная (летальная) зона, в которой происходит замерзание и кристаллизация жидкостей тела, а также повреждение кристаллами протоплазмы клеток. Эти необратимые изменения несколько различны у разных видов.

4. Зона витрификации, в которой жидкость, вместо того, чтобы образовывать кристаллы, становится витрифицированной, т.е. подобной стеклу. Витрификация возможна далеко не у всех насекомых. При этом происходит приостановка всех жизненных процессов, аналогичная анабиозу. В таком состоянии насекомое может вынести охлаждение почти до абсолютного нуля. Однако витрифицированная жидкость неустойчива и может постепенно кристаллизоваться.

5. Верхняя зона переживания (зона теплового шока). Так же как и в нижней зоне переживания продолжительность жизни насекомых зависит от уровня температуры и длительности ее воздействия.

6. Верхняя смертельная зона, в которой происходят необратимые явления: коагуляция белков и инактивация ферментов.

Влияние температуры на членистоногих во многом зависит от его вида и образа жизни. Обитающие в умеренной, а тем более в полярной зоне, наиболее устойчивы к низким температурам. Многие из них легко переносят многократное замерзание и оттаивание. В умеренной зоне устойчивость членистоногих к холоду закономерно изменяется в зависимости от сезона и наиболее высока в середине зимы, при этом наиболее устойчивыми оказываются зимующие не под снежным покровом, а под корой деревьев и в пустых стеблях растений.

Холодостойкость водных членистоногих относительно мала в любое время года.

Если охлаждение не является очень глубоким и наступило внезапно, членистоногие впадают в состояние холодового оцепенения. При повышении температуры быстро становятся активными. В оцепеневшем состоянии могут без особого вреда для себя находиться от нескольких дней до недель. Временное охлаждение, задерживающее развитие и существенно удлиняющее жизнь насекомого, часто используется в практической работе. Обычная температура холодильника (+2 – +4°) вполне достаточна для хранения. Следует помнить, что при таком хранении членистоногие погибают не столько от холода, сколько от высушивания.

В природе холода наступают в определенное время года, и перед наступлением неблагоприятного сезона в организме происходят иногда очень глубокие физиологические перестройки. Они связаны с определенным физиологическим состоянием – диапаузой.

При дальнейшем понижении температуры появляются ледяные кристаллы в клетках тканей, что всегда смертельно.

Тем не менее ряд членистоногих способен переносить морозы в течение длительного времени. Таких можно разделить на две категории (M.J.Tauber et al., 1986): устойчивые к замерзанию (после замерзания внеклеточной жидкости они остаются живыми) и неустойчивые (гибнущие после замерзания, но имеющие специальные приспособления, чтобы ему противостоять). По-видимому, в редких случаях возможно и сочетание устойчивости к замерзанию с механизмами, препятствующими замерзанию. Явление витрификации, если и встречается, бывает сравнительно редко, и само это состояние воды достаточно неустойчиво.

Устойчивость к замерзанию не встречается среди филогенетически низших групп насекомых, а также среди многоножек, скорпионов и пауков. Такую устойчивость выработали лишь некоторые двукрылые, бабочки, жуки и сетчатокрылые, и то лишь на определенной стадии развития. У этих

насекомых жидкости тела замерзают при относительно высокой для насекомых температуре – не ниже -10°C . Особенностью этих насекомых является наличие в гемолимфе особых белковоподобных веществ, способствующих образованию кристаллов льда между органами. Эти кристаллы притягивают к себе молекулы воды, оставшиеся свободными. По-видимому, при этом резко снижается возможность кристаллизации воды внутри клеток. К числу таких устойчивых к замерзанию насекомых можно отнести, например, бабочку–махаона, куколка которого в замороженном состоянии способна переносить температуру до -196°C .

Гораздо более распространена способность противостоять замерзанию. Такие насекомые вырабатывают специальные приспособления, суть действия которых сводится к снижению точки переохлаждения, а также к максимальному удалению веществ, способствующих образованию кристаллов льда по крайней мере внутри клеток. Для таких насекомых при их обитании в умеренной зоне точка переохлаждения, ниже которой возможно замерзание, лежит ниже -30°C , а для насекомых арктической зоны – ниже -60°C .

Реальные возможности повышения холодостойкости у насекомых за счет следующего.

Во-первых, это уменьшение общего количества воды в теле и связывание ее коллоидами. Во-вторых, это увеличение содержания жира. В-третьих, это увеличение количества резервных углеводов, особенно гликогена, являющегося гидрофильным коллоидом. В-четвертых, это повышение концентрации различных веществ, растворенных в жидкостях тела. Известно, что 1 моль любого вещества на 1 литр раствора понижает температуру замерзания последнего почти на 2° . Эффект от нескольких веществ, находящихся в жидкости, суммируется. Среди таких веществ можно назвать некоторые сахара (трегалоза, глюкоза, фруктоза), специальные белки и аминокислоты. Кроме того, в теле зимующих насекомых нередко в большом количестве (до 25% от массы тела) присутствует широко используемый в технике антифриз – глицерин или аналогичные ему по действию вещества.

Глицерин здесь обычно не является только пассивным антифризом и определенным образом распределяется в теле насекомого. Во всяком случае, искусственная инъекция глицерина не всегда приводит к повышению холодоустойчивости. После окончания зимовки глицерин превращается в гликоген.

Необходимость удаления из тела веществ, способствующих появлению кристаллов, приводит иногда к определенным изменениям пищевой диеты. У насекомого, полностью готового к зимовке, кишечник освобождается от содержимого.

Рекорд холодостойкости поставили личинки одного из видов комаров— дергунов, обитающие в горных районах Африки. Эти личинки развиваются во временных водоемах — углублениях скал, заполняемых водой во время дождей. Все эти водоемы вместе с личинками быстро высыхают, но личинки в сухом виде остаются живыми и после увлажнения опять приходят в активное состояние. Личинки в сухом виде без какого-либо ущерба выдерживают температуру почти абсолютного нуля (-270°).

Гораздо сложнее для членистоногих противостоять высоким температурам, которые быстро приводят к нарушениям метаболизма, коагуляции белков и гибели. Какое-то время они способны поддерживать температуру тела ниже температуры окружающего воздуха за счет испарения влаги, которое усиливается в результате разрушения высокой температурой воскоподобной оболочки тела. Естественно, что этот эффект определяется влажностью воздуха. Так, черные тараканы во влажном воздухе быстро погибают при $+38^{\circ}$, а в сухом, обеспечивающем испарение, выживают какое-то время и при $+48^{\circ}$.

В некоторых случаях температура тела может быть понижена размазыванием по телу капель жидкости, выделяемых из ротового или анального отверстий. Результатом специальных физиологических приспособлений является способность некоторых насекомых жить в горячих вулканических источниках при температуре воды до $+65^{\circ}$. Таковы личинки

некоторых мух–прибрежниц и львинок. Полной им противоположностью являются насекомые, активные на снегу в зимнее время. Для них губительна комнатная температура (+20°). Сходным образом температура +35° за минуты убивает обитателей в пещере при постоянной температуре +11° кузнечиков.

Влияние температуры на развитие насекомых

Продолжительность развития (N) от момента откладки яиц и до появления имаго или каждой отдельной стадии обычно измеряется днями. На практике часто применяется понятие скорости развития (V). Очевидно, что $V=1/N$.

Экспериментальные данные показывают (слайд), что с увеличением температуры продолжительность развития постепенно уменьшается, при определенном диапазоне температур достигает минимума, а с дальнейшим повышением температуры может опять увеличиваться.

Правая часть кривой, показывающая замедление развития при высоких температурах, часто не реализуется из-за высокой смертности насекомых. Скорость развития, соответственно, сначала медленно возрастает с повышением температуры. Эта скорость увеличивается все быстрее вплоть до точки перегиба кривой, затем кривая становится более пологой, доходит до максимума, а потом либо остается на прежнем уровне, либо несколько снижается при особо высоких температурах.

Очевидно, что зависимость скорости развития от температуры должна в значительной степени объясняться обычными физико-химическими закономерностями. Согласно правилу Вант-Гоффа, скорость химического процесса с повышением температуры на 10° увеличивается в 2 – 3 раза. Тогда, определив скорость развития V_o при какой-либо температуре t_o , можно рассчитать скорость развития при другой температуре t по следующей формуле:

$$V_t = V_o Q_{10}^{0.1(t-t_o)},$$

где Q_{10} – коэффициент увеличения скорости.

Очень удобна для расчетов, хотя и неточна, так называемая сумма эффективных температур. Очевидно, что всегда имеет место пороговая температура развития, ниже которой развитие прекращается ($t_{\text{порог}}$). Если выращивать насекомое при какой-то постоянной температуре t , которая выше пороговой, то эффективная температура ($t_{\text{эфф}}$) равна:

$$t_{\text{эфф}} = t - t_{\text{порог}}$$

Правило суммы эффективных температур предполагает, что для развития каждого вида требуется определенная доза тепла, т.е. определенное число "градусо-дней", или тепловая постоянная (K). Тогда при выращивании насекомых в условиях постоянной температуры t она равна:

$$K = (t - t_{\text{порог}}),$$

Если температура, как в природе, день ото дня меняется, то формула тепловой постоянной принимает следующий вид:

$$K = \sum_0^N (t_i - t_{\text{порог}}),$$

где N – срок развития в днях, t_i – средняя суточная температура для каждого из дней.

Чтобы найти пороговую температуру, не обязательно проводить сложные эксперименты при низких температурах. Достаточно определение сроков развития для двух уровней температуры t_1 и t_2 . Тогда пороговую температуру можно высчитать по формуле:

$$t_{\text{порог}} = \frac{N_1 t_1 - N_2 t_2}{N_1 - N_2},$$

где N и N соответствующие сроки развития. Обычно пороговая температура для развития насекомых лежит в пределах от $+3^{\circ}$ до $+8^{\circ}$ С.

Зная тепловую постоянную K , можно рассчитать срок развития при любой температуре:

$$N = \frac{K}{t - t_{\text{порог}}}.$$

Эта формула соответствует гиперболической зависимости типа

$$y = \frac{a}{x}.$$

Следовательно, кривая зависимости срока развития от температуры будет иметь вид гиперболы. Однако эта гипербола не может отразить увеличение срока развития при высоких температурах.

Скорость развития согласно этой формуле будет иметь вид

$$V = \frac{1}{N} = \frac{t - t_{\text{порог}}}{K} = \frac{t}{K} - \frac{t_{\text{порог}}}{K}$$

Так как K и $\frac{t_{\text{порог}}}{K}$ величины постоянные, то эта формула соответствует прямолинейной зависимости типа $y = ax + b$.

Таким образом, формула суммы эффективных температур применима только в зоне, близкой к точке перегиба восходящей части кривой зависимости скорости развития от температуры. При более низких и более высоких значениях температуры, где кривая уплощается, эта формула дает менее точные результаты.

Сравнивая тепловую постоянную с суммой эффективных температур за сезон, можно приближенно определить возможное количество поколений данного вида за это время. Здесь сумма эффективных температур за сезон (Σ) высчитывается почти по той же формуле, что и тепловая постоянная, но вместо срока развития N , здесь стоит число дней в сезоне (n), когда температура превышает пороговую:

$$\Theta = \sum_0^n (t - t_{\text{порог}})$$

Если, например, сумма эффективных температур в течение вегетационного сезона равна 3200°, а тепловая постоянная – 1000°, то это означает, что в данной местности за год могут развиваться три поколения данного вида.

Формула суммы эффективных температур довольно приближенно отражает реальную зависимость. Имеются и другие причины, затрудняющие использование этой формулы.

Во-первых, температура тех микроучастков, где находятся членистоногие, может отличаться от метеорологических измерений на 10 и более градусов (например, на поверхности растения).

Во-вторых, температура тела членистоногих может существенно отличаться от температуры воздуха из-за метаболического тепла и дополнительного нагрева тела в солнечных лучах.

В-третьих, есть основания предполагать, что средняя сумма эффективных температур различна для популяции при нарастании ее численности (начало вспышки массового размножения) и при спаде (кризис). В первом случае развитие идет быстрее и сумма эффективных температур может быть меньше.

В-четвертых, в природе температура все время меняется. Как показывают эксперименты, влияние таких переменных температур не сводится к простому суммированию, а представляет собой довольно сложное адаптационное явление.

Вопрос о влиянии температурных циклов на насекомых интересен не только с экологической точки зрения, он очень важен для практики массового разведения насекомых.

Согласно большинству публикаций, срок развития насекомых заметно укорачивается при переменной температуре по сравнению с соответствующей

средней постоянной температурой. Однако эффект явно зависит от вида насекомого. Если, например, у трихограммы при переменной температуре развитие заметно ускоряется, то у дрозофил, наоборот, происходит замедление развития. При переменной температуре имеет место не только ускорение развития, но может резко уменьшаться и смертность, особенно на стадии яйца. Развитие некоторых жужелиц, возможно только при переменной температуре. У ряда бабочек и жуков при переменной температуре заметно возрастает плодовитость.

Все эти эффекты зависят также и от параметров терморитма: от длины "температурного дня", от резкости изменений температуры, от уровней максимальной и минимальной температуры. По-видимому, желательно, чтобы изменения температуры были постепенными, при резких сменах температур может существенно снизиться жизнеспособность насекомых из-за температурного шока. Слишком высокий верхний уровень температуры может привести к гибели или стерильности насекомых. Нижний уровень температуры в цикле не столь ограничен и может быть выше или ниже порога развития.

Ускорение развития под влиянием переменной температуры, равно как и увеличение жизнеспособности, можно объяснить особенностями физиологической адаптации организма к изменениям температуры. Повышение температуры приводит к резкому "всплеску" метаболизма, который затем постепенно снижается до уровня, типичного для данной высокой температуры. С повышением температуры может уменьшаться число линек, и, соответственно, личиночных возрастов.

Понижение температуры, наоборот, приводит к временному резкому снижению обмена, которое, однако, меньше по амплитуде, чем всплеск, и не может его полностью компенсировать.

Вопрос о механизме влияния переменной температуры на насекомых не может считаться окончательно решенным.

Влияние температуры на морфологию и окраску

Часто отмечается, что повышение температуры приводит к уменьшению размеров имаго. Это явление может быть связано с отставанием накопления биомассы от метаморфоза. От температуры зависит также частота появления тех или иных форм одного и того же вида. Летом можно найти две формы клопов–водомерок: короткокрылые, которые не способны к миграциям, и активно мигрирующие длиннокрылые. Низкие температуры, при которых длительно сохраняются мелкие водоемы, способствуют появлению короткокрылых водомерок. Наоборот, в жару, когда эти временные водоемы один за другим пересыхают, почти все водомерки оказываются длиннокрылыми и свободно перелетают в поиске благоприятных биотопов.

Окраска многих насекомых в той или иной мере определяется температурой. Так, осы–бракониды *Bracon hebetor* Say. при низких температурах темные, почти черные, а при высоких – ярко желтого цвета. Внешне эти температурные формы настолько отличаются друг от друга, что вполне могут быть приняты за разные виды. Правда, между этими крайними формами часто встречаются и переходные, обладающие темными пятнами разных размеров.

Довольно распространены цветовые вариации, вызываемые температурой, у бабочек. Ряд интересных экспериментов с ними провел в швейцарский энтомолог М.Штандфусс (1911). С помощью нагрева или охлаждения он, разводя бабочек, пойманных в Швейцарии, смог получить практически все цветовые вариации, свойственные этому виду в пределах от Алжира или Палестины до полярных районов или высокогорий Альп.

Температурные вариации описаны не только у имагинальных стадий. Гусеницы старших возрастов капустной совки *Mamestra brassicae* L. становятся более темными при низкой температуре.

Термопреферендум

Для определения предпочитаемой насекомыми температуры предложено много различных приборов, суть конструкции которых сводится к одному: нагреванию одной части камеры и охлаждению другой –

противоположной, т.е. к созданию термоградиента. Каждый из них имеет свои недостатки. Тем не менее ряд данных по термопреферендуму хорошо соответствует экологии объектов. Так, живущие на снегу бескрылые комары *Chionea* предпочитают интервал температур от 0 до –60°C.

Термопреферендум почти не связан с ареалом вида. Насекомые как северного, так и южного происхождения могут предпочитать одну и ту же температуру. Это подтверждает закон выравнивания среды, согласно которому насекомые ищут в любой географической зоне микроучастки с наиболее подходящим для них микроклиматом.

Термопреферендум меняется, подобно фотопреферендуму, в течение суток. Как правило, насекомые, независимо от образа их жизни, днем предпочитают более высокую температуру, чем ночью. Такие изменения термопреферендума были отмечены у трихограммы, ряда жуков и некоторых других насекомых. Суточные изменения термопреферендума не обязательно связаны с суточными миграциями. Так, у водных личинок комаров *Culicidae*, круглосуточно находящихся в одной и той же части водоема у поверхности воды, предпочитаемая температура днем выше, чем ночью и утром. Интересно, что личинки *Chironomus* ночью поднимаются из холодного придонного ила в более теплые поверхностные слои воды. Поэтому ритм их термопреферендума обратен предыдущему и днем они предпочитают более низкие температуры, чем ночью.

4. ВЛАЖНОСТЬ

Общая характеристика фактора и его измерение

На практике обычно определяют не абсолютную влажность, т.е. количество водяного пара, содержащегося в 1 м³ воздуха, а относительную, представляющую собой соотношение реально имеющей место абсолютной влажности (*абс R*) и максимально возможной (*макс R*) при данной температуре:

$$R_{\text{отн}} = R_{\text{абс}}/R_{\text{макс}}*100\%.$$

Иногда используют как параметр влажности дефицит насыщения воздуха влагой, т.е. разность максимальной и абсолютной влажности:

$$d = R_{\text{макс}} - R_{\text{абс}}$$

Для приблизительной оценки влажности также используют кусочки фильтровальной бумаги, пропитанной растворами хлорида кобальта или тиоцианата кобальта. В сухом воздухе эта бумага синего цвета, а во влажном – красная. Влажность воздуха определяют по заранее составленной цветовой шкале.

Влияние влажности на жизнь насекомого часто не столь очевидно, как влияние температуры или света. Обычно для насекомого оказываются неблагоприятными как слишком низкая, так и слишком высокая влажность, причем эффект влажности определенным образом связан с температурой. Смертность при низкой влажности определяется высыханием, при высокой – прежде всего энтомопатогенными грибами

Насекомые приспособлены к сохранению влаги настолько хорошо, что практически не прослеживается ожидаемая обратная связь между размерами тела и потерями влаги. М.С.Гиляров (1949) различал три типа приспособлений насекомых к сохранению влаги: морфологические, физиологические и эколого-поведенческие.

В целом насекомые все же довольно чувствительны к уровню влажности воздуха. Отмечается четкая связь между уровнем подвижности многих насекомых и этим фактором. Активность и скорость передвижения максимальны при определенном для каждого вида уровне влажности, причем обычно более резко выражена отрицательная роль низкой влажности. Так, в средней полосе влажность воздуха при ее среднем уровне выше 50% практически не отражается на количестве насекомых, прилетающих на свет. В зоне же пустынь в летнее время ее средний уровень не превышает 20 – 30% и именно она является решающим фактором. Особенно чувствительны к низкой влажности жуки, несколько меньше – бабочки. Саранчовые же почти не реагируют на влажность воздуха.

5. ОСАДКИ

Дожди, особенно сильные, могут приводить к гибели некоторых членистоногих. Так, ливни смывают с растений значительную часть тлей. Кроме того, во время дождя и после него резко возрастает возможность прилипания к мокрой поверхности окружающих предметов.

Дождь относительно мало влияет на активность насекомых. Однако, может и непосредственно подавлять активность особенно мелких насекомых.

Количество осадков – важная характеристика климата местности, от которого зависит растительный покров, а следовательно, и формирование населения членистоногих. Приблизительную оценку пригодности климата той или иной местности для обитания насекомых можно получить с помощью так называемого, метода климограмм. При построении климограммы по оси ординат откладывают среднюю температуру за каждый месяц, а по оси абсцисс – количество осадков (слайд). Если последовательно соединить точки на графике, соответствующие каждому месяцу, то возникает фигура, характеризующая климат и его сезонность. Сравнивая климограммы районов, где данный вид может обитать, и тех, где он отсутствует, можно сделать вывод, какие климатические условия необходимы для вида.

Аналогичным образом, климограммы, составленные для одной и той же местности за разные годы, можно сравнить с динамикой численности насекомого. Более компактную, хотя и более поверхностную характеристику климата дает гидротермический коэффициент:

$$K = \frac{P}{\sum (t^{\circ} - t_{\text{порог}})}$$

где P – среднегодовое количество осадков, $(t^{\circ} - \text{порог } t)$ – сумма эффективных температур за год (даты с температурой ниже пороговой не учитываются, пороговая температура условно принимается за 6°C).

Этот коэффициент пригоден для сравнения климата местностей, лежащих на близких широтах. Однако гидротермический коэффициент может

оказаться одинаковым при сравнении климата тундры, где относительно мало осадков и низкие средние температуры, и климата влажных субтропиков, где оба этих показателя велики.

6. АТМОСФЕРНОЕ ДАВЛЕНИЕ

Атмосферное давление в его естественных пределах существенно не отражается на жизнеспособности насекомых, но может заметно влиять на их поведение. На необычно высокую активность насекомых перед ухудшением погоды, явно имеющую приспособительное значение, уже давно обратили внимание. Но вплоть до настоящего времени вопрос о влиянии атмосферного давления на членистоногих остается малоизученным. Большинство авторов сходятся на том, что пониженное давление стимулирует высокую активность лета, питания и спаривания насекомых. По-видимому, пониженное атмосферное давление стимулирует выход бабочек из куколок и вылет веснянок.

Неоднократно отмечалось, что при миграциях насекомые следуют за областями низкого атмосферного давления. Например, массовый лет лугового мотылька явно связан с понижением давления, возникающим при прохождении атмосферного фронта. Очень часто наблюдается концентрация мигрирующей саранчи в областях с низким давлением. Такие скопления, скорее всего, объясняются заносом насекомых ветром, который направлен в зону с низким давлением.

7. ВЕТЕР

Ветер играет особенно важную роль в миграциях членистоногих. Возникающие утром в ясную погоду восходящие токи воздуха подхватывают массу мелких членистоногих и поднимают их на высоту до километра и более. С горизонтальными токами воздуха перемещаются на значительные расстояния, а вечером вместе с нисходящими токами воздуха опять опускаются вниз.

Наблюдения за миграциями насекомых показывают, что, чем сильнее ветер, тем больше направление миграции совпадает с направлением ветра. Именно с ветрами связан занос насекомых на очень большие расстояния. Так, однажды на ледниках Шпицбергена было обнаружено значительное количество тлей и цветочных мух. Ближайшая точка, откуда могли прилететь эти насекомые, находится на расстоянии не менее 1300 км от Шпицбергена.

Скорость ветра зависит от рельефа местности и ее растительного покрова. Под пологом леса она может уменьшаться в 100 и более раз. Даже самые незначительные препятствия типа живых изгородей способствуют возникновению благоприятных зон с более спокойным воздухом. В таких зонах скапливается много мелких членистоногих.

Ветер может существенно влиять и на активность насекомых, особенно на их лет. Большинство насекомых не взлетают при скорости ветра выше определенного уровня. Например, скорость ветра более 3,2 м/с является пределом для полета равнокрылых стрекоз, взлет мелких цикадок невозможен при скорости ветра более 3 м/с, а злаковых мух – больше 1 м/с. На лет более крупных насекомых ветер оказывает меньшее влияние, однако он может существенно нарушать их ориентацию. Даже хорошо летающие крупные бражники перестают кормиться на цветах при ветре более 1,5 м/с.

Ветер заметно влияет на поведение кровососущих двукрылых. Он мешает выходу имаго из куколок, роению, а также нападению на человека. Пороговые скорости ветра, препятствующие нападению комаров, – 2 – 3,5 м/с, мошек и мокрецов – 1 – 2 м/с. При скорости ветра более 4,5 м/с комары вообще не способны к самостоятельному полету.

Распространение запаха, например полового феромона или пищевого субстрата, существенно зависит от ветра. В силу турбулентности токов воздуха насекомое, ищущее источник запаха, встречает не монотонный градиент концентрации, а чередование плотных струй запаха и чистого воздуха. Поэтому наиболее вероятно, что насекомое ориентируется не по

градиенту запаха, а просто летит против ветра, время от времени воспринимая запах, стимулирующий это движение.

Интересно резкое воздействие ветра на состав фауны островов и полуостровов, особенно мелких. Так, на полуострове Челекен на Каспийском море сильные ветры уносят в море практически всех летающих насекомых, включая даже синантропных мух. Из-за отсутствия опылителей дикая флора на этом полуострове представлена лишь несколькими видами растений.

8. СИЛА ТЯЖЕСТИ

Гравитационное поле Земли, резко влияющее на формообразование и физиологию крупных животных, не столь существенно отражается на жизни членистоногих. Падение с большой высоты обычно не приводит к гибели, так как поверхность тела настолько относительно велика, что сопротивление воздуха резко замедляет скорость падения.

Свободное перемещение членистоногих по вертикальной поверхности, поверхности с отрицательным углом и по потолку также связано с их малыми размерами. Сцепления коготков с шероховатостью субстрата, прикрепления с помощью небольших присосок или поверхностного натяжения секрета, выделяемого на конце лапки, оказывается вполне достаточным, чтобы удержать членистоногих от падения.

Нередко напивавшиеся или готовые к откладке яиц насекомые увеличивают массу вдвое и даже более. Брюшко у них провисает, поэтому такие насекомые предпочитают садиться на вертикальные поверхности вверх головой. Крупные стрекозы успешно пользуются своим весом, вылезая при линьке из шкурки.

Сила тяжести может не только непосредственно воздействовать на насекомое, но служит и сигнальным фактором. Направление против силы тяжести — это направление к выходу в открытое пространство с меньшей влажностью, большей освещенностью и обычно с более высокой температурой. Кроме того, насекомое, упавшее по каким-либо причинам с

растения, возвращается к месту своего обитания по стеблю, используя силу тяжести как ориентир направления.

Такой отрицательный геотропизм у некоторых насекомых может быть очень резко выражен. Положительный геотропизм используют обитатели почвы. В опытах М.С.Гилярова почвенных насекомых помещали на двухслойные образцы почвы. Если сверху был влажный слой, а внизу совершенно сухой, то более четверти всех насекомых все же спускались в нижний слой и там погибали. В противоположном случае, когда влажным был нижний слой, что обычно и бывает в природе, в нем оказалось 100% выпущенных насекомых.

Геотропизм зависит также от возраста имаго. Например, только что выведшиеся дрозophilы сначала обладают резко выраженным отрицательным геотропизмом, потом он ослабевает, а позже опять усиливается.

Геотропизм меняется и с сезоном. Так, подкоровые клопы *Aradidae* весной после зимовки стремятся подняться вверх по стволам деревьев, а осенью, наоборот, спускаются вниз. Зимой они проводят у оснований стволов деревьев в местах, хорошо защищенных от холода снегом. Сигналом, приводящим к изменению геотропизма, является устойчивое снижение температуры.

Сила тяжести непосредственно определяет направление движения в «танцах» пчел, которыми они мобилизуют семью на поиски корма в определенном направлении.

9. ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Электрические факторы атмосферы связаны друг с другом и составляют сложный комплекс. Основные из них – градиент электрического потенциала атмосферы и насыщение воздуха различными ионами.

Градиент потенциала возникает в результате разности потенциалов между поверхностью Земли и слоями атмосферы. Этот потенциал довольно высок и зависит от погоды. Большие колебания градиента потенциала связаны

прежде всего с прохождением атмосферных фронтов, особенно холодных, с большой турбулентностью воздушных масс. Такой фронт вызывает частые изменения значения и даже знака потенциала с периодом 1–5 мин. Изменения поведения насекомых при приближении грозы многократно были описаны в литературе. В частности, перед грозой резко возрастает интенсивность лета на свет. Однако этот очевидный эффект можно приписать не только изменениям градиента потенциала или ионизации воздуха, но также снижению атмосферного давления, изменениям освещенности или влажности, а также далеко распространяющимся инфразвукам, сопутствующим молнии.

Предполагается, что пчелы могут использовать статическое электричество как средство связи внутри улья. Они обнаруживают пчелу–разведчицу, отличающуюся после полета более высоким зарядом тела, и следуют за ней в "танце" (Е.К.Еськов, В.Б.Сапожников, 1976).

В природе под линиями ЛЭП не наблюдается сколько-нибудь серьезных изменений поведения насекомых. Правда, пчелиные семьи, обитающие в ульях, расположенных под ЛЭП, слабеют и отличаются малой продуктивностью. Поэтому рекомендуется ульи, расставленные под ЛЭП, накрывать металлическими заземленными крышками, что снимает отрицательное воздействие ЛЭП. Если же пчелиный улей или осиное гнездо поместить в конденсатор, создающий больший градиент потенциала, чем ЛЭП, наблюдается резкое возбуждение насекомых, повышение температуры внутри гнезда, а часто и вылет всей семьи. Осы нередко при этом сцепляются в клубок.

Итак, электрическое поле – существенный экологический фактор, влияющий на поведение насекомых, препятствуя их движению и нарушая их комфорт. Реакции насекомых на поле объясняются прежде всего механическими взаимодействиями зарядов. Однако определенную роль здесь могут играть и токи, текущие сквозь тело насекомого.

Ионизация воздуха, влияя на его электропроводность, может существенно отражаться на уровне поверхностных зарядов. Кроме того,

возможно непосредственное воздействие ионов вдыхаемого воздуха на физиологические процессы. В воздухе присутствуют ионы двух типов: легкие и тяжелые. Легкие ионы обладают положительным или отрицательным зарядом. В природе уровень ионизации зависит от радиационного фона, растительного покрова, загрязненности воздуха, от сезона и погоды. Как правило, количество ионов в воздухе невелико, причем чаще всего число отрицательных ионов несколько превышает число положительных. Соответственно, изменения электропроводности воздуха также очень незначительны. Легкие ионы оседают на взвешенных в воздухе твердых частицах и капельках жидкости, образуя электрически малоактивные тяжелые ионы.

Неоднократно предполагалось, что уровень ионизации воздуха влияет на процессы жизнедеятельности. Считается, что это влияние определяется концентрациями положительных и отрицательных ионов, а также соотношением между ними. Влияние ионов на насекомых относительно мало изучено. Отмечалось возбуждающее действие отрицательных ионов на пчел, а положительных ионов на мух, а также влияние соотношения их концентраций на бабочек. Повышение концентрации положительных ионов в эксперименте явно стимулировало тлей к линьке. Однако поведение дрозофил совершенно не зависело от ионизации воздуха как при колебаниях ионизации в естественном диапазоне, так и при искусственном повышении уровня ионизации на несколько порядков. Аналогичным образом не выявилось ни положительной, ни отрицательной корреляции поведения дрозофил с естественными колебаниями электропроводности воздуха.

10. ГЕОМАГНИТНОЕ ПОЛЕ

Геомагнитное поле отличается очень низкой напряженностью по сравнению с магнитными полями, обычно применяемыми в технике. Его вариации невелики. Очевидно, что если насекомое как-то воспринимает геомагнитное поле, оно прежде всего может использовать его в своей пространственной ориентации. Еще со времен Фабра энтомологи, наблюдая

иногда удивительно точную ориентацию насекомых в пространстве, предположили, что они пользуются магнитным компасом. Однако ни одна попытка изменить курс движения насекомого искусственным магнитным полем не была успешной.

Широко известны работы, согласно которым насекомые (мухи, жуки, прямокрылые, термиты), останавливаясь, располагают ось своего тела преимущественно параллельно или перпендикулярно силовым линиям геомагнитного поля. Еще ранее сообщалось, что царицы термитов ориентируют ось своего тела по линии север-юг. Ориентация тела параллельно или перпендикулярно силовым линиям подтверждалась как визуальными наблюдениями. Однако в дальнейшем выяснилось, что в результате измерений при таких наблюдениях имеет место своеобразная психологическая ошибка. Наблюдатель непроизвольно смещает величины измеряемых углов к основным осям координат, вследствие чего и формируется ложная крестообразная картина предпочитаемых направлений (В.Б.Чернышев, 1970).

По ряду причин некоторое сомнение вызывает интерпретация наблюдений, показывающих скопление насекомых у полюсов искусственного магнита. В одном из таких случаев удалось убедительно доказать, что скопление у полюсов магнита возникло из-за большего нагрева последнего при освещении лампой, по сравнению с окружающими поверхностями.

Но для некоторых явлений магнитная ориентация остается единственно допустимым объяснением. Например, жужелицы при пересечении неблагоприятных для них участков явно предпочитают определенные направления, связанные с положением Солнца, которые закономерно изменяются соответственно движению Солнца по небосводу. Однако изменения курса наблюдаются не только в дневное, но и в ночное время, когда ориентация по Солнцу невозможна. Более того, подобные же суточные изменения ориентации сохраняются в закрытом помещении при диффузном освещении сверху и в пещере. Скорее всего, эти явления можно объяснить

постоянно меняющейся ориентацией по магнитному полю Земли (H.G.Mletzko, I.Mlletzko, 1974).

Не исключено, что с помощью геомагнитного поля, не имея каких-либо видимых ориентиров, находят точное направление в лабиринте выдрессированные соответствующим образом общественные осы. Возможно, по этой же причине сохраняют направление подземного хода термиты после предварительной зрительной ориентации по наземному ориентиру.

Итак, в обычных условиях насекомые используют зрительные, химические и другие ориентиры, но не магнитное поле. Магнитную же ориентацию удастся наблюдать только в специально созданных однородных условиях. Правда, в некоторых случаях магнитное поле может несколько искажать ориентацию по отношению к другим факторам. Так, в ряде работ показано воздействие магнитного поля на ориентацию насекомых по отношению к силе тяжести. Как известно, пчела-разведчица, танцующая на вертикальной поверхности сот, ориентирует фигуру своего танца по отношению к силе тяжести. Направление этой фигуры вверх сообщает о необходимости полета пчел за взятком в сторону Солнца, вниз – в противоположную сторону, танец под углом к силе тяжести интерпретируется пчелами-фуражирами как курс под этим углом по отношению к направлению от Солнца. Танец пчелы – разведчицы не всегда точен, причем точность этого танца минимальна в том случае, если танцующие пчелы пересекают силовые линии магнитного поля. Значение этой ошибки закономерно меняется на протяжении суток, причем, если пчелы танцуют на двух сторонах вертикальной площадки, суточные кривые этих ошибок зеркальны по отношению друг к другу. Напомним, что направленность силовых линии геомагнитного поля закономерно меняется в течение суток.

Компенсация геомагнитного поля кольцами Гельмгольца значительно снижает ошибку ориентации пчел по отношению к силе тяжести. Если же производить регулярную подстройку колец к изменяющемуся направлению силовых линий геомагнитного поля, то ориентация пчел становится

практически безошибочной. Наоборот, при создании искусственного магнитного поля ошибки пчел существенно увеличиваются (M.Lindauer, H.Martin, 1968). На горизонтальной поверхности, где невозможно использовать силу тяжести в качестве ориентира, пчелы сначала отказываются танцевать, но через некоторое время танцы возобновляются, причем они ориентированы определенным образом по отношению к магнитному полю Земли. Компенсация геомагнитного поля кольцами Гельмгольца приводит в этом случае к полной потере ориентации.

В цилиндрических ульях пчелиные соты оказываются ориентированы определенным образом по отношению к геомагнитному полю. Эта ориентация становится более отчетливой при искусственном усилении поля и исчезает при его компенсации.

Направленное восприятие геомагнитного поля, по-видимому, связано с тем, что в тканях тела ряда насекомых содержатся микрокристаллы магнетита. Эти кристаллы ориентированы в теле, и они сохраняют остаточный магнетизм, который, в принципе, позволяет воспринять напряженность и направленность геомагнитного поля (J.L.Gould, 1978).

Восприятие магнитного поля может наблюдаться не только в связи с ориентацией. Так, было показано, что пчелы после дрессировки способны находить чашечку с сиропом, если под ней расположен слабый источник магнитного поля.

11. ЭЛЕКТРОМАГНИТНЫЕ КОЛЕБАНИЯ

Частотный спектр электромагнитных колебаний, возникающих по разным причинам в атмосфере, очень широк и колеблется от 0,01 Гц (и ниже) до десятков мегагерц. В быту хорошо известны электромагнитные колебания радиочастотного диапазона, создающие радиопомехи. Их уровень меняется в зависимости от близости атмосферного фронта, отражательной способности ионосферы, а также от состояния геомагнитного поля, например от геомагнитных бурь. Широко известно, что поведение насекомых зависит от погоды, даже если исследование проводится в лаборатории. Именно такая

корреляция наблюдалась при изучении поведения пчел, а также регулярных определениях интенсивности дыхания термитов. Однако в этих случаях вопрос о влиянии самих электромагнитных колебаний, а не других факторов, связанных с погодой, является сомнительным.

Электромагнитные поля, возникающие при искрении контактов, совершенно не влияли на поведение дрозофил. Однако электромагнитные поля инфразвуковых и звуковых частот, создаваемые с помощью электромагнитов, оказывали несколько возбуждающее действие на некоторых жуков-листоедов. Такое же действие было отмечено и на малых мучных хрущаках *Tribolium confusum* Dim, но оно проявлялось только на фоне резко пониженного атмосферного давления, а также в дни геомагнитных бурь. Эти поля могут воздействовать также на плодовитость насекомых, что было показано на примере акациевой тли *Acythosiphon caraganae* Cholodk. Влияние электромагнитного поля на тлей может быть различным в зависимости от сезона. В начале лета, когда происходил рост популяции, постоянное воздействие полем приводило к повышению плодовитости примерно на 30%. Осенью же во время естественного спада численности тлей то же самое поле снижало плодовитость на 25%. Между этими периодами воздействие поля менее определено (В.Б.Чернышев, В.М.Афониная, 1971).

Экранирование от окружающих электромагнитных полей приводило к замедлению развития дрозофил, снижению их жизнеспособности и повышению смертности. Эти факты могут оказаться важными для практики культивирования насекомых, так как обычно используемые металлические камеры и термостаты всегда обладают заметным экранирующим действием.

12. ГЕОМАГНИТНЫЕ БУРИ

Мощные токи, возникающие в ионосфере как результат солнечной активности, вызывают аperiодические колебания геомагнитного поля. При этом образуются дополнительные поля напряженностью до 0,01 Э (напряженность геомагнитного поля немного менее 1 Э), хаотически меняющиеся по направлению и напряженности. Если амплитуда этих

возмущений геомагнитного поля достаточно велика, говорят о геомагнитной буре. Параллельно с изменениями геомагнитного поля возникает сложный комплекс других явлений: изменяется состояние ионосферы и, следовательно, распространение электромагнитных колебаний, в земной коре возникают мощные поверхностные токи, усиливаются резонансные электромагнитные колебания, в частности, в диапазоне 1–10 Гц, возникают полярные сияния, генерирующие распространяющиеся по всей планете инфразвуки, расширяется диапазон проходящего сквозь атмосферу ультрафиолетового излучения в сторону более коротковолновой части спектра.

Первое сообщение о связи между состоянием геомагнитного поля и летом насекомых на свет опубликовано в 1966 году (В.Б.Чернышев). Было обнаружено, что во время геомагнитной бури прилет многих насекомых увеличивается во много раз, причем корреляция величины сбора с геомагнитными индексами иногда оказывается выше, чем с температурой. Насекомые по-разному реагируют на геомагнитные бури. Так, в эти дни заметно увеличивается прилет на свет многих жуков: чернотелок, жужелиц, пластинчатоусых, стафилинид и представителей ряда других семейств. Однако некоторые, в том числе и массовые виды насекомых, не реагировали на магнитные бури.

Бабочки тоже по-разному реагируют на эти геофизические события. Лет на свет сибирского шелкопряда, американской белой бабочки усиливается, в то время как лет бабочки–медведицы *Spilarctia lutea* Hufn. и огневки *Syllepta ruralis* Sc. ослабляется. Есть наблюдения, что в дни геомагнитных бурь увеличивается прилет на свет перепончатокрылых.

Геомагнитные бури отражаются и на поведении насекомых, находящихся в лаборатории. Так, активность питания термитов при постоянной температуре коррелирует с геомагнитными характеристиками.

Геомагнитная буря – сложный комплекс факторов. Какие из них отражаются на поведении членистоногих пока остается неясным. Наиболее

вероятно, что на насекомых воздействуют электромагнитные колебания, генерирующиеся во время геомагнитной бури.

Тема ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ДИНАМИКЕ ПОПУЛЯЦИЙ НАСЕКОМЫХ: ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ КАК ЭЛЕМЕНТАРНЫЙ ФАКТОР МИКРОЭВОЛЮЦИИ

Исторические сведения о закономерностях динамики численности членистоногих немногочисленны и фрагментарны. Самые ранние исследования экологии насекомых выполнены французским натуралистом Р. Реомюром. В работе, изданной в 1735 г., приведены оригинальные наблюдения о влиянии некоторых факторов среды на развитие насекомых. В том же году Реомюр впервые описал массовое появление совки-гаммы во Франции, а в последующие несколько лет выполнил целый ряд наблюдений за развитием насекомых при разных режимах температуры. Реомюру принадлежат классические исследования паразитизма у насекомых, его по праву считают основоположником паразитарной и метеорологической концепций динамики популяций насекомых.

С изобретением термометра температура явилась наиболее очевидным фактором внешней среды, поэтому, естественно, первые исследования в области экологии насекомых прежде всего касались этого фактора (Reaumur, 1735).

Наиболее ранние наблюдения влияния верхних температурных пределов на онтогенез и выживаемость насекомых были выполнены Николе в 1841 г., Бютчли в 1874 и Грабером в 1887 г.

Выявление реакции насекомых на различные изменения температуры, осадков, относительной влажности воздуха и различных сочетаний последних послужило основой для формирования в начале девятнадцатого века климатической концепции регуляций численности насекомых.

В середине девятнадцатого столетия одновременно были сформулированы две теоретических концепции динамики численности популяций: «подвижного равновесия» (*Spenser, 1852*) и трофоклиматическая (*Рулье, 1852*). Их сущность и концептуальные основы изложены в обзорной

работе И.Я. Полякова (1968), показавшего в историческом аспекте становление основных теоретических представлений о динамике популяций.

Подлинно научной явилась теория эволюции Чарльза Дарвина (1859). В свете представлений *Ч. Дарвина, численность животных и растительных организмов колеблется в естественных условиях более или менее регулярно, в зависимости от средовых и популяционных изменений, а в основе этих колебаний — саморегуляция популяций*, как и любых биологических систем. Несмотря на то, что Дарвин разделял взгляды Мальтуса по вопросу о колебаниях численности популяций, он подчеркнул закономерный характер этого процесса и заложил основы для развития современной популяционной экологии в целом. «Эта теория, позднее модифицированная и истолкованная на основе положений генетики, служит сейчас тем стержнем, вокруг которого строится вся современная биология» (Майр, 1981. С. 12).

Основные положения дарвиновской теории эволюции, прежде всего динамики популяций, явились мощным стимулом дальнейших исследований популяционной экологии, разработки и совершенствования теоретических представлений о динамике численности животных. Проблема динамики популяций быстро выдвинулась на одно из ведущих мест в экологических исследованиях.

В конце тридцатых - начале сороковых годов текущего столетия отечественными и зарубежными учеными одновременно были сформулированы факториальные теории динамики популяций: паразитарная, биоценотическая и климатическая, детальные обзоры которых приведены в *работах Г.Ф. Гаузе (1935), С.П. Иванова, М.М. Левитта, Е.М. Емчук (1938), Г.А. Викторова (1967), Андреварты и Берча (Andrewartha, Birch, 1954), Милна (Milne, 1957), И.Я. Полякова (1968), П.М. Рафеса (1980). В.И. Бенкевича (1984), А.А. Максимова (1984), А. Берримана (1990).*

Характерной особенностью этих теоретических представлений была негласная попытка полностью объяснить причины колебаний численности каких-либо организмов их реакцией на те или иные абиотические факторы.

Подобного рода подход в экологии А.М. Гиляров (1981) квалифицировал как «аутэкологический редукционизм». Последний, как указывает автор, был прогрессивной методологией и господствовал в экологии примерно до шестидесятых годов.

В начале и середине пятидесятых годов И.Я. Поляков (1950) на примере мышевидных грызунов сформулировал *теоретическую концепцию изменения жизненности популяций в процессе градаций их численности*. Сущность ее заключается в том, что *жизненность популяции в данный период (ее структура, физиологическое состояние отдельных возрастных групп, темпы развития, интенсивность размножения, выживаемость, устойчивость к различным неблагоприятным факторам) определяется теми условиями, в которых развивались в прошлом те возрастные группы, из которых она состоит*. Автор этой концепции считает, что популяции различаются не только по возрастному составу, соотношению полов, размерам тела, но и по характеру реакций на одни и те же факторы среды. Эта изменчивость формируется под непосредственным влиянием условий питания и климатических факторов, в которых проходят отдельные этапы онтогенеза особи или соответствующих возрастных фракций популяций. Он считает, что фитофаги относятся к таким группам животных, для которых решающее значение в динамике популяций имеют физические факторы и кормовые ресурсы среды. Под влиянием этих факторов формируются морфофизиологические свойства популяций, их реакции на энергетические ресурсы и климатические факторы, характер внутривидовых и межвидовых отношений и значение последних для тенденций изменения численности. Основное и принципиально новое положение синтетической теории И.Я. Полякова состоит в том, что она позволяет заблаговременно судить о динамике численности и о вероятных факторах, способных на нее воздействовать, по состоянию кормовой базы, физической среды и морфофизиологическим свойствам популяций. Это делает ее приемлемой для решения задач прогноза численности вредителей (Поляков, 1976).

В последние годы 20-го столетия среди отечественных и зарубежных экологов были популярны теоретические концепции, названные Г.А. Викторовым (1973) стохастизмом и регуляционизмом, а современный этап исследований популяционной динамики поиском механизмов регуляции численности.

Сторонники первого направления (Thompson, 1956; Bodenheimer, 1958; Andrewartha, Birch, 1954; Milne, 1984 и др.) считают воздействия факторов внешней среды на популяции случайными. Комбинации различных факторов определяют изменения численности насекомых (подъемы и спады), причем благоприятное сочетание условий, определяющих подъемы численности, наблюдается в природе гораздо реже, чем неблагоприятное.

Представители второго направления рассматривают колебания численности как регулируемый процесс. Они считают, что случайные изменения ее, вызванные прямым или косвенным воздействием абиотических (главным образом физических) факторов, компенсируются деятельностью регуляторных механизмов, которые управляются изменениями плотности популяций по принципу отрицательной обратной связи. По мнению сторонников регуляционизма, в этой роли могут выступать биотические факторы среды, реагирующие на изменения численности других организмов (Howard, Ficke, 1911; Varley, 1953; Lack, 1956; Winne-Edwards, 1965; Klomp, 1964; Уатт, 1971; Дажо, 1975; Ю. Одум, 1986; Уильямсон, 1975; Варли, Градуэлл, Хассел, 1978; Риклефс, 1979; Пианка, 1981).

Согласно представлениям большинства современных экологов, изменение численности насекомых рассматривается как взаимодействие различных механизмов. Г.А. Викторов (1967) подразделил их на модифицирующие и регулирующие. К модифицирующим он отнес климатические и другие географические факторы среды, к регуливающим - естественных врагов (паразиты, хищники, возбудители болезней), внутривидовые отношения (конкуренция), а также трофические факторы (количество, качество и доступность пищи).

Более двух десятилетий тому назад на примере лесных насекомых сформулирована трофическая теория динамики популяций (Руднев, 1962; Тарануха, 1952; Schwenke, 1960; Гримальский, 1971 и др.). Основоположник этой теории Д.Ф. Руднев считает главным фактором динамики численности стволовых и хвоегрызущих насекомых количество и качество пищи. Погода и другие экологические факторы, по мнению этого автора, оказывают опосредованное влияние на численность популяций через состояние кормовых растений, «...они могут лишь ускорить или замедлить темпы роста численности, основное направление которого определяется физиологическим состоянием самих растений» (Руднев, 1962. С. 325).

Среди экологов это направление развивали И.Д. Шапиро и его школа (Шапиро, 1976; Шапиро, Вилкова, 1981; Вилкова и др., 1969). Они еще в 60-х годах прошлого столетия сделали всестороннее теоретическое и экспериментальное обоснование, что новая стратегия защиты растений должна базироваться на широком применении в современных системах защиты растений устойчивых к вредителям сортов.

В конце шестидесятых, начале семидесятых годов прошлого столетия П.М. Рафес предложил биогеоценотическую теорию динамики популяции лесных насекомых. Ее концептуальная основа — зависимость формирования и величины, а также изменений популяции от биогеоценоза как надсистемы, взаимозависимости предыдущего (растения) и последующего (фитофага) звеньев в цепях питания. Согласно этой теории, популяция в совокупности с регулирующими ее численность факторами представляет собой не самостоятельную систему, а отдельный элемент в биогеоценозе. При этом состояние популяции и изменения, которые она претерпевает, определяются потоком вещества, проходящим через нее по цепям питания и осуществляющим круговорот вещества в данном биогеоценозе (Рафес, 1980). П.М. Рафес на примере непарного шелкопряда сделал вывод о том, что массовые размножения каких-либо растительноядных насекомых — это признак того, что скорость поступления его пищевого ресурса возросла,

поскольку улучшилось качество корма и увеличилась (например, благодаря погоде) возможность его потребления. Следовательно, считает автор, круговорот вещества и поток энергии в биогеоценозе детерминирует продуктивность (величину) каждой популяции, а тем самым и соотношение численности партнеров по трофическим связям.

Оценивая в целом биогеоценотическую теорию П.М. Рафеса как попытку системного подхода к анализу динамики популяций, следует признать, что она являлась одним из вариантов трофической теории.

Из теоретического обзора вытекает ряд выводов:

1. Появление паразитарной, климатической, трофической и других теорий явилось закономерным этапом экологических исследований, они соответственно отражали методологию того или иного периода развития биологии.

2. Существование теорий, объясняющих динамику популяций на основе их взаимодействия с одним-двумя факторами среды, может быть лишь временным, ибо непрерывно накапливаются факты, которые не укладываются в рамки этих теорий.

3. В экологии насекомых назрела необходимость теоретического синтеза, предполагающего появление новой теории, в которой диалектически сняты ограниченности прежних.

4. Любая подлинно научная теория должна выполнять описательную, объяснительную, синтезирующую и, самое главное, прогностическую функции (Ярская, 1972; Лейзер, 1988).

Последнему требованию не отвечает синтетическая теория динамики популяций, предложенная Г.А. Викторовым (1967). Она (теория) отводит главную роль в регулировании численности насекомых энтомофагам.

За односторонний подход теория Г.А. Викторова неоднократно подвергалась острой критике И.Я. Поляковым (1976) и И.Д. Шапиро, Н.А. Вилковой (1976). Квалифицировав эту теорию как «полусинтетическую» и «кибернетическую», И.Я. Поляков (1976) указал, что, наряду с обоснованием

саморегуляции в биогеоценозах и биосфере, она (теория) не уделила должного внимания состоянию энергетических ресурсов, отнеся их к категории модифицирующих факторов, и их влиянию на межвидовые и внутривидовые отношения. На практике это способствовало пропаганде биологического и химического методов защиты растений и недооценке селекционно-генетического, организационно-хозяйственного и агротехнического методов. «Однако слабости кибернетической теории вскрывались и становились очевидными именно в связи с ее непригодностью для разработки методов прогноза динамики популяций» (Поляков, 1976. С. 10).

Однако «...Синтетическая теория в варианте И.Я. Полякова при всех ее положительных сторонах не решает проблему многолетних флуктуаций численности животных. Характерно, что она используется в практике защиты растений лишь для краткосрочных биологических прогнозов» (А. Максимов, 1984. С. 48).

Поэтому для создания теории, объясняющей повторяемость, цикличность массового размножения насекомых, нужен новый теоретический синтез с учетом всеобщих (системных) закономерностей развития и взаимодействия популяций с системами более высокого уровня организации.

Проблема массовых размножений насекомых в течение многих десятилетий занимает одно из центральных мест в экологических исследованиях во всем мире. Однако до настоящего времени повторяемость вспышек массовых размножений некоторых видов насекомых еще остается предметом размышлений, а закономерности их почти не изучены (Дж. Варли и др.; 1978; Берриман, 1990).

Давно замечена многолетняя повторяемость массовых размножений насекомых и других животных, которые, как известно, интересовали Реомюра, Дарвина и Уоллеса, но закономерный характер этого явления впервые показал

Ф.П. Кеппен (1870) на примере массовых появлений и миграций вредных саранчовых в России и странах Европы за период с 592 по 1866 гг.

В 1882 г. А.Ф. Брандт опубликовал статью «О чрезмерном размножении насекомых с точки зрения нарушения равновесия в природе». По мнению автора, массовые размножения насекомых возникают вследствие нерационального возделывания человеком сельскохозяйственных культур, однако для обоснования этого вывода А.Ф. Брандт не привел никаких доказательств.

В начале прошлого столетия С.С. Четвериков (1905) в небольшой статье «Волны жизни» впервые высказал мысль о всеобщем распространении этого явления в мире растений и животных и указал на возможное эволюционное значение популяционных волн.

В 1908 г. Зимрот (Simroth, 1908), ссылаясь на Северина (1908), указал на 12-13-летнюю цикличность появления вязового короода. По Цедербауеру (Zederbauer, 1911), массовые размножения шелкопряда-монашенки, согласно наблюдениям за три столетия, происходит главным образом в сухие и теплые годы, которые во многих случаях совпадают с климатическими периодами Брикнера.

На основе анализа исторических данных, в середине двадцатых - начале тридцатых годов прошлого столетия экологами были выдвинуты теоретические представления о периодичности массовых размножений (грызунов и насекомых), их связи и взаимодействии с циклами солнечной активности, климата и естественных врагов (зоофагов и энтомофагов). Для объяснения причин циклических колебаний численности было предложено несколько различных теорий: метеорологическая, случайных колебаний, теория взаимодействия популяций (хищник — жертва паразит — хозяин) и теория трофических уровней (Ю. Одум, 1986; Э. Пианка, 1981; А. Гиляров, 1990).

Однако все попытки связать циклические колебания численности с климатическими факторами пока остаются безуспешными (Ю. Одум, 1986).

Некоторые зарубежные экологи, например Палмгрен (Palmgren, 1949) и Коул (Cole, 1954), склонны считать, что популяционные циклы являются следствием взаимодействия стохастических (случайных) изменений и абиотических, и биотических факторов. «Если эта теория верна, то ни один из факторов нельзя считать важнее остальных» (Ю. Одум, 1986. С. 49).

Теория взаимодействия популяций казалось бы наиболее близка к истине, имеет древнюю историю, однако в литературе имеется целый ряд сведений, которые ее опровергают. Например, в отдельных регионах имеют место многолетние циклические изменения численности мелких грызунов там, где отсутствуют их хищники (Уатт, 1971; Рикфлекс, 1979; Пианка, 1981; А. Максимов, 1984 и др.).

Теория трофических уровней (Pitelka, 1973) объясняет закономерности циклических колебаний численности животных, в том числе насекомых, круговоротом биогенных элементов (в частности фосфора), изменяющих пищевую ценность растительности. Она созвучна трофической теории динамики популяций, имеющей немало сторонников среди экологов.

В отечественной и зарубежной экологической литературе давно дискутируется вопрос о связи популяционных циклов насекомых и других животных с многолетней динамикой солнечной активности.

Этот вопрос, выросший в теоретическую проблему о возможности использования показателей солнечной активности в качестве критерия для прогнозирования появления вредителей сельскохозяйственных культур, всегда затрагивал основы теории динамики популяций.

Первая попытка установления связи массовых размножений насекомых с динамикой солнечной активности принадлежит известному русскому экологу Ф.П. Кеппену (1870). Проанализировав массовые размножения и миграции вредных саранчовых в России и странах Европы почти за 1300-летний исторический период, он сопоставил их с многолетней изменчивостью солнечных пятен. В монографии *Ф.П. Кеппена «О саранче и других вредных прямокрылых» (1870)* имеется сводная таблица истории массовых

размножений саранчовых по фазам солнечных циклов за указанный период. Из анализа этой таблицы он сделал вывод о том, что периоды с особенно сильными размножениями и дальними миграциями азиатской саранчи в подавляющем большинстве случаев начинались в эпохи минимумов солнечной активности, через год после минимума или же за год до него. Грандиозные вспышки численности саранчовых имели место в 1333-1339, 1689-1693, 1800-1806, 1822-1829, 1855-1862 гг. Эти периоды, продолжавшиеся несколько лет, заканчивались на шестой, седьмой год после минимума солнечных пятен.

Спустя полвека к этой проблеме вновь *обратился Н.М. Кулагин (1921)*. Систематизировав исторические материалы массовых размножений саранчовых в России и некоторых странах Европы в XVIII и XIX столетиях и сопоставив их с динамикой солнечных пятен, он пришел к выводу, что периодичность в динамике численности саранчовых отсутствует. Это объясняется сложностью тех факторов, которые обуславливают динамику их популяций. Массовые размножения саранчовых чаще наблюдаются в теплые годы, чем в холодные, хотя бывают и исключения.

В 1929 г. Б.П. Уваров обратил внимание на одновременность вспышек численности пустынной саранчи в государствах пустынно-степной зоны Африки и Западной Азии, а также отметил совпадение их с циклической изменчивостью солнечных пятен.

Обобщив в 1930 г. хроники массовых размножений лугового мотылька в ЦЧО за 1854-1929 гг., Н.Н. Конаков констатировал их совпадения с динамикой солнечной активности. В течение 61 года, с 1854 по 1915 гг., вспышки численности этого вредителя имели место пять раз (1855, 1867, 1889, 1901 и 1912 гг.) со строгой приуроченностью к минимуму солнечных пятен или в год, предшествующий ему. Только в 1878 г. (год минимума) лугового мотылька не было, но зато в массе появились саранчовые, хлебные жуки, совка-гамма, непарный и сосновый шелкопряды. Начиная же с 1916 по 1922 гг. вспышки численности лугового мотылька и азиатской саранчи

наблюдались ежегодно, а в 1922 г. отмечено массовое размножение совки гаммы и яблонной моли.

Со середины 50-х годов проблема солнечно обусловленных вспышек численности насекомых особенно интенсивно разрабатывалась Н.С. Щербиновским, сначала для пустынной саранчи шистоцерки (1952), а затем и для других массовых вредителей. Цикличность, как указывает Н.С. Щербиновский, одна из характерных сторон в жизни и размножении пустынной саранчи. По его данным, вспышки размножения этого вида за истекшие 150 лет имели место 13 раз со средними промежутками между максимумами вспышек в 11,5 года. Кроме того, наблюдалась строгая синхронность в началах, течении и затухании вспышек численности саранчи на громаднейшей территории двух материков, от Индии до Марокко. Эти факты указывают, что размножение шистоцерки зависит не только от экологических условий мест ее обитания, но и каких-то процессов, охватывающих целые континенты и обуславливающих более или менее аналогичные изменения экологической среды в постоянных резервациях саранчи, удаленных друг от друга на десятки тысяч километров. Основная причина цикличности массовых размножений пустынной саранчи по Н.С. Щербиновскому (1952) - изменение солнечной активности, оказывающей влияние на динамику и циркуляционный режим атмосферы и, соответственно, погоду в зоне первичных очагов размножения. Именно на эти изменения шистоцерка реагирует цикличностью размножения и миграциями стай, улетающих на тысячи километров от своих первичных очагов. Автор считает, что в условиях саванн, пустынь и полупустынь эволюционно изменялась форма существования шистоцерки и миграции ее стай как в течение каждого года, так и во время циклов массовых ее размножений, которые могут быть оценены как реакция вида на геологический ход ритмов погодных условий в пустынных зонах основного ее обитания.

В период муссонов,— пишет Н.С. Щербиновский (1952),— в засушливых районах тропической зоны начинается бурный рост

растительности, а это в свою очередь приводит к резкому увеличению численности саранчи, образованию последней стадной формы, которая совершает далекие миграции. Автор показал, что миграциям присущи те же циклы, что и солнечной активности. Он «её решительным образом отметал все антинаучные объяснения причин временных массовых размножений и вымираний насекомых, как саморегулирование видовой жизни организмов или «подвижное равновесие» между «хозяевами» и их паразитами и стремился диалектическими методами вскрыть существующие в природе материальные причины наблюдаемых явлений, поднимая глаза от земной поверхности в воздушную среду, в которой трансформируется энергия, идущая к нам от единственного источника энергии нашей планетной системы — Солнца» (Щербиновский, 1952. С. 29-30).

Позднее Н.С. Щербиновский (1960, 1964) развил представление о солнечно обусловленных вспышках численности всех вредных насекомых, а для улучшения методов долгосрочного прогноза массовых их размножений рекомендовал учитывать трехчленную зависимость и обусловленность, а именно:

- ☐ ритмику переменной солнечной активности;
- ☐ режим циркуляции атмосферы, подчиненный не только вращению Земли вокруг оси, но и импульсам волновой и корпускулярной радиации Солнца;
- ☐ экологические изменения в биоценозах, вызываемые меняющимися в пространстве и во времени сезонными изменениями режима погоды под влиянием солнечной активности, атмосферной циркуляции, а также деятельности человека.

Основополагающие работы Н.С. Щербиновского явились весомым вкладом в решение комплексной проблемы «Солнце — биосфера». Они в свое время были высоко оценены А.Л. Чижевским. Однако среди энтомологов эти работы в то время не получили признания, главным образом потому, что естествознание еще не располагало убедительными доказательствами

реальности связей между Землей и космическим пространством — проблемой очень сложной и мало знакомой экологам.

Детальные исследования закономерностей изменений численности непарного шелкопряда были выполнены В.И. Бенкевичем (1984). Он проанализировал хроники массовых размножений этого вредителя в европейской части СССР за последние 100 лет и показал их связь с солнечной активностью, циркуляционным режимом атмосферы, погодой и климатом. Большинство вспышек численности непарного шелкопряда, как установил автор, имели место на ветви спада и в минимуме 11-летних циклов солнечной активности или же через 2, 3, 4 года после максимума индекса рекуррентности и максимума развития меридиальных процессов атмосферной циркуляции в мае, июне или ноябре — марте. Солнечная активность создает циклический фон массовых размножений непарного шелкопряда, причем она не является рядовым модифицирующим фактором. Регулирующая роль активности Солнца проявляется в упорядочении мощности воздействия прочих модифицирующих факторов и придании им свойственной цикличности (Бенкевич, 1984).

На солнечную обусловленность вспышек массовых размножений насекомых — вредителей леса и ползающих лесных полос указывали А.И. Воронцов (1963), М.Г. Ханисламова (1963), Г.И. Галкин (1975), Р.В. Наумов (1979), Т.М. Гурьянова (1990), А. Берриман (1990). Р.В. Наумов систематизировал материалы о вспышках численности главных листогрызущих вредителей в Ульяновской области за длительный период и показал их связь с динамикой солнечной активности. Характерно, что за указанное время он отметил 11 вспышек численности непарного и кольчатого шелкопрядов, златогузки и зеленой дубовой листовертки, причем максимумы вспышек наблюдались в годы минимумов солнечной активности. Такое совпадение, считает автор, не является случайностью (вероятность случайного совпадения менее 0,0005).

Акридологи А.Н. Добрецов (1967, 1970) и Е.П. Цыпленков (1970) считают, что между популяционными циклами саранчовых и солнечными циклами имеется тесная связь. Так, анализируя цикличность вспышек численности нестатных саранчовых в Красноярском крае, А.Н. Добрецов пришел к выводу о связи их с засухами, которые в этом регионе приходятся в основном на девятый или десятый годы одиннадцатилетнего солнечного цикла. Е.П. Цыпленков показал, что максимумам солнечной активности соответствуют максимумы вспышек численности пустынной саранчи — шистоцерки и минимумы — азиатской саранчи. Считая доказанным влияние солнечной активности на биосферу и, соответственно, происходящие в ней изменения, он рекомендует использовать этот космический фактор для разработки прогнозов появления саранчовых.

Из зарубежных экологов следует назвать Свинтона (Swinton, 1883), он проанализировал массовые появления вредных саранчовых в Англии и показал их совпадение с эпохами минимумов солнечной активности. Через четверть века Зимрот (Simroth, 1908), сопоставляя литературные данные о вспышках численности саранчовых, короедов, листоверток и термитов, также пришел к выводу о синхронности популяционных и солнечных циклов.

С цикличностью солнечной активности связывали вспышки массовых размножений вредных насекомых Газов (Gasow, 1925), Боденхаймер (Bodenheimer, 1929), Цвельфер (Zwölfer, 1930), Эйдманн (Eidmann, 1931) и другие ученые. Эйдманн (1931) выполнил детальные статистические исследования многолетней повторяемости массовых размножений соснового шелкопряда, пилильщика, пяденицы, сосновой совки и других вредителей леса в различных регионах Германии за исторический период с 1800 по 1926 гг. Основной вывод автора состоит в том, что динамика численности указанных вредителей зависит от периодических изменений климата, а он, в свою очередь, — от периодической деятельности нашего светила. В этой связи максимумы численности насекомых совпадают с максимумами солнечных пятен (за редким исключением). Правда, для выявления цикличности

массовых размножений вредителей леса и ее связи с динамикой солнечной активности названный автор сравнивал колебания численности суммарно всех перечисленных насекомых на территории Германии. Повидовое сравнение, приведенное в работе Эйдманна, показало расхождение этих процессов. Например, для соснового шелкопряда массовые размножения имели место в 1801-1808, 1827-1828, 1834-1842 с максимумами в 1833 и 1844-1846 гг., далее в 1855-1872 гг. с максимумом в течение целого десятилетия (1862-1872), в 1876-1896 и 1899-1910 гг., с максимумами в 1889 и 1905 гг. и, наконец, в 1914-1920 гг. с максимумом численности в 1914 и 1916—1917 гг. Массовые размножения шелкопряда-монашенки отмечены в Германии в 1801-1809, 1815-1817, 1827-1829, 1835-1842 гг. с максимумами в 1807-1808, 1836, 1837 и 1838 гг., следующие вспышки — в 1853, 1855-1856, 1868-1870, 1873-1879, 1886-1895 гг. (максимумы в 1887, 1889, 1892, 1897-1898, 1901, 1905, 1907, 1908, 1911, 1916, 1920 и 1922 гг.). Даже предварительный анализ градаций отдельных видов — вредителей леса указывает на отсутствие цикличности массовых размножений и их точного совпадения с эпохами минимумов или максимумов солнечной активности, более того, он показал, что вспышки численности насекомых могут происходить в разные годы солнечных циклов. Вывод Эйдманна вполне закономерен, ибо динамика популяций в ряде случаев синхронизована не с одним — двумя, а с несколькими циклами, имеющими разные периоды (Щербиновский, 1964; Максимов, 1984), то есть этому процессу, как и солнечной активности, свойственна полицикличность. Именно этот факт является одним из главных аргументов, которые выдвигают оппоненты, отрицающие реальность солнечноэкологических связей массовых появлений насекомых.

Так, Томпсон (Thompson, 1956) считал, что колебания численности насекомых — стохастический процесс, а популяционные циклы их не зависят от динамики солнечных пятен. Об отсутствии правильных периодов в массовых размножениях 16 видов вредных насекомых в Европе и сопряженности их с изменениями солнечной активности указывал Карпентер

(Carpenter, 1940). Такого же мнения придерживались Швердфегер (Schwerdtfeger, 1941), детально проанализировавший многолетнюю динамику численности сосновой совки, сосновой пяденицы и соснового шелкопряда, и Франц (Frans, 1941), изучавший массовые размножения пихтовой листовертки в различных частях ее ареала. Не разделяли точки зрения о связи вспышек численности вредных насекомых с солнечной активностью Боденхаймер (Bodenheimer, 1958), Валов (Waloff, 1962) и другие.

Японские экологи Утида и Мияшита отрицали периодичность массовых размножений вредных насекомых и их солнечную обусловленность. Особенно показательны результаты исследований Мияшита (1963), выполнившего детальный анализ многолетних (за 60-70 лет) изменений численности 12 видов вредителей сельского и лесного хозяйства в различных регионах Японии. Основной вывод этого автора: для большинства видов вредителей вспышки массовых размножений нерегулярны, продолжительность их неодинакова. Исключение составляют стадные саранчовые, динамика численности которых совпадает с многолетними изменениями солнечной активности. Массовые размножения вредителей леса и динамика активности Солнца в различных областях Германии асинхронны — таков вывод немецкого эколога Климетцека (Klimetzek, 1976).

На наличие цикличности в динамике популяций насекомых как характерный показатель закономерного движения этого процесса указывал Барнес (Barnes, 1941), Бальтенсвайлер (Baltensweiler, 1968), (Klomp, 1966), Варли и др. (1978). Варли и соавторы полагают, что для насекомых с циклическими изменениями численности популяций, фактор, обуславливающий циклы, должен быть замедленным, зависящим от плотности популяций. Так могут действовать паразиты. Однако наблюдения, выполненные автором на примере листоверток, показали, что паразитизм не может быть главной причиной изменения численности вредителей. Поэтому они считают, что «...регулярность некоторых вспышек представляет большой теоретический интерес, но интерпретация этих долговременных наблюдений

все чаще в значительной степени остается предметом размышлений» (Варли и др., 1987.-С. 145).

Главная причина скепсиса, как нам представляется, заключается в неверном методологическом подходе к оценке цикличности динамики популяций, состоящем в однозначном объяснении этого сложного (системного) экологического процесса, в попытке свести изменения численности к одному или нескольким средовым факторам, выделить из них главный, которого, с точки зрения системного подхода, быть не может.

Не менее важной причиной противоречий, имеющихсся в экологической литературе, является недостаточный объем информации о физических и динамических характеристиках солнечной активности и ее земных проявлениях, а нередко и непонимание факта о наличии у самоорганизующихся систем, каковыми являются популяции, биогеоценозы и биосфера, прямых и обратных связей, обеспечивающих иерархичность, взаимодействие, синхронизацию и гомеостаз. Согласно современным представлениям, между биосферой и Солнцем существует только прямая связь. Обратная связь слишком слаба, то есть биосфера почти не оказывает влияния на изменение солнечной активности, поэтому этой связью можно пренебречь!

Наконец, совершенно справедливы указания оппонентов на отсутствие вариационно-статистического анализа и подтверждения сопряженности солнечно-экологических связей.

В этой связи, Г.А. Викторов (1967. С. 40) писал, что «установление связи между колебаниями численности и ритмичкой солнечной активности требует более основательных доказательств, основанных на выяснении причинных зависимостей, а не на простой констатации цикличности с определенным средним периодом колебаний». С ним солидарен Г.А. Новиков (1979. С. 236), указывавший, что «некоторые биологи стали делать поспешные выводы, пытаясь «объяснить» влиянием изменений солнечной активности колебания численности самых разнообразных видов животных. При этом используется

весьма примитивный способ доказательства, основанный на глазомерном сопоставлении соответствующих графиков».

Это обстоятельство вызывало, естественно, определенный скептицизм у части отечественных и зарубежных экологов даже в тех случаях, когда солнечно-экологические связи были установлены на основании качественной модели.

Ситуацию в гелиобиологии в свое время удачно охарактеризовал Ю.И. Витинский (1983), указав, что в настоящее время скептиков по отношению к реальности влияния солнечной активности на биосферу, особенно среди биологов и медиков, пока не меньше, чем сторонников этой точки зрения.

По нашему мнению, это в какой-то мере объясняется и тем, что нередко исследователи солнечно земных связей отождествляют термины периодичность, ритмичность и цикличность (Возовик, 1970; Трофимук, Карогодин, 1977). В целях четкого разграничения этих понятий и необходимостью теоретического обоснования закономерностей массовых размножений насекомых, необходимо в своих обобщениях и исследованиях использовать термины и понятия, предложенные А.А. Трофимуком и Ю.Н. Карогодиным (1977). Цитируем их дословно.

Цикл — законченный или незаконченный (прерванный) процесс, элементы которого (фазы, стадии, этапы и т. д.), следуя друг за другом или чередуясь, составляют единый ряд, единое целое.

Цикличность — наличие, существование цикла или циклов в развитии (или строении) чего-либо.

Ритм — закономерное (равномерное) чередование, следование (соотношение) и (или) повторение каких-либо элементов, присущее развитию, течению какой-либо системы в пространстве и во времени.

Ритмичность — наличие ритма в развитии (или строении) чего-либо. Ритм и ритмичность проявляются не только в сочетании, чередовании и повторении циклов, но и в самих циклах, внутри них. Не совсем правильно значение термина ритм сводить только к равномерной повторяемости,

периодичности, ибо последняя, хотя и широко распространенный, но всего лишь частный случай ритмичности. Таким образом, ритм — это наиболее общее свойство организации неживой и живой материи, а проявление его закономерностей беспредельно.

Период — промежуток времени (или иного измерения), в течение которого что-нибудь происходит (начинается, развивается и заканчивается). Следовательно, период цикла — это промежуток времени, в течение которого он протекает (от его начала до окончания).

Периодичность — закономерная (в том числе равномерная) повторяемость каких-либо (законченных) явлений, процессов (циклов) во времени и (или) в пространстве через определенные, но обязательно равные единицы какой-либо системы измерения. Различие понятий цикла, ритма и периода авторы кратко сформулировали так: цикл — это процесс, явление; ритм — его характеристика, внутренняя организация, структура; период — мера (в любых единицах измерения) процесса, явления от начала до конца.

Такая характеристика процессов и явлений, протекающих в неорганическом и органическом мире, во многом созвучна диалектической концепции развития, согласно которой повторяемость (цикличность) — это необходимый признак всякого закона, наличие у процессов и явлений внутренней закономерности, носящей объективный характер.

Многие ученые считают, что биологические процессы и явления цикличны. Цикличность их объясняется, с одной стороны, постоянным воздействием внешних космических факторов, с другой — автоколебаниями, присущими любой материальной системе (Чижевский, 1976; Вернадский, 1970; Личков, 1965; Блехман, 1981; Алякринский, Степанова, 1985; Ягодинский, 1985).

Концепция развития и фундаментальный принцип всеобщей закономерной связи и взаимодействия в природе позволяют по-новому воспринимать многие земные явления - в них отчетливо вырисовывается «космический характер» (Голованов, 1986).

Эта концепция оказалась плодотворной и для экологии - системной науки, изучающей связи и взаимодействия надорганизменных биологических систем различного иерархического уровня друг с другом, с космическими и геофизическими системами. Она позволяет нам рассматривать *массовые размножения насекомых, их многолетнюю повторяемость в пространстве и во времени как закономерный автоволновой циклический процесс развития, функционирования и преобразования организации популяций, синхронизированный с цикликой внешней среды, в которой формировались эволюционно закрепленные механизмы популяционного гомеостаза* (Анохин, 1979). При этом синхронизация популяционных, климатических и космических циклов рассматривается как один из фундаментальных принципов биологической организации, который при описании функционирования биосистем не менее важен, чем цикличность (Блехман, Путилов, 1987).

На всеобщий характер колебаний численности особей в природных популяциях и возможное эволюционное значение этого явления впервые указал С.С. Четвериков (1905) на примере «волн жизни» насекомых.

Впоследствии генетики и эволюционисты показали, что популяционные волны являются элементарным фактором микроэволюции. Они приводят к ослаблению естественного отбора при увеличении численности особей в естественных популяциях и усилению его при снижении численности.

Спустя два десятилетия С. Четвериков в работе «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» (1926) выполнил теоретический синтез дарвинизма и генетики и совместно с Фишером (Fisher, 1930) и Райтом (Wright, 1931) заложил основы популяционной генетики и генетической теории видообразования.

Благодаря названным работам, исследованиям генетиков и эволюционистов в биологии твердо утвердилось фундаментальное значение популяций, из которых состоит население любого вида. Стало ясно, что

именно на популяционном уровне происходят все эволюционные изменения, названные в 1938-1939 гг. Н.В. Тимофеевым-Ресовским микроэволюцией.

Детальные исследования по генетике популяций на примере насекомых были выполнены в 30-х годах прошлого столетия Н.П. Дубининым и Д.Д. Ромашовым. Они обосновали теорию генетико-автоматических процессов, которые объясняют закономерности массовых появлений насекомых. Проведенные авторами анализы показали, что в течение всей жизни популяций в них совершаются генетико-автоматические процессы (ГАП) (Дубинин, 1931; Дубинин, Ромашов, 1932). Они протекают в популяциях с постоянной численностью, но особенно интенсивны в период снижения численности, когда происходит перестройка генетической структуры популяций. При нарастании численности течение генетико-автоматических процессов чрезвычайно медленное, но тем не менее продолжается непрерывная дифференциация генетического состава популяций.

Генетико-автоматические процессы могут оказывать значительное влияние на ход динамики численности, изменяя плодовитость и жизнеспособность особей в популяциях, особенно в тот момент, когда та или иная возникшая мутация попадает под давление естественного отбора. Изменения численности популяций являются выражением многообразных экологических зависимостей между средой и организмом. Посредством этих зависимостей внешняя среда реализует часть своего воздействия на генетическое строение вида и на его эволюционный процесс. Таким образом, теория генетико-автоматических процессов вскрыла некоторые причины колебаний численности насекомых, в основе которых лежит динамика генетического состава популяций.

Многолетние опыты с дрозофилой явились самыми объемными исследованиями Н.П. Дубинина по генетике популяций, в частности, исследованию внутрипопуляционного гетерозиса. Автор открыл в популяциях этого насекомого особые генетические структуры в виде целой наследственной системы, обуславливающей внутрипопуляционный

гетерозис. Дальнейшая разработка этого вопроса в генетических лабораториях мира показала, что внутрипопуляционный гетерозис — это действительно важнейший фактор, обеспечивающий жизнь и эволюцию популяций (Дубинин, 1976; Ли, 1978).

Вопросы изменений численности вредных насекомых и грызунов как ограниченные панмиксии были широко представлены в работах известного биолога-эволюциониста И.И. Шмальгаузена. Для теории динамики популяций в методологическом аспекте важны выводы И.И. Шмальгаузена (1946) о четырех фазах изменений численности и вытекающих из них последствия.

Первая фаза — рост численности в благоприятных условиях, При ослаблении действия естественного отбора — связана с накоплением и комбинированием мутаций (увеличение индивидуальной изменчивости).

Вторая фаза — относительная стабилизация, сопровождающаяся усилением конкуренции, а также прямой борьбы за существование — связана с эффективным отбором наиболее благоприятных комбинаций и сокращением изменчивости.

Третья фаза — более или менее резкое сокращение численности под давлением мощных элиминирующих факторов — связана с дальнейшим сокращением изменчивости и, частью, со случайным переживанием некоторых более благоприятных комбинаций.

Наконец, четвертая фаза — новое размножение — связана с быстрым распространением выживших комбинаций и дальнейшим накоплением новых мутаций.

И.И. Шмальгаузен считал, что циклические изменения численности популяций вносят лишь частичное ограничение панмиксии в периоды депрессии, однако их эволюционное значение не подлежит сомнению. Фундаментальные работы И.И. Шмальгаузена явились синтезом самых различных областей биологии и показали глубокие закономерности онтогенеза, генетики и теории эволюции.

Обзор генетических механизмов динамики популяций был бы неполным без анализа современных представлений об экологических закономерностях микроэволюционного процесса.

Данные, полученные экологами, позволяют предположить, что механизмы регуляции численности базируются на сложной взаимосвязи изменений генотипической и экологической структур природных популяций (Шварц, 1980; Шварц и др., 1972).

В 1980 г. были обобщены результаты исследований С.С. Шварца по эволюционной экологии. Для познания закономерностей Динамики популяций насекомых важны следующие выводы:

□ *популяции способны поддерживать свою численность в состоянии динамического равновесия, несмотря на постоянные изменения факторов внешней среды; это достигается адаптивными гомеостатическими реакциями отдельных особей, динамикой экологической структуры популяции и изменением ее генетического состава;*

□ *колебания качества популяции — столь же характерный ее атрибут, что и колебания численности.*

Непременным условием поддержания жизнеспособности популяции в имеющихся условиях среды, как считал автор, является высокая степень ее генетической разнородности, которая обеспечивается экологическими механизмами: различным образом жизни разных внутрипопуляционных групп животных, строгими закономерностями формирования пар, разной скоростью полового созревания самцов и самок, разным соотношением полов в разных возрастных группах и другими.

По С.С. Шварцу (1980), экологические механизмы эволюционного процесса проявляются в трех важнейших формах, основанных на изменении возрастной структуры популяции (возрастной отбор), изменении численности (неизбирательная элиминация) и изменении пространственной структуры популяции.

Резкие изменения численности — важнейший фактор преобразования популяции, причем, вопреки общепризнанным представлениям, этот фактор (неизбирательная элиминация) оказывает на экологическую структуру популяции, как правило, строго избирательное действие, преобразуя ее в определенных направлениях, соответствующих изменениям среды. Резкие колебания численности популяций, подобно возрастному отбору, содействуют быстрой мобилизации резервов популяции и, как правило, являются одним из факторов ее адаптивной эволюции.

В настоящее время имеется много фактов, показывающих, что обогащение генетического фонда популяций имеет фундаментальное значение. Поэтому, естественно, должны существовать *специальные механизмы поддержания гетерогенности популяций. Один из таких механизмов — повышенная жизнеспособность гетерозигот.* Гетерозиготность в популяциях достигается за счет перемешивания особей особенно в периоды миграций; когда увеличивается вероятность спаривания особей из популяций, разных по генетической структуре. *Миграции и перемешивания являются для насекомых одним из основных механизмов поддержания генетической гетерогенности популяций и предотвращением обеднения общего генетического фонда.*

Генетическая разнородность популяций является одной из предпосылок микроэволюционных преобразований. Однако, как справедливо указывал С.С. Шварц (1980), «...Естественный отбор не может работать в кредит. Это значит, что генетическая разнородность популяций является не только предпосылкой их преобразований, но и повышает жизнестойкость популяции в текущий момент ее истории».

Благодаря работам С.С. Шварца (1980), Лернера (Lerner, 1965), Лэка (Lack, 1965), Левонтина (1981), Кинга и Андерсона (King, Anderson, 1971), Ю. Одума (1986), Р. Риклефса (1979), Э. Пианки (1981) и других экологов наметилось сближение эволюционных и экологических представлений. Положено начало новому этапу изучения экологических механизмов

микроэволюционного процесса в развитии современной синтетической теории эволюции. Для этого этапа исследований характерно познание экологического своеобразия популяций, соотношения между уровнем и типом динамики численности, плодовитостью, продолжительностью жизни и др., их экологической и генетической структуры. *Изменение экологической структуры популяции, в том числе и изменение ее численности, ведет не только к генетическому дрейфу, то есть к случайному изменению частоты встречаемости разных генотипов, но и к направленному преобразованию генетического состава популяций (экологические механизмы эволюционного процесса).* Всестороннее изучение этих закономерностей создает предпосылки к разработке теории управления качественным составом популяции.

Синтез эволюционных и экологических представлений, создание единого эволюционно-экологического подхода в изучении проблем жизни способствует выходу биологического познания за рамки эмпирической конкретности, знаменует собой новый этап теоретизации биологии, существенно воздействует на повышение социально-мировоззренческой функции современной биологии [Массовые размножения насекомых. История, теория, прогнозирование / Е.Н. Белецкий].

Тема ПОПУЛЯЦИИ НАСЕКОМЫХ

В силу неоднородности условий вид никогда не бывает равномерно расселен по своему ареалу. В благоприятных местах возникают группировки особей, более тесно связанных друг с другом. Такие более или менее изолированные друг от друга группировки называют *популяциями*.

Популяция – это совокупность особей одного вида, населяющих определенную территорию. В неизменных и достаточно благоприятных условиях популяция способна сохраняться неопределенно долго. Популяция обладает генетической изменчивостью и может приспосабливаться к новым условиям. В наиболее обычном случае двуполого размножения в пределах популяции имеет место постоянный обмен генетической информацией, т.е. общий генофонд.

Популяция имеет более или менее очерченные пространственные границы и обычно общий генофонд. Особи, входящие в популяцию, определенным образом размещаются на местности. Важнейшие характеристики популяции – ее численность и соответственно, плотность, т.е. количество особей на единицу площади (или объема субстрата). Популяция в каждый данный момент имеет определенный возрастной состав и соотношение полов.

Рождаемость, смертность, эмиграцию и иммиграцию относят к числу динамических характеристик. Их баланс приводит к более или менее резким изменениям численности и, соответственно, плотности популяции. Эти изменения во времени называют динамикой численности. Как правило, изменения численности сопровождаются изменениями пространственного размещения особей.

Подобно отдельному организму, популяция возникает, растет, дифференцируется, обладает определенной устойчивостью к внешним воздействиям.

Свойства популяции определяются свойствами входящих в нее особей и их генофондом. Зная процент особей определенных возрастов, пола физиологического состояния, можно построить многомерную характеристику популяции – популяционный портрет (А.Б. Ланге, 1986). Однако свойства популяции зависят не только от свойств отдельных особей, но и от пространственного и временного размещения этих особей и их взаимодействий друг с другом. Поэтому популяция при рассмотрении экологических взаимосвязей обычно выступает как единое целое.

ПОПУЛЯЦИИ В ПРЕДЕЛАХ АРЕАЛА, ИХ ПОЛИМОРФИЗМ И ГЕНОФОНД

Границы между популяциями, иерархия популяций

Согласно определению к одной популяции относят всех особей данного вида, обитающих в данном водоеме или в данном лесу. Насекомые обычно достаточно подвижны и способны передвигаться как минимум в пределах всего биотопа и, соответственно, обмениваться генетической информацией.

Представим себе два поля с одной и той же сельскохозяйственной культурой, границей между которыми является дорога. Можно ли считать, что на каждом поле имеют место свои популяции насекомых? Для большинства видов насекомых дорога не является существенным препятствием и можно утверждать, что это одна и та же популяция. Но если эти поля разделены, например, лесом или другими полями, с растениями, непригодными в пищу для тех насекомых, о которых идет речь, тогда возникают определенные трудности в обмене генетической информацией, населения их полей оказываются более или менее изолированными друг от друга и их можно рассматривать как отдельные *элементарные популяции*. Следовательно, как правило, одна популяция живет в пределах одного биотопа. Если же граница этого биотопа не может быть определена четко, мы не можем отделить одну популяцию от другой. Вряд ли возможно разграничить отдельные популяции насекомых, обитающих в тайге или нетронутой степи.

Тем не менее даже при четком разграничении биотопов, но сравнимо небольшом расстоянии между ними возможен интенсивный обмен мигрирующими особями. Поэтому все близко расположенные друг к другу популяции составляют континуум, распространяющийся на большой географический район с более или менее однородными климатическими условиями и сообществами растений. Таковую совокупность элементарных популяций называют *суперпопуляцией*. Тогда сплошной ареал вида может быть представлен как континуум соприкасающихся суперпопуляций, а разорванный ареал – как совокупность изолированных суперпопуляций.

Иногда предполагается, что элементарная популяция в границах биотопа тоже подразделена на так называемые *микропопуляции*, т.е. населения одного или нескольких находящихся рядом деревьев или даже одного пня. Такое разграничение обычно не оправдано и возможно только при малой подвижности членистоногих. Если же они интенсивно передвигаются в пределах биотопа, то различия в генофонде населения отдельных микроучастков отсутствуют или случайны. Однако, благодаря различиям по микроклимату или кормовым свойствам отдельных растений, особи, развивающиеся на таких участках, могут заметно отличаться друг от друга по размерам, морфологии или окраске. Итак, в пределах вида возникают следующие совокупности особей, все более тесно связанных общей генетической информацией друг с другом: вид (ареал) – суперпопуляция (географический район) – элементарная популяция (биотоп) – микропопуляция (микробиотоп).

Географическая популяция – аллопатрическая дивергенция

Очевидно, что, с одной стороны, совокупности особей в разных популяциях могут отличаться друг от друга по случайным причинам в зависимости от генофонда особей, основавших эти популяции. Возможность таких различий резко увеличивается при большом удалении друг от друга биотопов, пригодных для жизни членистоногих этого вида, или наличии трудно преодолимых преград, например горных хребтов или на островах. Если же преграды для расселения отсутствуют и недалеко находятся другие

популяции этого же вида, постоянный приток мигрантов будет нивелировать случайные отклонения, связанные с генофондом основателей, и отличия одной популяции от другой будут продиктованы прежде всего особенностями условий в том или ином биотопе.

С другой стороны, чем дальше друг от друга расположены биотопы, тем больше различаются их климат, почвы и растительные ассоциации. Соответственно, благодаря естественному отбору между отдаленными друг от друга популяциями могут возникнуть существенные различия. При сравнении групп членистоногих, взятых из географических пунктов, отдаленных друг от друга на сотни километров, принято говорить о *географических популяциях*.

Благодаря "эффекту основателя", возникающему при отсутствии обмена генетической информацией и отбору применительно к местным условиям, а также случайному возникновению адаптивных мутаций в удаленных друг от друга популяциях, неизбежно возникают более или менее заметные различия в биологии, морфологии и поведении (*аллопатрическая дивергенция*). Эта дивергенция может привести к тому, что обмен генетической информацией окажется невозможным даже при случайном залете мигрантов из-за морфологического несоответствия особей, расхождений в их брачном поведении или же нежизнеспособности потомства.

Различия между географическими популяциями возможны по любым признакам, в том числе по фотопериодической реакции (критический период реакции щавелевой совки закономерно увеличивается в ряду популяций Сухуми–Белгород–Витебск–Ленинград) и по термопреферендуму (даже у такого синантропного вида, как комнатная муха, есть определенные различия в термопреферендуме северных и южных популяций).

Очень интересны особенности географического полиморфизма у бабочки *Papilio dardanus*, распространенной почти по всему африканскому континенту. Эти бабочки подражают внешнему облику и окраске других местных бабочек, несъедобных для животных. В каждом географическом районе обнаруживается до 7–10 моделей для подражания. Такая мимикрия приводит к громадному разнообразию этого вида при резко очерченных внутривидовых формах.

Известны и такие относительно редкие случаи, когда особи, живущие в пределах одного биотопа, отличаются друг от друга в такой же степени, как представители разных географических популяций. Именно такая картина изменчивости была выявлена у некоторых наездников–яйцеедов (Пала Рам, 1990). Подобное отклонение от общего правила, по-видимому, связано с тем, что у этих видов резко нарушена *панмиксия*, т.е. возможность свободного скрещивания между особями. Действительно, у многих перепончатокрылых паразитов, в том числе у трихограммы, одну кладку яиц хозяина заражает, как правило, одна самка. Выведшиеся из кладки сестры и братья (сибсы) спариваются друг с другом. Вероятность встречи брачных партнеров из разных кладок хозяина очень мала. При таком инбридинге популяции складываются из отдельных более или менее чистых симпатрических природных линий, как при партеногенезе или вегетативном размножении.

Экологические расы – парапатрическая дивергенция

Две различные популяции могут существовать и бок о бок в том случае, если они приспособлены к двум заметно отличающимся друг от друга биотопам. Так, на песчаных и лёссовых почвах обитают несколько различные жуки-чернотелки, относящиеся к одному виду – *Tentyria nomas* Pall. В лаборатории эти жуки в 2/3 случаев предпочитали спариваться с особями "своей" популяции (К.В.Арнольди, 1941).

Удивительно разделение двух рас мух *Drosophila funebris* F.: городской и деревенской. У дрозофил этого вида, отловленных в разных частях Москвы, частота гетерозигот по одной инверсии равна 50–88%, а в 10–12 км от Москвы – всего 1–2%. Между этими зонами имеет место резкий перепад частоты инверсий. Такие популяции одного вида, занимающие соседние территории с разными типами местообитаний и сохраняющие свою самостоятельность без наличия каких-либо внешних препятствий, называют экологическими расами.

Сезонные расы – симпатрическая дивергенция

В пределах одного биотопа может сосуществовать несколько сезонных рас, мало или совсем не обменивающихся генетической информацией. Так, у сверчка *Gryllus firmus* наиболее обычна зимовка на стадии яйца и появление половозрелых особей к началу осени. Однако некоторые сверчки того же вида в том же биотопе зимуют на стадии личинки и превращаются в имаго уже весной. Никакой обмен генетической информацией между этими расами невозможен. Аналогичным образом могут формироваться и сезонные расы у ряда саранчовых. Возможны и не столь резкие различия в сезонности, тем не менее приводящие к довольно полной генетической изоляции. Так, одуванчиковые долгоносики *Ceutorrhynchus optator* на склоне оврага с северной экспозицией появляются на 15–20 дней позже, чем на противоположной стороне.

Иногда различия во времени появления половозрелых особей связаны с использованием различных кормовых растений (плодовые мухи *Rhagoletis*).

Биологические расы – симпатрическая дивергенция

Помимо изменений сроков развития, питание фитофагов на различных кормовых растениях может приводить и к другим затруднениям в передаче генетической информации. Согласно правилу Гопкинса (A.D.Hopkins, 1917), многие насекомые фитофаги предпочитают откладывать яйца на растения того же вида, которым они питались на стадии личинки. По-видимому, здесь имеет место запоминание насекомым запаха или других свойств кормового растения, аналогичное запечатлению (импринтингу). Подобное же явление возможно при развитии одного и того же паразита на разных хозяевах. Таким образом, ряд насекомых способны сохранять память о корме на протяжении метаморфоза, хотя у преобладающего большинства видов обучение происходит только на какой-то определенной стадии (С. Я. Резник, 1993). Если при этом спаривание насекомых преимущественно происходит на хозяине или около него или же возникают изменения в окраске и поведении, связанные с различным кормом, то в пределах популяции дифференцируются биологические расы.

Как правило, эти расы генетически не полностью изолированы друг от друга. Биологические расы подробно изучены у ивового листоеда *Lochmaea caprea* L. Известны две расы этих жуков, обитающие в одних и тех же биотопах: ивовая, питающаяся на разных видах ив, и березовая, потребляющая листья пушистой березы. Внешне жуки этих двух рас практически неразличимы. Отмечены лишь определенные различия в их отношении к микроклимату (А.В.Михеев, А.Г.Креславский, 1980). Однако жуки ивовой расы не способны или почти не способны питаться на березе, в то время как "березовые" жуки одинаково охотно питаются и березой, и ивой. Правда, в последнем случае у личинок повышается смертность. При скрещивании жуков этих двух рас потомство способно с одинаковым успехом питаться и березой, и ивой. Расчет показывает, что такие скрещивания в природе редки – не более 5% случаев (А.Г.Креславский и др., 1981).

Интересно, что у другого вида листоедов – *Chrysochloa calcaliae* Schrnk., хотя и намечается предпочтение определенными жуками определенных растений, дифференциация гораздо слабее (В.М.Соломатин и др., 1976). В какой-то мере это объясняется тем, что спаривание у *Chrysochloa* имеет место не на кормовых растениях, как у ивового листоеда, а на проталинах, где собираются все жуки, независимо от кормового растения, на котором они питались.

Специализированные по растениям биологические расы известны и у ряда других членистоногих. Особенно четко они выражены у тлей, где каждая биологическая раса характеризуется своим набором расцветок. Тли с трудом переходят на новое для них растение, однако между этими расами могут быть образованы гибриды.

Вопрос о специализации паразитов по отношению к их хозяевам имеет большое значение для практики биометода.

Полиморфизм в популяциях

Неоднородность генотипа и фенотипа особей, входящих в популяцию, имеет большое экологическое значение. В зависимости от конкретных условий больше шансов выжить то у одних, то у других особей, которые затем снова восстанавливают всю популяцию. Так, например колорадский жук способен быстро наращивать свою численность даже после воздействия очень неблагоприятных условий: сплошных химических обработок или временного отсутствия своего кормового растения, благодаря разной продолжительности диапаузы у разных особей. Диапаузирующие жуки могут находиться в почве от одного года до трех.

Иногда эта изменчивость может регулироваться внешними факторами, как бы направляющими особь по тому или иному пути развития. Так под влиянием большой плотности популяции саранча *Locusta migratoria* L. существенно меняет свой облик и физиологию, переходя из одиночной фазы в мигрирующую. Мигрирующая саранча охотно образует скопления – кулиги личинок и стаи имаго, передвигающиеся в поисках корма. Плодовитость мигрирующей саранчи в 3–4 раза ниже, чем одиночной.

Некоторую аналогию с мигрирующей саранчой представляют крылатые особи тлей, возникающие, в частности, при высокой скученности тлей на растении или ухудшении питания. Правда, крылатые тли, не способные к активному полету из-за своих малых размеров, мигрируют одиночно, не образуя скоплений.

Под влиянием условий меняется соотношение длинно- и короткокрылых особей одного вида клопов–водомерок. Жаркое и сухое лето способствует появлению большого количества длиннокрылых мигрирующих особей, что необходимо в связи с массовым пересыханием мелких водоемов. Короткокрылые же особи оказываются более устойчивыми к неблагоприятным условиям и могут вытеснять длиннокрылых.

Полиморфизм может быть обусловлен и только генетическими причинами. Так, у двуточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* L. известны две формы: черная и светло–оранжевая. Черные жуки, по крайней мере, в некоторых географических районах, отличаются большей смертностью при зимовке, что, по-видимому, связано с повышенной отдачей тепла при такой окраске. Эта смертность компенсируется большей репродуктивной активностью черных особей, благодаря чему в природных популяциях поддерживается относительно стабильное равновесие.

В принципе, меланистические темные формы получают адаптивно преимущество, если темнеет "окружающий фон". Так, в промышленных районах Англии заметно возрастает количество окрашенных в черный цвет или хотя бы более темных березовых пядениц *Biston betularia* L., что связывается с более темными и лишенными лишайников стволами деревьев при существенном загрязнении воздуха.

Изменчивость в популяции может быть и не так очевидна, но имеет большое приспособительное значение. В любой популяции можно найти более и менее склонных к миграции особей. В зависимости от запасов пищи и погоды преимущественно выживает та или иная часть популяции, сохраняя ее общий генофонд. Кроме того, в популяции всегда выделяются менее разборчивые к питанию или другим условиям особи и особи, более специализированные по своим потребностям и возможностям.

Таким образом, возможность выживания популяции резко увеличивается благодаря ее генетической и фенетической неоднородности

Изменения генофонда популяций

Согласно известному правилу Харди–Вайнберга, частоты генов в популяции в течение определенного времени достигают равновесия и далее их соотношение в генофонде популяции остается неизменным. Однако это возможно лишь при условии, что вообще отсутствует какой–либо отбор или миграции особей с определенными свойствами, а скрещивание между особями происходит случайно (абсолютная панмиксия). Кроме того, численность такой популяции должна быть бесконечно большой. Очевидно, что в природе эти условия выполнимы лишь в определенной степени, а это означает, что генофонд природной популяции не может быть абсолютно стабильным.

Генофонд может обогащаться за счет прибытия мигрантов из других популяций, а также за счет мутаций. Концентрации тех или иных аллелей могут меняться в результате воздействия внешних условий, приводящих к гибели или снижению плодовитости особей с тем или иным генотипом, т.е. в результате отбора. Правда, при прекращении отбора в случае сохранения гетерозиготности восстанавливаются прежние частоты генов. Генофонд, популяции может быть обеднен при регулярной утечке обладающих определенными свойствами мигрантов.

Другая причина обеднения генофонда связана с так называемым *дрейфом генов* при малой численности популяции.

"В основу концепции дрейфа генов положены представления о случайном характере распределения частот генов и непредставительности (не презентативности) малых выборок. Обратимся к обычному для статистиков примеру. Из урны, заполненной 5000 белыми и 5000 черными шарам (символизируют для нас аллели А и а), вынем подряд первую тысячу шаров и убедимся, что около половины из них будут белыми. Допустим, что мы вынули 514 белых и 486 черных шаров. Увеличив каждое из этих чисел в 10 раз (размножение), заполним вторую урну 5140 белыми и 4860 черными шарами и, перемешав их, повторим процедуру. Возможно, что из 1000 взятых на этот раз шаров 506 окажутся черными, а 494 белыми. Многократно повторив данный эксперимент, можно убедиться, что число шаров разного цвета каждый раз будет близким к 500. Однако если мы заполним урну только 100 шарами и вынем первые 10, то, возможно, среди них белых (или черных) будет несколько больше половины, например 6. Теперь возьмем 60 белых и 40 черных шаров и, перемешав их в урне, вынем снова первые 10. Скорее всего, число белых шаров будет большим и, многократно повторяя эту процедуру, мы увидим что число черных шаров становится все меньшим и, наконец, они все будут замещены только белыми. Неизбежное следствие наблюдаемого при этом "дрейфа генов" – утрата одних и фиксация других аллелей, а это, в свою очередь, приводит к сокращению гетерозиготности популяций и затуханию связанной с этим изменчивости. Скорость этого затухания прямо пропорциональна величине популяции, чем она меньше, тем быстрее проявляются все последствия дрейфа".

Действительно, практика разведения насекомых показывает, что дрейф генов становится заметным лишь при исходной численности популяции менее 100 особей. Если же исходная численность более 500, дрейфом генов можно пренебречь. Очевидно, что при культивировании насекомых во многих случаях можно обнаружить дрейф генов и соответствующее уменьшение гетерозиготности. Сохранять гетерозиготность по генам, не имеющим существенного значения для необходимых свойств культуры, и тем самым предотвращать ее возможное вырождение можно, сочетая инбридинг с аутбридингом (неродственным спариванием). Однако это целесообразно лишь в том случае, если гетерозис связан со сверхдоминированием по генам, влияющих на приспособленность. Если же инбредная депрессия обусловлена

тем, что вредные рецессивные мутации становятся гомозиготными, максимальный эффект достигается отбором наилучших инбредных линий.

Во многих же случаях дрейф генов вообще не проявляется, так как ему противостоит отбор по адаптивным признакам. Подчеркнем, что дрейф генов может иметь место и в природе при существенном сокращении численности популяций по любым причинам: от неблагоприятной погоды, эпизоотии, применения инсектицидов. Возрождающаяся после таких воздействий популяция имеет уже несколько иной генофонд, причем изменения популяции направляются отбором в сторону наибольшей устойчивости к этим неблагоприятным воздействиям.

Аналогичная потеря богатства генофонда, вызванная дрейфом генов, имеет место в природе при заселении новой территории незначительным количеством мигрантов. Однако если поток мигрантов продолжается, происходит встречное обогащение генофонда

Популяции насекомых при смене корма

В природе иногда возникает необходимость замены одного корма другим. Так, случайно упавшие с ольхи на землю личинки листоеда *Chrysomela aenea* L. не всегда могут вернуться назад в крону и часто заканчивают свое развитие, питаясь крапивой. Однако взрослые жуки, по-видимому, никогда не откладывают яйца на крапиву.

Подобная задача возникает при попадании членистоногих в новый географический район с иной флорой. Иногда при введении новых сельскохозяйственных растений местные насекомые осваивают необычный для них корм, который в ряде случаев оказывается более благоприятным чем исходный (например, переход колорадского жука на культурные сорта картофеля, клопа-черепашки на полиплоидные сорта пшеницы).

В опытах Г.Х.Шапошникова (1966) тли при переходе на новые и исходно малопригодные для них растения за 8 поколений полностью адаптировались к ним. Эти тли оказывались неспособными скрещиваться с исходной контрольной линией, а также питаться на исходном растении. Подобный процесс адаптации тлей к новому растению подробно описан Е.С.Смирновым (1961), который наблюдал "волнообразные" изменения признаков от поколения к поколению, затухающие после полной адаптации и выхода лабораторной популяции на новый уровень.

Чаще всего, однако, при питании новым кормом снижаются жизнедеятельность и плодовитость насекомых, происходит уменьшение их размеров.

2. ХАРАКТЕР РАЗМЕЩЕНИЯ НАСЕКОМЫХ НА МЕСТНОСТИ

Размещение особей одного вида может быть трех типов: равномерное, случайное и агрегированное (рис.). Эти типы размещения плавно переходят из одного в другой и четкой границы между ними нет. Очевидно, что, с одной стороны, размещение может определяться степенью однородности заселяемого участка по микроклимату и растительности, с другой – быть

связано с ограниченностью пищевых ресурсов, а также взаимодействиями между особями. Характеристика размещения популяции на местности – важнейшая сторона экологии и поведения изучаемого вида. Кроме того, без знания типа размещения особей невозможен точный учет численности членистоногих.

При изучении размещения на местности следует учитывать, что характер размещения насекомых зависит не только от вида, но и от плотности его популяции. Например, малые мучные хрущаки *Tribolium confusum* Duv. при малой плотности образуют скопления в субстрате (агрегированное размещение), с увеличением плотности они размещаются в субстрате случайно и, наконец, при высокой плотности их размещение становится равномерным.

Как правило, размещение насекомых на местности не может быть определено визуально. Для этого берут почвенные пробы, производят учет на отдельных растениях или отдельных ветках деревьев. Однако результат определения типа размещения может зависеть от размера пробы. При неудачно выбранных слишком больших или слишком маленьких размерах проб агрегированное размещение может быть принято за случайное.

Ориентировочно характер размещения может быть определен по коэффициенту вариации числа особей в пробах δ^2 / m , где δ^2 – дисперсия, а m – арифметическое среднее.

Если этот коэффициент меньше единицы, размещение может считаться равномерным, примерно равен единице (0,8– 1,2) – случайным, если больше – размещение агрегированное.

Более точный результат может дать сравнение теоретического ряда, соответствующего определенному типу статистического распределения, и эмпирического, полученного при подсчете особей в пробах с помощью статистического критерия χ^2 . При этом желательно, чтобы подобранное таким образом теоретическое статистическое распределение имело определенный биологический смысл.

Равномерное размещение

Такое размещение встречается редко, так как возможно лишь в относительно однородной среде. Оно обычно вызвано резко конкурентными отношениями между особями, их взаимным "отталкиванием" и наиболее вероятно у членистоногих с четко выраженной К-стратегией, т.е. таких, которые жестко привязаны к определенному биоценозу и возможности их размножения ограничены. Так, относительно равномерно распределены некоторые хищные насекомые, активно оберегающие свою территорию (стрекозы, ктыри).

Равномерное размещение может проявиться также и при очень большой плотности населения, когда отсутствует или резко подавлена возможность эмигрировать. Однако такое размещение возникает только в том случае, если механическое раздражение, запах или вид другой особи отталкивают их друг от друга.

При равномерном размещении каждая особь занимает примерно одинаковую площадь. Тогда, если размеры пробы значительно больше, чем эта площадь, количество особей в пробах будет примерно постоянным и близким к арифметической средней:

$$\bar{m} = \frac{S}{r^2} \text{ где } S - \text{площадь пробы, а } r - \text{среднее расстояние между особями.}$$

Итак, в случае равномерного размещения дисперсия между пробами относительно мала и, соответственно, отношение δ^2 / \bar{m} всегда меньше единицы.

При размере проб меньше средней площади, занимаемой особью, анализ покажет случайное распределение, соответствующее формуле Пуассона.

Равномерное размещение на местности хорошо описывается теоретическим биномиальным распределением. Биологический смысл биномиального распределения здесь будет заключаться в следующем.

Предположим, что минимальная территория, занимаемая одной особью, равна s . Естественно, что по тем или иным причинам между особями, скорее всего, будут незанятые места – "пустые" пространства. Представим себе, что каждая проба захватывает площадь S , равную s , и границы каждой пробы точно совпадают с границами территорий, принадлежащих особям. Тогда часть проб будет содержать по одной особи, а часть проб будет пустыми. Например, если занята половина территории, то наиболее вероятно, что в половине проб будет по одной особи, а в половине проб не будет ни одной особи. В общем же случае, если вероятность того, что территория занята, равна p , а не занята – q , где $p + q = 1$, то отношение числа проб с одной особью к числу пустых равно $p : q$. Увеличим площадь пробы вдвое. Тогда число потенциальных мест в пробе будет равно $S/s = 2$.

Тогда возможны следующие три ситуации при взятии пробы: или в пробе 2 особи, или в пробе 1 особь, или проба пуста. Вероятность каждой из этих ситуаций определяется коэффициент уравнения

$$(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2, \text{ т.е. } 1:2:1.$$

Теперь рассмотрим случай, когда из каждой четырех территорий одна занята, а три свободны, т.е. вероятности $p = 1/4$, $q = 3/4$. Тогда, если $S=2s$, то по две особи будут в $\left(\frac{1}{4}\right)^2 = \frac{1}{16}$ от всего количества проб, по одной в $2 \cdot \frac{1}{4} \cdot \frac{3}{4} = \frac{6}{16}$, а полностью будут пустыми – в $\left(\frac{3}{4}\right)^2 = \frac{9}{16}$, т.е. их соотношение будет выражено числами 1:6:9.

Как правило, площадь пробы существенно превышает площадь территории, занимаемой одной особью. Если соотношение этих площадей n , то эмпирическое распределение будет соответствовать последовательным членам развернутого уравнения $(p + q)^n$, т.е. биномиального распределения (бином Ньютона).

Случайное размещение

Такое размещение возникает в том случае, если среда более или менее равномерна и особи не испытывают ни притяжения друг к другу, ни

отталкивания. Именно так распределены в муке при сравнительно небольшой плотности популяции личинки большого мучного хрущака *Tenebrio molitor* L., а также личинки жуков–стафилинид на поверхности почвы.

Остановимся на моделировании случайного размещения. Биномиальное распределение, рассмотренное в предыдущем разделе, предусматривает достаточно высокую плотность популяции, когда число незанятых территорий относительно мало. Если же изучаемый объект редок ($p \rightarrow 0$) и распределен по потенциальным территориям случайным образом, а само число этих территорий велико ($n \rightarrow \infty$), то биномиальное распределение переходит в распределение редких событий (распределение Пуассона). При этом вероятность обнаружения в пробе того или иного количества насекомых будет зависеть только от размера пробы, но не от того, где именно эта проба взята. Согласно формуле Пуассона, ожидаемое число проб x из n с количеством особей

$$n_x = \frac{\bar{m}^x}{x!} N e^{-\bar{m}}$$

x равно:

где N – общее количество всех взятых проб, m – среднее число особей на одну пробу, e – основание натуральных логарифмов ($e \cong 2,71828$), $x!$ – факториал – произведение ряда натуральных чисел, например $3! = 1 \cdot 2 \cdot 3$.

В случае распределения Пуассона дисперсия и арифметическая средняя примерно равны, т.е. $\delta^2 / \bar{m} \cong 1$

Если же вероятность нахождения объекта достаточно высока, то упомянутое выше биномиальное распределение превращается в широко известное из статистики нормальное распределение (распределение Гаусса). В переходных случаях максимум кривой распределения обычно смещен в сторону меньших значений признака (влево), так как относительно велико число проб с небольшим количеством особей (рис.21). При малых же пробах максимум кривой распределения смещается на 0 (т.е. большинство проб – пустые) и от кривой остается только нисходящая ветвь.

Агрегированное размещение

Размещение этого типа наиболее обычно в природе. Членистоногие скапливаются на участках, где для них особенно благоприятен микроклимат, имеются их кормовые растения или жертвы. Кроме того, многие привлекают друг друга благодаря наличию так называемых агрегационных феромонов. Степень агрегированности может зависеть от погоды, сезона и времени суток. Членистоногие в малоактивном состоянии чаще образуют скопления в благоприятных для переживания местах. Последнее в первую очередь относится к хищным насекомым. Агрегированное пространственное размещение особей может быть различных типов, а именно: группы могут быть сходными или различными по численности, размещение особей в пределах группы является или случайным, или равномерным. Кроме того, в ряде случаев группы могут объединяться в скопления групп. Соответственно, эти размещения описываются различными теоретическими кривыми. В любом случае, здесь коэффициент дисперсии всегда больше единицы.

Один из конкретных примеров агрегированного размещения дают личинки комаров– долгоножек, обитающие в почве. Они скапливаются группами примерно по 30 особей. На каждую особь приходится по 1–2 см² , а на 1 м² можно найти около 10 таких скоплений. Отдельные особи могут оказываться и в пространстве между группами.

Уровень агрегированности популяции можно определить двумя путями, либо с помощью индексов агрегированности, показывающих степень неравномерности размещения, либо проверкой соответствия данного размещения определенному теоретическому распределению, что, конечно, является более точным описанием.

Однако применение того или другого способа будет корректным только после предварительного анализа размещения. Дело в том, что полученная нами картина распределения может существенно зависеть от размера пробы, в частности, от того, меньше или больше она, чем средний размер скоплений.

Для проверки целесообразно взять серии проб разного размера, например, при исследовании почвенной фауны 40 проб по 0,25 м² , 20 проб по 0,5 м² и 10 проб по 1 м² . Для каждой из серий необходимо определить среднеарифметическую величину сбора данного вида на одну пробу (m) и дисперсию (δ^2).

По виду зависимости дисперсии от средней можно выбрать индекс агрегированности и теоретическое распределение для описания размещения особей. В одном случае коэффициент дисперсии (дисперсия, деленная на среднеарифметическую) не будет зависеть от средней, т.е. будет почти одной и той же величиной, независимо от размера пробы, в другом же – будет сначала линейно возрастать с увеличением средней (размера пробы), отходя от единицы на оси ординат (рис.22). При достижении пробой величины скопления особей на графике имеет место точка перегиба кривой и далее с увеличением пробы коэффициент дисперсии почти не меняется.

В первом случае в качестве индекса агрегированности можно выбрать сам коэффициент дисперсии. Теоретические распределения, соответствующие данному случаю –распределения Неймана (J.Neyman, 1939) и Томас (M.Thomas, 1949). Эти распределения имеют место, когда размер пробы значительно больше скопления особей. В общем такие случаи редки в практике и мы не будем здесь далее на них останавливаться.

Гораздо чаще коэффициент дисперсии возрастает с увеличением пробы, т.е. скопления велики по сравнению с площадью, охватываемой пробой. В этом случае необходимо использовать иные, чем коэффициент дисперсии, индексы агрегированности. Перечислим некоторые из них.

Л.Р.Тейлор (L.R.Taylor, 1961) на основании изучения размещения на местности многих видов насекомых предложил следующую эмпирическую формулу:

$\delta^2 = am^b$ где a – величина, зависящая от размера пробы, а b – индекс уровня агрегированности. Чем больше b , тем выше этот уровень.

Коэффициенты a и b можно вычислить, логарифмируя приведенное выше уравнение:

$$\log \delta^2 = \log a + b \log \bar{m}.$$

Так как это уравнение с двумя неизвестными, необходимо провести две серии учетов с разными размерами проб.

Другая тоже эмпирическая формула была предложена японскими исследователями (S.Ivao, E.Kuno, 1968):

$\delta^2 = (\beta - 1)\bar{m}^2 + (\alpha + 1)\bar{m}$ В этой формуле коэффициент α определяет, что является основным параметром анализируемого размещения: отдельные особи или их скопления, а коэффициент β показывает агрегированность этих компонентов в пространстве.

Чаще, по крайней мере в отечественной литературе, используют тоже эмпирический индекс агрегированности М. Мориситы (M.Morisita, 1959):

$$I = q \frac{\sum_i^q x_i(x_i - 1)}{N(N-1)},$$

где I – индекс агрегированности, q – общее число проб данного размера, i x – реальное число особей в каждой пробе, N – общее (суммарное) число особей во всех q пробах. Этот показатель при агрегированном размещении больше единицы.

Агрегированное размещение во многих случаях хорошо описывается, так называемым отрицательным биномиальным распределением. Поэтому в качестве индекса целесообразно использовать константу K этого распределения. Ее можно подсчитать по следующей

$$\text{формуле: } \frac{\delta^2}{\bar{m}} = \bar{m} \frac{1}{K} + 1$$

Приближение K к нулю свидетельствует о большой агрегированности популяции.

Наоборот, чем больше K , тем распределение сборов по пробам ближе к случайному. Так, по данным В.Е. Уотерса (V.E.Waters, 1959), при низкой плотности популяции *Choristoneura fumiferana* константа K изменяется в пределах 1–5 (агрегированное размещение). При более высокой плотности популяции их размещение становится все более случайным (значение K в пределах 6 – 50).

Иногда используют также величину C , обратную K :

$$C = \frac{1}{K} = \frac{\delta^2}{\bar{m}^2} - \frac{1}{\bar{m}} = \frac{\delta^2 - \bar{m}}{\bar{m}^2}$$

Величина C может быть определена как тангенс угла наклона графика зависимости коэффициента дисперсии от средней (от размера пробы).

Индекс Мориситы и константы отрицательного биномиального распределения связаны друг с другом следующим образом:

$$I = C + 1 = \frac{1}{K} + 1$$

А.В.Смулов (1975) предложил в качестве индекса агрегированности A K следующую формулу:

$$K_A = 1 - \frac{\bar{m}}{\bar{m}}$$

где \bar{m} – средняя плотность популяции в пределах всей занимаемой ею территории, включая незаселенные пространства, \bar{m} – средняя плотность в местах скоплений. При полностью случайном распределении этот индекс равен нулю, а при максимальной агрегированности он будет стремиться к единице. Индекс А.В.Смулова имеет наглядный биологический смысл, так как показывает, какая часть общей площади не занята скоплениями. Связь между этим индексом и предыдущими можно выразить следующим образом:

$$K_A = 1 - \frac{1}{1 + \frac{1}{K}} = \frac{K}{K+1}$$

Мы уже упоминали выше, что в случае агрегированного размещения особей коэффициент дисперсии сначала увеличивается при увеличении размера пробы (соответственно и увеличении среднего количества особей в пробе). Эти изменения связаны с соотношением размера пробы и средней площади, занимаемой скоплением особей. В принципе здесь мы всегда имеем дело, как минимум, с "двойным" размещением: размещением скоплений на местности и размещением самих особей внутри скоплений. Возможно и образование групп скоплений.

Известны два теоретических распределения, соответствующих данной ситуации. Это отрицательное биномиальное распределение (C.J.Bliss, R.A.Fischer, 1953; рис.23) и трехпараметрическое распределение (А.В. Смуров, 1975). На практике чаще используют сравнение эмпирических данных с расчетом по формуле отрицательного биномиального распределения (эта формула является лишь хорошей аппроксимацией, более подробно это изложено в книге А.В.Смулова и Л.В.Полищука, 1989) Согласно формуле отрицательного биномиального распределения вероятность обнаружения в

пробе x особей $P_x = \frac{\Gamma(K+x)}{x! \Gamma(K)} \cdot \left(\frac{\bar{m}}{\bar{m}+K}\right)^x \cdot \left(\frac{K}{K+\bar{m}}\right)^K$ где $\Gamma(K+x)$ и $\Gamma(K)$ – гамма-функции, т.е. факториалы дробных чисел, K – константа отрицательного биномиального распределения, а \bar{m} – среднее количество особей в пробах.

Гамма-функция может быть вычислена по следующей приближенной формуле: $\Gamma(x) = \sqrt{2\pi(x-1)} \cdot (x-1)^{(x-1)} \cdot e^{-x+1}$.

Как отмечалось, А.В.Смуровым было предложено так называемое трехпараметрическое распределение, основанное на следующих параметрах: общей средней плотности популяции, плотности в пределах скоплений и плотности вне скоплений. Согласно этому распределению, как в случае отрицательного биномиального распределения, коэффициент дисперсии также меняется в зависимости от величины пробы.

Все эти теоретические распределения могут переходить друг в друга при существенном изменении их параметров. Поэтому, если нет уверенности в справедливости какой-либо определенной модели распределения, рекомендуется использовать так называемое трехпараметрическое распределение Пуассона с нулями, являющееся наиболее универсальным.

3. УЧЕТ ЧИСЛЕННОСТИ

Определение численности насекомых исключительно важно не только в теоретическом отношении, но и в практических целях. Контроль за состоянием биоценоза невозможен без регулярных учетов численности членистоногих. Однако необходимо подчеркнуть, что, в отличие от крупных животных, например зубров или амурских тигров, полностью учесть численность членистоногих, входящих в данную популяцию, за редчайшими исключениями, невозможно. Поэтому при учетах численности членистоногих всегда используют косвенные методы, позволяющие сделать лишь приближенное заключение о численности их популяции.

Строго говоря, значение членистоногих данного вида в жизни биоценоза определяется не его суммарной численностью, а плотностью популяции. В практике как показатель плотности часто используют среднее количество особей данного вида в расчете на одно растение. Очевидно, что оба эти показателя легко переводятся друг в друга, так как на одно растение приходится определенная площадь. В лесной энтомологии как показатель плотности обычно используют процент деревьев, заселенных данным фитофагом.

Для каждого вида можно установить определенную связь между процентом заселенных деревьев и средним числом особей на дерево.

Применяются и более специальные показатели плотности. Например, для сосновых лубоедов целесообразно определять "экологическую плотность" – число особей на единицу поверхности кормового субстрата, (коры) отдельно жуков родительского поколения, яиц и жуков молодого поколения, а также плотность поселения – число семей или число маточных ходов лубоедов на единицу поверхности кормового субстрата (Е.Г.Мозолевская, 1983).

Конечно, нет полностью универсальных методов учета, пригодных для любых членистоногих на любых стадиях их развития. Но некоторые методы позволяют все же учитывать представителей многих видов и даже отрядов (визуальный учет на растении, кошение энтомологическим сачком). При выборе метода учета следует также обращать внимание на качество получаемого материала. Так, при визуальном учете возможны ошибки в определении видового состава. При сборе светловушкой повреждается значительная часть объектов.

Простейшие методы учета численности

Иногда применяют учет на линейных маршрутах (*маршрутный учет*). Очевидно, что данный метод применим только для учета крупных и хорошо заметных членистоногих. Тогда общая плотность популяции может быть определена по формуле: $P = \frac{N}{SR}$, где P – плотность популяции в расчете на 1 м², N – суммарное число особей, обнаруженных на обследуемой поверхности вдоль маршрута (только по одной стороне – слева или справа от наблюдателя), S – длина маршрута, R – ширина обследуемой поверхности. Маршрутный учет

может оказаться полезным при изучении населения бабочек, летающих днем. Однако, такой учет будет очень приблизительным из-за изменений процента бабочек, находящихся в активном состоянии, а также из-за мигрирующих особей, численность которых может во много раз превышать численность локальной популяции, но они могут как остаться в этом районе, так и пролететь дальше.

Конечно, сравнивать численность разных видов или одного вида в разные годы можно только по учетам за очень длительный срок. Результаты, полученные в отдельные случайно выбранные дни или даже в один и тот же день, но в разные годы, очевидно, невозможно интерпретировать.

Для учета численности в небольших относительно изолированных биотопах был предложен так называемый *метод исчерпывания*. При таком учете необходимо, чтобы эмиграция и иммиграция насекомых были очень незначительными, что достигается либо при наблюдениях за относительно медленно передвигающимися особями, либо при искусственных препятствиях для перемещения, например, постройке загоронок, которые не могут перейти нелетающие членистоногие. Кроме того, исходно предполагается, что эффективность метода сбора примерно одинакова при разных уровнях численности популяции. Предположим, что в первый улов на обследуемой территории выловили долю населения, равную p . Если вся популяция состоит из a насекомых, то в этом улове будет ap особей, а останется невыловленным $a(1 - p)$. При следующем вылове останется уже $a(1 - p)^2$, при x -ном вылове будет поймано $rap(1 - p)^{x-1}$ особи, а останется $a(1 - p)^x$ (А.А.Любищев, 1958). С каждым уловом его абсолютная величина будет снижаться.

Формулы учета методом исчерпывания следующие:

$$M_0 = \frac{A_1^2}{A_1 - A_2}; M_0 = A_1 + \frac{A_1^2}{A_2 - A_3} \quad \text{или} \quad M_0 = \frac{A_1(A_1 + A_2)}{A_1 - A_3}.$$

Л.Н.Медведев (1971)

предлагает эти формулы для учета с помощью энтомологического кошения. Однако на практике учет таким способом осуществим далеко не для всех объектов.

Так, А.А.Любищев (1958) показал, что даже при очень тщательном обкашивании растительности сачком улавливается всего около 1 % популяции, поэтому следующие друг за другом учеты на одном и том же месте совсем не обязательно покажут снижение численности на обследуемом участке. Кроме того, результаты учетов существенно зависят от погоды и времени суток. Производить же учеты сразу один за другим нельзя, так как после обкашивания сачком неизбежно нарушается распределение насекомых на растении.

Метод исчерпывания был успешно применен А.И.Кудриным (1971) при учете численности нелетающих или редко летающих жуужелиц. Этот автор огораживал участок, заселенный жуужелицами, специальным заборчиком, чтобы свести к нулю эмиграцию и иммиграцию. Вылов же на участке проводился на протяжении многих суток с помощью ловушек Барбера (банок, вкопанных в землю на уровне ее поверхности).

Также далеко не во всех случаях применим метод маркировки и последующего отлова. Суть этого метода сводится к следующему. На обследуемом ограниченном участке вылавливают определенное число особей. Их метят, опять выпускают в природу, дожидаются, пока они равномерно распределятся по биотопу, а потом проводят повторный вылов. Тогда:

$$M_0 = \frac{ab}{c},$$

где M_0 – численность особей на всем участке, a – число пойманных и вновь выпущенных особей, b – число всех пойманных особей, c – число вновь пойманных меченых особей.

Очевидно, что при таком учете необходимо соблюдение, по крайней мере трех условий: 1) меченые особи после выпуска распределяются по всему участку случайно; 2) практически отсутствует эмиграция и иммиграция и 3) поимка и мечение насекомых никак не отражаются на их активности.

Несколько слов о нанесении меток на насекомых. Чаще всего применяют быстро сохнущие и несмываемые нитрокраски или даже лак для ногтей. Бабочек метят, наклеивая на крыло кружок тончайшей фольги, который видно издалека по блеску. На неопушенных надкрыльях некоторых жуков метки почти не держатся, поэтому их метят, прокалывая надкрылья специальным пробойником или ампутировав небольшой кусочек надкрылья. Возможно нанесение меток с помощью радиоактивных изотопов. Конечно, мечение насекомых применяется не только для учета их численности, но и для других целей, прежде всего для изучения миграций.

Сложен также вопрос о сроке, через который надо проводить второй сбор насекомых. Этот интервал времени не может быть слишком большим, так как за это время могут появиться новые особи, погибает часть меченых, происходит в какой-то мере эмиграция и иммиграция. Слишком же короткий интервал может оказаться недостаточным для равномерного "перемешивания" популяции. Иногда здесь имеют значение и физиологические особенности изучаемых насекомых. Так, при вылове мух цеце на жертве, второго прилета можно ожидать только через определенный срок (С.Н.Н. Jackson, 1939). Этот автор, применяя различные краски для меток, определил изменения повторного вылова меченых мух на протяжении 6 последующих недель. Полученные им величины выловов, выраженные в логарифмах, располагались на графике по прямой постепенно снижающейся линии, что позволило путем математической интерполяции определить процент вылова меченых особей, который мог бы иметь место в тот день, когда были выпущены меченые особи.

Учет численности популяций с помощью проб

Невозможно учесть всех насекомых на обследуемой территории. В принципе, в этом и нет необходимости, так как для принятия какого-либо практического решения необходимо знать лишь ориентировочное значение плотности популяции, взятое с определенной степенью точности. Иногда вполне достаточна только информация о том, превышает ли средняя плотность какой-то определенный, заранее установленный уровень. Поэтому вместо обследования всей территории подсчитывают численность насекомых на небольших, случайно взятых участках одинакового размера и по таким *пробам*

судят о плотности популяции насекомых на всей территории. В качестве проб могут выступать небольшие количества растительного опада и грунта, взятые с определенных маленьких площадок, отдельно взятые на поле растения, участки коры или отдельные ветки дерева, определенным образом расположенные в кроне (например, на определенной высоте над землей).

Как пробы иногда используют сборы насекомых сачком или какими-либо ловушками. Последнее, однако, нежелательно, так как обычно оказывается невозможным пересчет результатов сбора на реальную плотность, поскольку *уловистость*, т.е. доля учтенных особей от их общего числа в популяции варьирует в зависимости от погоды, физиологического состояния насекомых, а также от личности учетчика. Правда, по мнению В.Н.Беклемишева (1934), учет с помощью сачка в воде дает достаточно точные результаты, поскольку в такой сачок попадает около 60% общего количества личинок комаров в полосе захвата (*уловистость* – 0,6)

Иногда определяют такую относительную величину как *встречаемость* – долю проб, в которых есть насекомые данного вида. Эта характеристика очень удобна, если в качестве пробы используется отдельное растение. Если размеры проб могут быть изменены, то встречаемость будет возрастать с их увеличением.

При определении плотности популяции необходимо сначала решить следующие вопросы:

1. С какой степенью точности мы должны учесть численность?
2. Каков должен быть размер (площадь) пробы?
3. Сколько проб мы должны взять для проведения учета с заданной степенью точности?
4. Как эти пробы должны быть распределены на местности?

Очевидно, что даже при попытке сплошного обследования мы никогда не добьемся 100%–ной точности учета. При любом обследовании всегда остаются в силе ошибки, связанные с несовершенством самого процесса учета. В частности, при почвенно–зоологическом исследовании для всех видов с умеренным уровнем численности ошибка средней при учете лежит в пределах 15 – 40% и редко бывает ниже 10%. По-видимому, реальная точность учетов в сельскохозяйственной практике также не превышает 80%.

Бессмысленно добиваться значительного повышения точности выборочного учета за счет увеличения числа или объема проб, если при учете каждой пробы имеют место значительные ошибки. Однако ошибка 20% означает, что в одном случае из пяти мы рискуем принять ошибочное решение.

Размер пробы определяется традицией, размерами и подвижностью учитываемых насекомых и типом их пространственного размещения. Мелкие пробы более равномерно охватывают площадь, на которой проводится учет. С другой стороны, взятие более крупных проб той же суммарной площади менее трудоемко. Рекомендуются подбирать размер почвенной пробы так, чтобы в пробах были десятки, но не единицы и не сотни особей (Э.Макфедьен, 1965). Соответственно, для почвенных насекомых при их линейных размерах около 30 мм площадь пробы должна быть не менее 0,5 м², при длине около 10 мм –

0,25 м². Если же длина тела меньше 10 мм, то можно ограничиться пробами площадью 0,125 м². Для учета же, например ногохвосток, могут быть использованы мелкие пробы 5х5 см.

В принципе, оптимальный размер пробы должен приводить к минимальной дисперсии результатов при минимальных затратах труда и времени. (У.Г. Кокрен, 1976). В частности, в лесной энтомологии может быть

$$P_{\text{опт}} = \frac{\delta_{\text{вн}}^2 T}{\delta_{\text{мп}}^2 t},$$

использована следующая формула: где $P_{\text{опт}}$ – оптимальный размер учетной единицы, $\delta_{\text{вн}}^2$ – внутрипробная дисперсия, $\delta_{\text{мп}}^2$ – межпробная дисперсия, T – время, необходимое для перехода от одной учетной единицы (пробы) к другой, т.е. от одного дерева к другому, t – время на анализ единицы учета.

В данном случае имеет место несколько особая ситуация, так как в учете используются отдельные ветви, взятые из кроны одного или нескольких стоящих рядом деревьев. Соответственно, можно говорить о дисперсии плотности популяции внутри кроны дерева (внутрипробная дисперсия) и между деревьями. Пример подобного расчета оптимальных размеров выборки в кроне дерева приведен в статье А.И.Воронцова, А.В.Голубева и Е.Г.Мозолева (1983).

Число проб, позволяющее с определенной точностью сделать вывод о численности популяции, можно определить с помощью следующей формулы:

$$n = \left(\frac{t\delta}{\epsilon m} \right)^2,$$

где n – необходимое число проб, t – критерий Стьюдента, который при точности 0,8 (ошибка 0,2) будет около 1,5, δ – дисперсия, полученная при предварительном исследовании, m – среднее количество особей на пробу тоже по результатам предварительного исследования, ϵ – выбранная произвольно величина ошибки в долях по отношению к средней (обычно принимается в пределах 10–20%, т.е. 0,1 или 0,2). Эта формула показывает, что, например, за снижение уровня ошибки вдвое, необходимо увеличить количества проб вчетверо.

В случае размещения, соответствующего отрицательному биномиальному распределению, можно воспользоваться показателем этого распределения K . Тогда, если принять, что распределение ошибок по отношению к генеральной совокупности является нормальным, то

необходимое число проб равно: $n = \frac{t_2 \left(\frac{1}{m} + \frac{1}{K} \right)}{\epsilon^2}$. Символы те же, что в формуле выше. Вопрос о пространственном размещении проб является особенно острым, так как здесь очень трудно избавиться от элементов субъективности. В случае почвенных проб или изучения населения травянистого покрова рекомендуется составить более или менее подробный план участка, разбить его на квадраты, каждый из которых будет, как правило, значительно больше площади пробы, пронумеровать эти квадраты, исключая те участки, где брать пробы невозможно или бесполезно. Далее же для выбора квадратов, где будет производиться учет, целесообразно использовать таблицы случайных чисел.

Можно написать все номера на отдельных карточках и после перемешивания их в коробке вытаскивать последовательно. Заранее следует определить, в какой части квадрата брать пробу: в центре или в одном из его углов. Если проводится учет насекомых, приуроченных к "пятнам" с определенной растительностью, то можно использовать применяемый в геоботанике метод. Наблюдатель становится в определенной точке выбранного квадрата и кидает назад через плечо какой-либо предмет, обычно тяжелую палку. Далее для взятия пробы выбирают пятно растительности, ближайшее к месту падения предмета.

Вообще, если обследуемая территория неоднородна в геоботаническом отношении, то при необходимости определить среднюю плотность популяции для всей территории, надо распределить выбираемые пробы по геоботаническим ассоциациям пропорционально их площадям. Аналогичным образом в кроне дерева или на высоком травянистом растении учет проводится отдельно на разных уровнях высоты над почвой. Затем все эти данные сводятся вместе, принимая во внимание их "удельный вес" (послойный метод),

соответственно формуле $X_{\text{общ}} = \frac{\sum_i N_i X_i}{N}$, где $X_{\text{общ}}$ – средняя плотность популяции в расчете на все растение или единицу поверхности почвы, N_i – объем "слоя", например, суммарная масса листьев в данном "слое", X_i – плотность популяции в этом "слое", N – суммарный объем всех "слоев". Общая дисперсия

в этом случае может быть определена по формуле: $\delta_{\text{общ}}^2 = \frac{\sum_i N_i \delta_i^2}{N}$, где δ_i^2 – дисперсия отдельно для каждого "слоя", N_i и N – те же, что в предыдущей формуле.

На поле с сельскохозяйственной культурой проводят учеты насекомых на отдельных растениях по определенному маршруту, отсчитывая каждый раз их определенное количество от начала маршрута. Благодаря этому субъективный выбор растений затруднен или невозможен. Маршрут по полю пролагают таким образом, чтобы это было удобнее наблюдателю, однако он всегда должен быть стандартным, а также обязательно пересекать все поле либо наискось, либо по линии, параллельной краям поля. Так как насекомые более обильны по краю поля, этот маршрут должен предусматривать расположение около 70% обследуемых растений в краевой зоне поля. При учетах на древесной растительности в садах или лесах определяют плотность популяции насекомого в расчете на один лист (белокрылка) или на 100 г зеленой массы. При этом также решается задача о подборе пробных листьев или ветвей в кроне, исходя из особенностей распределения на растении насекомых данного вида.

Помимо визуальных учетов на растениях часто применяется также кошение энтомологическим сачком. Наблюдатель проходит в определенном месте между рядами сельскохозяйственных растений, делая при этом обычно 50 взмахов сачком. Энтомологическое кошение дает очень неточные результаты, зависящие от наблюдателя, погоды, направления ветра и времени суток. В неблагоприятное для их активности время насекомые уходят под

кору, в пазухи листьев, спускаются на почву, прячась в ее трещины, в подстилку. При этом они оказываются недоступными для сачка. Если суточные изменения условий достаточно регулярны, то оказывается возможным составить таблицы коэффициентов поправок соответственно виду насекомого и времени суток. Физически невозможно проводить учеты на всех полях, и каждый раз в одно и то же время суток. Однако энтомологическое кошение — один из наименее трудоемких и быстрых способов ориентировочного учета численности многих насекомых на поле, позволяющий сделать предварительные выводы.

Методы учета почвенных насекомых описаны в книге "Количественные методы в почвенной зоологии"(1987), хвоелистогрызущих насекомых — в статье А.И.Воронцова, А.В.Голубева и Е.Г.Мозолевской (1983).

Учет с фиксированным уровнем точности и метод обратного биномиального выбора

Проведение учетов численности насекомых — очень важная в практическом отношении, но, как правило, исключительно трудоемкая работа. Если нужно определить уровень плотности с заданной степенью точности, следует собрать и обработать определенное количество проб. Однако можно не подсчитывать заранее необходимое количество проб, но проводить учеты последовательно, пока полученные результаты не достигнут определенной степени точности. Для такого учета с фиксированным уровнем точности надо на основе предварительных исследований вычислить так называемую "*стоп-линию*" и нанести ее на график, где ось ординат — сумма всех последовательно взятых определений плотности (рис.24). Очевидно, что результаты этих последовательных определений будут соответствовать восходящей кривой. Когда эта кривая пересекает "*стоп-линию*", достигается фиксированный уровень точности. Очевидно, что после проведения некоторого количества учетов мы можем нанести эти данные на график и, наметив примерный ход линии графика, определить общее количество проб, необходимое для данной степени точности учета. На рис. 24 показано, что в результате n 0 числа проб собрано всего Q насекомых. Продолжая диагональ прямоугольника, доводим ее до пересечения со "*стоп-линией*". Перпендикуляр, опущенный из точки пересечения M на ось абсцисс, покажет, что необходимо взять 1 n проб. Метод обратного биномиального выбора основан на том, что процент проб, содержащих данных насекомых (встречаемость), отражает их реальное количество в природе. Это справедливо, конечно, только при постоянном размере пробы. Расчет основан на формуле отрицательного биномиального распределения. На графике (Рис.25) показано соотношение между долей заселенных деревьев и средним количеством кладок на дерево и доверительные интервалы для двух уровней численности. Такой метод не требует реального подсчета насекомых, и учет на каждом дереве прекращается сразу же после обнаружения хотя бы одной особи. Следовательно, значительно сокращается трудоемкость учета. Этот метод оказывается очень перспективным и в сельскохозяйственной практике.

Рис.25. Метод последовательного учета

Возможны и другие способы сокращения работы при учете насекомых. Обратим внимание, что при взятии проб мы гарантировали одинаковую ошибку независимо от уровня численности насекомых. Всегда ли в этом есть необходимость? Очевидно, что при практических учетах важно знать не столько реальную численность насекомых, сколько превышает ли она допустимый уровень, возникает ли опасность потери существенной части урожая. Соответственно, при низких уровнях численности можно ее завысить или занижить в несколько раз без какого-либо ущерба. Наоборот, при приближении к критическим уровням точность определения численности приобретает особое значение. Здесь даже небольшая ошибка может привести к существенной потере материальных средств, к ненужному загрязнению местности. План последовательного учета с интервальной оценкой плотности популяции позволяет сократить затраты труда примерно вдвое по сравнению с традиционными методами определения численности. Пример подобного плана последовательного учета приведен на рисунке 26. Здесь показаны три градации: сильное, среднее и слабое заражение вредителем. Для практических нужд, по-видимому, достаточно только двух градаций: выше порога вредоносности и ниже него.

Эти планы представляют собой оси координат. Ось абсцисс – последовательность проб, которые берутся для учета (1,2,3 и т.д.), а ось ординат – сумма учтенных насекомых, обнаруженных в этих пробах. На осях ординат нанесены также зоны неопределенности, каждая из которых ограничена двумя параллельными линиями, идущими под углом и симметрично по отношению к нулевой точке. На рисунке показано по две такие зоны, но при расчете, исходя из порога вредоносности, достаточно одной. Для расчета этих зон, точнее линий, их ограничивающих, необходимо на основе предварительных учетов найти среднее число особей на пробу и дисперсию этих данных, выбрать порог вредоносности, а также уровень достоверности нашего учета. Когда эти зоны построены, мы начинаем наносить на график результаты последовательно взятых проб. Получающаяся восходящая кривая в зависимости от ее наклона продолжается за пределами зоны неопределенности выше, или ниже ее. Соответственно, численность учитываемых насекомых оказывается выше или ниже порога вредоносности.

Методы учета относительной численности

Все перечисленные нами выше методы учета были направлены на то, чтобы получить представление о реальном уровне численности объекта или, по крайней мере не превышает ли эта численность какую-то ранее установленную нами границу. Однако существует ряд методов, с помощью которых можно судить о численности лишь косвенно, либо по какой-то части популяции, либо по результатам деятельности насекомых. Такие методы дают ориентировочное представление о численности насекомых и о тенденциях ее изменений. В качестве примера М.С.Гиляров(1975) приводит учет почвенной мезофауны наблюдателем, идущим за плугом. Конечно, есть лишь определенная корреляция между количеством личинок насекомых, обнаруженных этим способом, и абсолютной численностью.

Строго говоря, и метод энтомологического кошения также дает лишь ориентировочную оценку численности, равно как и определение плотности по числу поврежденных растений или листьев, цветов, бутонов, плодов, а также по числу экскрементов насекомых или их личинных шкурок.

Очень часто о численности популяции судят по результатам уловов насекомых с помощью различных ловушек. Все эти ловушки можно разделить на две категории: без привлекающих агентов, в которые насекомые попадают случайно, и специально привлекающие насекомых. Первые всегда собирают значительно меньше насекомых, чем вторые. Однако результаты, полученные с помощью ловушек без привлекающих агентов гораздо легче интерпретируются. Дело в том, что привлекательность факторов, например, света или химических стимулов, в значительной степени зависит от погоды и физиологического состояния насекомых. Поэтому малый сбор, полученный с помощью такой ловушки, можно трактовать либо как реальную низкую численность объекта, либо как снижение привлекательности фактора при той же или даже большей численности. Среди ловушек без привлекающих факторов следует упомянуть земляные ловушки Барбера (банки, вкопанные в почву), оконные ловушки, где случайно пролетающие насекомые ударяются о стекло и падают в фиксирующий раствор (М.Н.Самков, Д.Б.Чернышев, 1983), сачки, закрепленные на общей вращающейся оси, ловушки, всасывающие насекомых вместе с воздухом, ловушки Малеза, представляющие собой куполообразный тент, открытая вершина которого является вершей с фиксирующим раствором. Все эти ловушки рассчитаны на случайное попадание в них передвигающихся насекомых. Однако величина их улова зависит не только от численности популяций насекомых, но и от уровня подвижности. Кроме того, в зависимости от времени суток и года, от погоды или по другим причинам пути и уровни полета насекомых могут меняться. Достаточно лишь насекомым лететь немного выше, чтобы не попадать ни во всасывающие воздух, ни в оконные ловушки.

Ловушки с привлекающими насекомых факторами также очень разнообразны. Простейшие из них – пучки выполотой травы и сорняков для привлечения гусениц подгрызающих совок, а также жуков-щелкунов и жужелиц. В ряде случаев для увеличения сбора ловушками Барбера также применяют различные, обычно пищевые приманки. На практике широко используют целый набор ловушек с половыми феромонами, а также светоловушки.

Совершенно очевидно, что ни одна из этих ловушек не может дать надежной информации ни о времени появления тех или иных насекомых, ни об их реальной численности. В частности, фенологические сроки появления имаго ряда бабочек и жуков, полученные с помощью светоловушки, могут отставать от реальных на 10–15 дней. Причина этого – изменение времени лета имаго по отношению к световому дню. Так, в мае лет может завершаться еще до наступления темноты или по крайней мере еще до достижения того уровня естественной освещенности, когда становится возможным лет насекомых данного вида на свет. Большое количество насекомых, выловленных

светоловушкой, не всегда означает, что реальная численность местной популяции очень высока. Некоторые бабочки могут привлекаться светом во время их массовых миграций, так сказать – "на пролете". Тем не менее сбор насекомых с помощью феромонных и световых ловушек широко применяется, благодаря простоте их использования и получению большого количества материала. Вопрос же об истинной ценности этих материалов, как правило, не рассматривается.

ВОЗРАСТНАЯ И ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ

Возрастная и половая структура популяции насекомых – важнейшие показатели состояния популяции, подъема или спада ее численности. Анализ гибели насекомых на разных стадиях развития (таблицы выживания) является основой для понимания динамики численности популяций. Во многих случаях картина возрастного и полового состава популяций принципиально отличается от таковой у позвоночных, описанной в многочисленных руководствах по экологии. У общественных насекомых, помимо возрастной и половой структуры популяций, имеет место также разделение всех особей на касты, которое мы здесь не рассматриваем.

Возрастной состав популяции

Под возрастным составом популяции насекомых следует понимать соотношение численностей насекомых на разных стадиях развития или имаго разных возрастов в каждый данный момент времени. Если неблагоприятный сезон могут пережить только насекомые на одной какой-либо стадии, то именно они и будут представлены в течение всего этого сезона. Наличие в это время только половозрелых особей не будет означать, что популяция вымирает, равно как наличие только яиц не свидетельствует о бурном развитии популяции. Однако и в дальнейшем популяция в каждый момент времени может быть представлена только одной или двумя стадиями развития. Это особенно типично для моновольтинных видов. Чем больше поколений проходит за год, тем большее количество стадий можно найти одновременно. Поэтому широко известные возрастные "пирамиды", показывающие соотношение особей разных возрастов у позвоночных и дающие возможность оценить способность популяции к увеличению численности, для насекомых могут быть получены лишь в редких случаях. Однако, например, в случае длительного выращивания большого количества особей в лабораторной культуре соотношение их численностей на разных стадиях развития является хорошим показателем состояния культуры. Для периода экспоненциального роста численности и начального освоения субстрата типично большое количество личинок. Наоборот, повышение численности личинок старших возрастов и имаго соответствует прекращению нарастания численности насекомых в культуре и исчерпанию жизненных ресурсов (Никитина–Петрова и др., 1986).

Таблицы выживания

Насекомые, подобно большинству других беспозвоночных, отличаются низкой *выживаемостью*, т.е. малой вероятностью выживания особи в процессе развития. Действительно, численность популяции в природе при неизменных средних условиях всегда остается примерно на одном и том же среднем уровне, а плодовитость же одной самки насекомых колеблется от нескольких десятков до нескольких тысяч яиц. Это означает, что шанс каждой особи дойти до половозрелого состояния очень мал. Для насекомых, в общем, типична высокая смертность на ранних стадиях развития. Особенно часто погибают яйца и личинки младших возрастов. Соответственно, *кривая выживания* насекомых в большинстве случаев вогнутая, что показывает сначала быстрый, а потом замедленный спад численности по мере развития. Анализ выживания насекомых определенного вида на разных стадиях их развития может быть представлен как таблица выживания. Составление этих таблиц – удобный способ проследить изменения возрастного состава популяции на протяжении развития и, что особенно важно, проанализировать конкретное влияние различных биотических и абиотических факторов на численность популяции.

В самом простом случае мы имеем дело с моновольтиным видом и неперекрывающимися поколениями. Предположим, что плотность популяции только что отложенных яиц (a_x) равна 1000 на один м². На протяжении развития 900 яиц погибает по разным причинам, которые можно учесть отдельно (например, от яйцевых паразитов, вымерзания, вымачивания и т.д.). Тогда плотность популяции личинок первого возраста (a_{x+1}) будет равна 100 на м². Предположим далее, что позже можно обнаружить только 10 личинок второго возраста на 1 м² (a_{x+2}). Следовательно, ряд, показывающий плотность популяции на этих трех разных стадиях будет следующим: 1000, 100 и 10.

Если принять исходную плотность за единицу, то доля выведшихся личинок первого возраста (I_{x+1}), будет равна 0,1, а личинок второго возраста (I_{x+2}) – 0,01. Соответственно, смертность (d_x) на стадии яйца равна $1 - 0,1 = 0,9$, а личинок первого возраста $0,1 - 0,01 = 0,09$.

Важной характеристикой является также коэффициент *смертности* – q_x . Он равен частному от деления d_x / I_x , т.е. соотношению доли погибших особей к доле выживших. В нашем случае он равен $0,9/1,0 = 0,9$ для яиц и $0,09/0,1 = 0,9$ для личинок первого возраста. При расчетах удобнее оперировать не с самими числами, а с их логарифмами. Это существенно, в частности, при расчете *интенсивности смертности* (k_x), которая представляет собой разность $\log a_x$ (логарифм числа особей в начале развития стадии) и $\log a_{x+1}$ (логарифм числа особей в конце развития этой – начале развития следующей стадии). В нашем случае данный коэффициент для стадии яйца равен $3 - 2 = 1$ ($\log 1000 = 3$; $\log 100 = 2$). Ту же величину мы получим для личинок первого возраста ($2 - 1 = 1$). Оба эти показателя – коэффициент смертности и интенсивность смертности имеют большое значение при анализе динамики численности популяции.

Анализируя таблицы выживания за ряд поколений, можно проследить, как численность популяции связана с уровнем того или иного фактора среды.

В качестве одного из конкретных примеров рассмотрим таблицу выживания бабочки зимней пяденицы *Operophtera brumata* L., опубликованную в книге Д.К.Варли, Д.К.Градуелла и М.П.Хассела (1978) (табл.2).

Таблица выживания для зимней пяденицы (на 1955–1956 г.) (по Д.К.Варли, Д.Р.Градуеллу и М.П.Хасселу, 1978 с изменениями)

Показатели	a_x	m_x	d_x	$\log a_x$	k_x
Имаго	4,4*				
Яйца	658,0			2,82	
Гусеницы последнего возраста	96,4*	561,6	0,85	1,98	0,84
зараженные <i>Cyzenis</i>	90,2	6,2*	0,06	1,95	0,03
другими паразитами	87,6	2,6*	0,02	1,94	0,01
микроспоридиями	83,0	4,6*	0,04	1,92	0,02
Куколки					
съеденные хищниками	28,4	54,6	0,66	1,45	0,47
зараженные паразитами	15,0	13,4*	0,46**	1,18	0,27
Имаго – 1956г.	7,5*				

* звездочкой обозначены фактические наблюдения, остальные величины производные от них.

** смертность от хищников и паразитов рассмотрена как последовательные явления.

a_x – число особей, оставшихся в живых (на 1 м²); m_x – число погибших на данной стадии особей (на 1 м²); d_x – смертность (доля особей, погибших на данной стадии от данной причины); k_x – интенсивность смертности ($\log a_x - \log a_{x+1}$).

Бабочки этого вида выводятся из куколок поздней осенью. Практически бескрылые самки поднимаются по стволам деревьев вверх и откладывают яйца в трещинах коры. Чтобы определить численность бабочек, на стволах деревьев закрепляли вершеобразные ловушки. Эти ловушки располагали на 5 деревьях с общей площадью проекции полого на землю 282 м², по две на каждое дерево. Каждая из ловушек охватывала 1/8 периметра ствола, поэтому улов всеми ловушками соответствовал 1/4 численности всех самок на этом участке. Всего было поймано 413 самок. Очевидно, что на участке их должно было быть $413 \times 4 = 1652$, т.е. около 5,85 на 1 м². Одна четверть самок погибла в ловушках, следовательно, плотность популяции самок, отложивших яйца в кронах деревьев, была равна $5,85 \times 0,75 = 4,39$. По вскрытиям было установлено, что самки в среднем откладывали по 150 яиц. Следовательно в расчете на один м² было отложено около 658 яиц. Гусеницы, готовые к окукливанию, спускались вниз на шелковинках. Чтобы определить их численность, под каждое из пяти деревьев ставили I два лотка. В лотках накапливалась дождевая вода, в которой тонули спускающиеся гусеницы. Площадь каждого лотка была равна 0,5 м². Таким образом, можно было подсчитать число уходящих на окукливание гусениц на всем участке, а, кроме того, вскрывая пойманных гусениц, определить их зараженность мухой-

тахиной *Cyzenis albicans* Fll., другими паразитами и микроорганизмами. Если на 1 м² приходилось 658 яиц, то окукливающихся гусениц было всего 96,4, т.е. смертность достигала 0,85. Причины этой смертности остались неясными. Во всяком случае, из большинства яиц выводились гусеницы, а гибель от птиц, скорее всего, была очень незначительной. Возможно, что здесь имела место массовая эмиграция гусениц с деревьев, запаздывающих с весенним распусканием почек. Предполагалось, что все гусеницы, достигшие поверхности почвы, окукливались. Выживание куколок можно было определить по количеству бабочек, пойманных тем же методом следующей осенью. Для подсчета паразитов куколок землю под деревьями накрывали теми же самыми лотками, которые использовали ранее для сбора спускающихся для окукливания гусениц, перевернув их и воткнув краями в почву. В углы лотков были вмонтированы стеклянные пробирки. Паразиты, выходя из почвы под лотком, стремились к свету и скапливались в этих пробирках.

Интересна также приводящаяся теми же авторами таблица выживания паразитической тахины *Cyzenis* (табл.3). Громадная гибель яиц этой мухи явно связана с тем, что они откладываются не на хозяина, а на листья, поврежденные гусеницами, и шанс для яиц быть проглоченными гусеницами очень мал. Естественно, что в зависимости от конкретных условий и географического района таблицы выживания одного и того же вида могут существенно различаться. Выживание также будет различным и при разных уровнях численности. Однако на примере сосновой пяденицы *Bupalus piniarius* L. было показано, что вспышка массового размножения этого вида, хотя и меняет количественные соотношения, не приводит к качественным изменениям таблицы выживания (N.Broekhuizen et al., 1994).

Половой состав популяции

Под половой структурой популяции понимают численное соотношение самцов и самок. Практически все виды насекомых в своей основе бисексуальны, т.е. представлены самцами и самками, а в случае *партеногенеза* – только самками. Лишь среди некоторых термитофильных мух был отмечен *гермафродитизм*. Для насекомых, как и для большинства других животных типично соотношение полов близкое к 1 : 1. Однако это соотношение во многих случаях нарушается. Среди насекомых довольно широко распространен партеногенез, при котором популяция состоит только из самок или же соотношение численности полов меняется в широких пределах. Помимо генетических причин, соотношение полов может определяться соотношением выживаемости самцов и самок, которая может быть различной. Так, в начале вспышки размножения в популяции нередко преобладают самки, а после нее иногда оказывается значительно больше самцов, чем самок. Возможно, что последнее связано с меньшими размерами самцов, которым требуется меньше корма для завершения развития (А.З. Злотин, 1989).

Соотношение полов в популяции может быть хорошей характеристикой ее состояния, однако определить реальное соотношение полов в потомстве часто довольно сложно по следующим причинам.

Во-первых, соотношение полов в потомстве одной самки может зависеть от возраста последней. Соответственно, если самки начинают размножаться более или менее синхронно, соотношение полов в популяции будет определенным образом меняться во времени.

Во-вторых, при определении соотношения полов следует учитывать, что самцы могут выходить из куколок на несколько дней раньше самок (многие бабочки).

В-третьих, эффективность методов учета может оказаться различной для самцов и самок из-за различий в их поведении. Нередко особи одного пола менее заметны или более осторожны. Иногда особи разных полов располагаются, например, на разной высоте ствола, предпочитают различные уровни освещенности или влажности. В лаборатории, когда берется определенная группа особей, чтобы определить соотношение полов, не исключены ошибки из-за того, что к выходу из садка или пробирки подходят прежде всего представители того пола, которые отличаются большей подвижностью или более четко реагируют на силу тяжести.

Вариации в соотношении полов имеют большое экологическое значение. В популяциях, находящихся в состоянии депрессии, целесообразно выживание прежде всего именно самцов, несущих ту же часть генофонда, что и самки, но требующих для своего развития меньше питания. Кроме того, самцы обычно отличаются большей способностью к миграциям и, следовательно, имеют возможность найти более благоприятные условия. В случае *аррентокии* (один из типов факультативного партеногенеза, когда из неоплодотворенных яиц выводятся только самцы), типичной для многих перепончатокрылых, возникает также и обратная связь. Чем меньше самцов, тем больше неоплодотворенных самок и, следовательно, тем больше будет самцов в следующем поколении (см. следующий раздел). Соотношение полов в этом случае будет зависеть, с одной стороны, от наличия самцов родительского поколения и их активности, с другой – от поведения самок, которые и после спаривания могут откладывать неоплодотворенные яйца. С аррентокией связаны также сезонные изменения соотношения полов. Так, у перепончатокрылого *Encyrtus infidus* Rossi соотношение полов весной близко к 1:1, а летом преобладают самки (2,7:1).

Партеногенез

Партеногенез – это размножение неоплодотворенных самок. Возможно несколько типов партеногенеза. В случае *телитокии* самки производят только самок и, соответственно, популяция состоит только из них. Иногда телитокия сменяется во времени половым размножением. Перед этим неоплодотворенные самки производят как самок, так и самцов. Наконец, возможен такой тип размножения, когда самцы появляются в результате партеногенетического размножения и имеют гаплоидный набор хромосом, а самки отрождаются только из оплодотворенных яиц и диплоидны. Такой тип размножения, как отмечалось выше, называют *аррентокией*.

В принципе, *бисексуальность* (амфимиксис) дает большие преимущества организму. При половом размножении больше возможностей

для формирования наиболее соответствующих условиям фенотипов, возникают повышающие жизнеспособность явления гетерозиса, нейтрализуются вредные мутации, накапливается разнообразие генофонда под защитой доминантных генов. Поэтому, казалось бы, более сложное и требующее больших затрат энергии и времени бисексуальное размножение сохраняется почти во всех таксонах животных. Однако и партеногенез дает серьезные экологические преимущества. Во-первых, при партеногенезе более, чем вдвое, ускоряется размножение, так как в нем участвуют все имеющиеся в популяции особи и не тратится энергия и время на поиск полового партнера. Во-вторых, при партеногенезе имеет место генетическая изоляция, что приводит к быстрому отбору мутантов, независимо от доминантности признаков. Наконец, при партеногенезе возможно основание новой популяции только одной особью, что дает большие преимущества при заселении новых, особенно островных территорий (М.С.Гиляров, 1982).

Соответственно, партеногенез возникает или в тех случаях, когда при слабой защищенности особей и их большой смертности необходимо быстро увеличить численность популяции в природе (или же на границах ареалов, где вид редок и встреча особей разного пола затруднена. Партеногенез типичен также для относительно малоподвижных насекомых или насекомых, не способных к активному полету. Так, у мельчайших наездников-яйцеедов рода *Trichogramma* имеет место типичная для перепончатокрылых арренотокия, т.е. партеногенетическое отрождение самцов. Поиск брачного партнера для них затруднителен, так как зараженные трихограммой яйца хозяина встречаются относительно редко, срок жизни имаго не превышает нескольких дней, а активный полет практически не возможен из-за токов воздуха. Соответственно, вышедшие из зараженной кладки самцы трихограммы обычно на той же кладке дожидаются сестер и спариваются с ними (инбридинг). Однако благодаря арренотокии даже неоплодотворенная самка способна передать свой генофонд следующим поколениям. У некоторых же видов трихограммы типична телитокия и самцы вообще отсутствуют. Нередко партеногенез совпадает с отсутствием или недоразвитием крыльев у имаго (ряд жуков: стафилинид, короедов; некоторые бабочки: Psychidae – М.С.Гиляров, 1982). Но он возможен даже у таких хорошо летающих бабочек как тополевы бражник *Amorpha populi* L. Отсутствие крыльев также не обязательно влечет за собой партеногенез. Так, у известных бескрылых кузнечиков рода *Saga* – вид *S.pedo* Pall, представлен только самками, а *S. ephipigerra* и самками, и самцами. Наличие партеногенетического размножения у вида не исключает и возможность полового размножения. Среди потомства партеногенетически размножающихся самок палочника *Carausius morosus* Br. изредка оказываются и самцы (примерно 1 самец на 1000 самок). У многих насекомых партеногенез встречается только в отдельных частях ареала, чаще всего на его краях (некоторые тараканы, богомолы, палочники, саранчовые, эмбии, жуки–долгоносики).

Иногда партеногенетическое размножение в определенное время года заменяется бисексуальным (циклический партеногенез). Включающийся половой процесс препятствует в этом случае распространению вредных мутаций. Такой циклический партеногенез имеет место у орехотворок, где партеногенетические самки и половое поколение настолько отличаются друг от друга по морфологии, что их раньше относили к разным родам. Но наиболее типичен такой циклический партеногенез для тлей. Из оплодотворенного зимующего яйца выходит самка–основательница. Эта самка дает начало многим партеногенетическим поколениям. Тли этих поколений в основном бескрылы, однако при повышенной скученности колонии на растении и плохом питании появляются отдельные партеногенетические крылатые тли, заселяющие новые растения. В конце лета под влиянием короткого фотопериода партеногенетические самки–полоноски производят самцов и самок (смена телитокии на амфитокию) и каждая оплодотворенная самка откладывает одно зимующее яйцо. Тли–полоноски обычно бывают крылатыми, иногда крылаты и самцы тлей. Появление полового поколения приурочено к концу лета, т.е. к времени расцвета популяции, когда существенно облегчается встреча полов. По-видимому, значительная часть зимующих яиц погибает, весной численность тлей низка и половой процесс в это время года был бы очень затруднен для этих малозащищенных насекомых. У тлей наблюдаются переходы от циклического партеногенеза к постоянному. Такие изменения связаны обычно либо с выпадением из местной флоры растения, на котором поселяется самка–полоноска (сезонная смена хозяев типична для тлей), либо с заселением тлями нового района, где это растение отсутствует (А.К.Мордвилко, 1924). Естественно, что постоянный партеногенез типичен для тлей, обитающих на растениях в закрытом грунте. Ту же цель быстрого увеличения численности и освоения субстрата преследует особый вид партеногенеза – *педогенез*, открытый русским зоологом Н.Вагнером (1862) у мельчайших комаров–галлиц (*Itonididae*). Эти комары, подобно трихограмме, мало способны к активному полету и тоже относительно мало плодовиты. Из их яиц выходят личинки, питающиеся гниющей древесиной. По мере роста личинок в них развиваются яичники. Без какого–либо оплодотворения в яичниках оказывается от 7 до 30 личинок следующего поколения, которые затем поедают изнутри тело материнской личинки и далее живут свободно. Такое педогенетическое размножение продолжается в неограниченном числе поколений, но при неблагоприятных температуре и влажности, когда возникает необходимость поиска нового субстрата, педогенез прекращается, личинки окукливаются и появляются взрослые самки и самцы.

Полиэмбрионию, т.е. появление большого количества зародышей из одной зиготы, нельзя назвать партеногенезом, хотя экологический смысл этого явления тот же – быстрое увеличение численности. Среди насекомых полиэмбриония встречается у паразитических перепончатокрылых, где одно яйцо способно сразу дать жизнь иногда нескольким тысячам личинок.

Очевидно, что такое деление зародыша возможно только в очень благоприятной для развития среде, какой является внутренность тела хозяина.

5. ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ

Динамика численности – это изменения численности популяции во времени. Эти изменения могут быть связаны с процессами, спонтанно протекающими внутри самой популяции, вызваны воздействием абиотических факторов среды или же взаимодействиями между популяциями разных видов в пределах биоценоза

Основное внимание уделим изменениям численности особей какой-либо стадии данного вида или всего комплекса в течение года или же от года к году. Именно такие изменения принято называть динамикой численности. При этом следует иметь в виду, что, хотя и есть определенная корреляция между численностью на последовательных стадиях, в цикле развития она относительна и ограничивается только тем, что численность на каждой стадии развития, начиная с яйца, не должна быть больше предыдущей. Строго говоря, и это правило выполняется не всегда, так как численность популяции может увеличиваться за счет мигрантов. Соответственно, численность имаго в данном районе может оказаться много выше имевшей место численности куколок. Многолетние наблюдения за популяциями разных видов насекомых показывают, что численность насекомых в природе из года в год различна, но эти изменения происходят в определенных пределах. Верхний предел, конечно, обусловлен имеющимися ресурсами существования данной популяции, емкостью ее среды. Нижний предел – нулевая линия, при достижении которой популяция полностью вымирает. Вполне возможно, что последнее – распространенный случай, но это не означает, что в данном биотопе на следующий год эти насекомые будут полностью отсутствовать. Иммигранты из соседних выживших популяций создадут популяцию заново.

В принципе, способность насекомых, как и других организмов, увеличивать численность популяции за счет размножения безгранична. В природе, однако, верхний предел численности практически никогда не достигается по следующим причинам. Во-первых, при благоприятных условиях происходят спонтанные изменения генетической структуры популяции, приводящие к тому, что способность популяции к росту постепенно снижается (*внутреннее сопротивление*). Дело в том, что именно при благоприятных условиях выживают и дают потомство генетически неполноценные особи. В результате уменьшаются и жизнеспособность популяции в целом и ее способность к размножению. Интересно, что при определенных условиях спонтанно возникают ритмические изменения средних характеристик популяции с периодом в 1 – 2 или более поколений. По-видимому, генетические изменения свойств популяции играют большую роль в динамике численности ("волны жизни"). К сожалению, этот вопрос остается мало изученным. К этому следует добавить, что подобным же образом может меняться во времени генетическая структура популяций других организмов, взаимодействующих с данным видом: микроорганизмов, растений, других насекомых и т.д. Во-вторых, внешняя среда, включающая в

себя массу абиотических и биотических факторов, препятствует беспредельному росту численности популяции (*сопротивление среды*). Каждый из факторов оказывает как специфическое, так и опосредованное воздействие. В природе можно наблюдать популяции насекомых, сохраняющиеся на протяжении десятков и сотен лет. Поэтому в литературе часто высказывается представление о колебаниях численности популяции в биоценозе как о саморегулирующемся процессе. Образно говоря, популяция рассматривается как эластичная натянутая нить, которая может быть отклонена внешними факторами до определенных пределов вверх или вниз, но при ослаблении воздействия опять возвращается к прежнему уровню.

Анализ взаимодействий популяции с окружающей средой позволяет создавать математические модели динамики численности, необходимые для прогнозирования и управления биоценозами. При построении таких моделей используют данные таблиц выживания. Очевидно, что помимо генетических спонтанных процессов уровень численности популяции должен зависеть от количественных и качественных характеристик биоценоза, от источников пищи, от численности хищников и паразитов. Влияние всех этих элементов биоценоза модифицируется реальными микроклиматическими условиями, в которых обитают или переживают неблагоприятный сезон насекомые. Конечно, микроклимат оказывает и существенное непосредственное воздействие на наблюдаемую популяцию. При изучении динамики численности популяции некоторыми элементами, существенными для биоценоза в целом, можно пренебречь, поскольку их воздействие на эту популяцию опосредовано. Вся совокупность существенных связей и взаимодействий данной популяции называют ее *жизненной системой* (L.R. Clark et al., 1967). Жизненная система – это "экосистема, рассматриваемая в аспекте определенной популяции" (А.А. Шаров, 1989).

Анализ взаимодействий в пределах жизненной системы позволяет понять закономерности колебаний численности насекомых. Эти закономерности имеют также большое значение для практики, так как позволяют прогнозировать изменения численности вредных и полезных насекомых, а также результаты воздействия различных искусственных биологических и химических агентов.

Биотический потенциал насекомых

Предположим, что самка данного вида откладывает в среднем 200 яиц (плодовитость F равна 200) и смертность на протяжении всего развития равна нулю. Если соотношение полов в потомстве, как чаще всего бывает 1:1 (доля самок $q=0,5$), то это означает, что в первом поколении будет Fq т.е. $200 \cdot 0,5 = 100$ самок. Каждая из этих самок в следующем поколении даст жизнь еще отне самок, в результате чего во втором поколении будет 10000 самок. Очевидно, что в n -ном поколении число самок может быть рассчитано по следующей формуле:

$N_n = (Fq)^n$. Если же исходно мы имеем не одну самку, а N самок, то через n поколений их будет: $N_n = N(Fq)^n$ (1)

Очевидно, что при таких условиях численность популяции будет круто возрастать по экспоненте (степенной функции). Смена поколений все же занимает некоторое время. Тогда скорость изменения численности при большом количестве поколений или их быстрой смене можно представить как результат деления прироста численности ΔN на интервал времени Δt (абсолютная скорость роста популяции), или из расчета на исходное число особей $V = \Delta N / N_0 \Delta t$.

При последовательном уменьшении интервала времени ($\Delta t \rightarrow 0$) мы получаем мгновенную скорость роста популяции – r (биотический

потенциал): $r = \frac{dN}{N_0 dt}$ (2)

Возвращаясь к формуле роста популяции (1), мы можем теперь ее написать следующим образом:

$$N_t = N_0 e^{rt}, \quad (3)$$

где N_t – численность популяции через время t , N_0 – исходная численность популяции, e – основание натуральных логарифмов, r – биотический потенциал, t – интервал времени.

График этой экспоненциальной (показательной) функции представлен на рис.27. Если логарифмировать формулу 3, получим следующее выражение: $\ln N_t = \ln N_0 + rt$. (4)

График этой функции – прямая линия. Биотический потенциал на этом графике может быть представлен как тангенс угла наклона графика к оси абсцисс. Очевидно, что биотический потенциал – не чисто умозрительная категория. Зная численность популяции N_{t1} в момент времени t_1 , и последующую численность N_{t2} в момент t_2 , можно определить биотический потенциал по формуле:

$$r = \frac{\ln N_{t2} - \ln N_{t1}}{t_2 - t_1}. \quad (5)$$

В начале мы приняли, что смертность насекомых в течение развития равна нулю. При такой ситуации биотический потенциал будет максимально возможным в данных условиях. В природе же это условие практически никогда не выполняется и определяемый биотический потенциал будет определяться разностью между плодовитостью и смертностью. Благодаря стремлению размножаться, насекомые могли бы увеличивать свою численность беспрестанно, если бы не тормозящие рост популяции факторы, снижающие плодовитость или приводящие часть насекомых к гибели. Такое *сопротивление среды* можно определить как разность между максимально возможным и реально наблюдаемым биотическим потенциалом.

Насекомые, будучи мелкими существами отличаются исключительно высоким биотическим потенциалом. Среди них зарегистрированы величины

этого потенциала 0,5–0,8 (недельный прирост популяции), а у тлей – даже 0,3 в сутки. Наиболее высокий среди позвоночных животных потенциал отмечен также у самых мелких форм – грызунов. Однако недельный потенциал у этих животных не превышает 0,1. Естественно, что у насекомых r-стратегов биотический потенциал всегда выше, чем у K-стратегов, которые приспособлены к существованию в пределах узкой экологической ниши. При высоком биотическом потенциале K-стратеги разрушили бы необходимый для их существования биоценоз.

Высокое значение биотического потенциала означает возможность возникновения резких всплесков численности, опасных для хозяйственной деятельности человека. Кроме того, способность быстро увеличивать свою численность является основой для использования насекомых как источника животного белка. Скорость наращивания биомассы у насекомых гораздо выше, чем у каких-либо других животных, за исключением, пожалуй, ракообразных. Насекомые могут быть белковой основой для корма домашней птицы, для рыб и, в какой-то мере, для скота. Добавим, что в странах Юго-Восточной Азии насекомые являются обычной пищей человека. Поэтому разведение насекомых для кормов, а может быть, и пищи является одной из перспектив обеспечить жизнь быстро растущего человечества.

Роль абиотических факторов сред.

Влияние абиотических факторов совершенно очевидно, эти факторы, существенно изменяя уровень смертности и плодовитость насекомых, могут быть одной из основных причин изменений их численности во времени.

Температура, как ниже оптимума, так и выше его, приводит к замедлению развития, а при ее экстремальных значениях – к гибели насекомых. Температура может влиять и на состояние кормового растения, увеличивая или уменьшая его ценность, а также на популяции конкурентов, хищников и паразитов. Степень воздействия неблагоприятной температуры зависит от численности популяции. Действительно, если бы среда обитания была бы полностью однородной в отношении температуры, то ее влияние сводилось бы к гибели определенного процента особей, независимо от численности популяции. Но температура даже в пределах одного растения может различаться на 5–19°, в пределах же небольшого участка травянистой растительности этот контраст может достигать 20° и выше. Чем больше численность популяции, тем труднее найти незанятое укрытие, и тем больше популяция подвержена воздействию неблагоприятных факторов. Влажность влияет на численность популяции аналогичным образом. Здесь особняком стоят сосущие фитофаги, которые всегда имеют достаточно влаги, независимо от ее содержания в воздухе. Катастрофические факторы могут существенно изменять численность популяций. Так, выжигание весной сухой травы приводит к гибели многих насекомых. То же можно сказать о затоплении водой. Однако в ряде случаев, если затапливание является регулярным, оно предусматривается жизненным циклом и насекомые на отдельных стадиях оказываются выносливыми по отношению к этому воздействию. Чаще же насекомые заранее мигрируют на более возвышенные участки. Однако при

наблюдениях в природе оказывается довольно сложно понять, какие из факторов среды наиболее существенно влияют на численность популяции. Так, наблюдения за численностью одного вида трипсов, проведенные на протяжении 14 лет, показали четкую связь численности популяции с погодой (J.Davidson, H.G.Andrewartha, 1948). Эти авторы, используя метод множественной регрессии, получили следующее уравнение: $\log Y = -2,390 + 0,125x_1 + 0,202x_2 + 0,186x_3 + 0,085x_4$, где Y – реальная численность популяции, x_1 – сумма эффективных температур за сезон, x_2 – суммарное количество осадков за два первых весенних месяца, x_3 – средняя эффективная температура за эти же месяцы и x_4 – значение x_1 в предыдущий год. Учитывая данные факторы, авторы смогли объяснить до 84% колебаний численности этого вида. Подчеркнем, что этот яркий пример, показывающий статистическую связь численности популяции трипсов с погодными факторами, все же не доказывает, что именно сама погода влияет на трипсов. От погоды, несомненно, зависят состояние кормового растения, а также активность паразитов, хищников и патогенных микроорганизмов. По-видимому, именно погода оказывает первичное воздействие на жизненную систему, выводя ее из равновесного состояния, приводя прямо или косвенно либо к гибели значительной части популяции, либо способствуя ее расцвету. Правда, влияние погоды зависит от исходного состояния популяции. Известно, что благоприятная погода, приходящаяся на спад численности насекомого, не в состоянии сразу же вызвать новую вспышку.

Многолетние наблюдения показывают довольно резкие изменения численности популяции от года к году как у трипсов, так и у других насекомых (рис.28). Интервалы между массовыми размножениями тех или иных насекомых зависят от вида насекомого и географической зоны. Они могут быть равны 2, 4, 5, 10, 20 и более годам, но очень часто максимумы повторяются каждые 10–14 лет (Н.С. Щербиновский, 1964; А.С.Рожков, 1965; Ю.П. Кондаков, 1974; Н.Eidmann, 1931). Максимумы размножения в разных географических зонах обычно возникают независимо друг от друга. Они могут не совпадать во времени даже в разных насаждениях одного лесхоза. Такова, например, динамика численности непарного шелкопряда (В.И. Бенкевич, 1984). В некоторых же работах описаны синхронные вспышки размножения, охватывающие одновременно очень большие территории. В частности, В.Мартинек (V.Martinek, 1968) описал подобную динамику численности рыжего соснового пилильщика на территории Евразии.

Чаще всего массовые размножения насекомых представляются связанными с погодой, а именно с засухой. После засухи отмечаются вспышки у саранчевых, непарного шелкопряда, сибирского шелкопряда. Не исключено, что засухи вызывают и массовое размножение рыжего соснового пилильщика. Особый интерес вызывает возможная связь вспышек массового размножения насекомых с солнечной активностью. Наличие такой связи позволило бы легко прогнозировать эти вспышки, поскольку солнечная активность относительно периодична. Длительность основного цикла солнечной активности равна примерно 11–12 годам. Действительно, во многих случаях вспышки

численности различных насекомых повторяются каждые 10–14 лет и пики размножения совпадают с той или иной фазой солнечной активности: с максимумом у многих бабочек, со спадом у некоторых саранчовых и рыжего соснового пилильщика, с минимумом у лугового мотылька, с началом подъема солнечной активности у мигрирующей саранчи. Повторение массовых размножений этого вида саранчи и их совпадение с определенными фазами солнечного цикла было отмечено еще в прошлом веке (Ф.Кеппен, 1870). Аналогичные работы, основанные на многолетних наблюдениях за динамикой численности тех или иных видов, появляются и в наши дни. Скорее всего, такая связь не является случайным совпадением. Здесь возможно либо непосредственное воздействие каких-то факторов, циклически изменяющихся под влиянием солнечной активности, либо так называемый "захват циклов", генерируемых по причинам, не связанным с солнечной активностью.

Согласно Б.М.Владимирскому (1980), геофизическими факторами, непосредственно зависимиыми от солнечной активности и, по-видимому, способными оказывать влияние на биологические объекты, являются: электромагнитное поле Земли, особенно переменное в диапазоне $10^3 - 10^5$ Гц; инфразвуки, возникающие при полярных сияниях и распространяющиеся по всей планете; увеличение мощности относительно коротковолнового ультрафиолетового излучения в диапазоне около 290 нм в связи с изменениями озонового экрана Земли; увеличение радиоактивности атмосферы, благодаря повышению концентрации газа радона. Могут ли эти факторы влиять на численность популяций? Резкие изменения активности насекомых нередко коррелируют с геомагнитными бурями – явлением, непосредственно связанным с солнечной активностью. Одним из основных действующих факторов здесь предполагается низкочастотное электромагнитное поле. Однако нам известно лишь одно указание на возможность влияния подобных искусственных полей на плодовитость насекомых, а следовательно, и на динамику их численности. По предварительным наблюдениям В.Б.Чернышева и В.М.Афониной (1971), такое поле влияет на плодовитость партеногенетических самок акациевой тли. Это влияние неоднозначно. В начале лета, когда происходит быстрый рост популяции тлей, поле достоверно повышает их плодовитость на 30%. В конце лета, когда численность популяции тлей на спаде, поле подавляет их размножение примерно на 25%. Между этими периодами действие поля неопределенно.

Даже сравнительно небольшие изменения спектра ультрафиолетовых лучей явно могут отразиться на динамике численности насекомых. При этом возможно как непосредственное воздействие на организм насекомого, так и косвенное, связанное с бактерицидным действием этого излучения. Подобным же образом на динамику численности могут воздействовать и изменения уровня радиоактивности атмосферы как явно мутагенного фактора. Однако эти вопросы остаются практически неизученными. Нам известна лишь одна работа (Levengood, Shinkle, 1960), согласно которой повышенная солнечная

активность приводит к снижению плодовитости мух дрозофил, но только находящихся в сильном магнитном поле. Авторы связывают эти изменения с тем, что магнитное поле улавливает частицы высоких энергий и тем самым усиливает эффект солнечной активности. Однако этим исследователям не удалось найти прямой корреляции величины эффекта с числами Вольфа, показывающими уровень солнечной активности.

Гораздо более вероятным представляется воздействие солнечной активности через погоду. Известно, что солнечная активность приводит к определенным изменениям циркуляционных процессов в атмосфере. Связь же массовых размножений с погодой не вызывает никаких сомнений. Конечно, погода может влиять и непосредственно на организм насекомого, и косвенно, изменяя его питание и окружение. Многолетние циклические изменения численности насекомых, конечно, могут быть вызваны многими причинами помимо воздействия солнечной активности.

Цикличность может быть связана со спонтанными изменениями генетической структуры популяции, а также возникать в результате взаимодействия популяции с хищниками и паразитами, из-за внутривидовой конкуренции, из-за того, что под влиянием фитофага растение становится более иммунным по отношению к нему и по многим другим причинам. Таким образом, популяции, взаимодействуя со средой, способны сами генерировать колебания своей численности. При этом возможен так называемый захват автоколебаний в популяции внешней циклической метеорологических или геофизических факторов.

Конкуренция между особями одного вида

Очевидно, что пищевые и пространственные ресурсы любого вида ограничены. Предположим, что верхний предел численности какой-то популяции равен K . Тогда формула 2 примет следующий вид:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{K - N}{K} \right),$$

где dN/dt – скорость увеличения популяции, r – биотический потенциал, N – численность популяции в каждый предшествующий момент времени. Сами же изменения численности в зависимости от времени описываются так называемой логистической кривой

(уравнение Ферхюльста – Перла):

$$N = \frac{K}{1 + e^{a - rt}}, \text{ где } a = \ln \left(\frac{K - N}{N} \right)$$

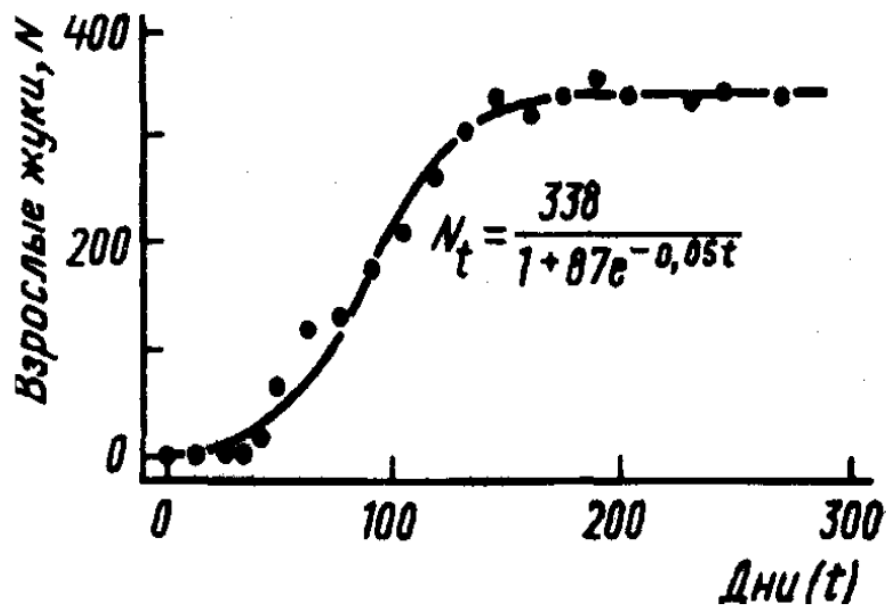


Рис.29.Нарастание

численности жуков – зерновых точильщиков *Rhyzopertha dominica* F. в лабораторной культуре с ограниченным количеством корма (10 г зерен пшеницы, которые каждую неделю просеивали и дополняли до 10 г). Точками показаны результаты реальных наблюдений, кривая – расчет по формуле логистической зависимости, приведенной на рисунке (по А.Кромби, из Дж. Варли и др., 1978)

Логистическая кривая все же обычно оказывается недостаточной для описания сложных процессов в популяции, происходящих при ограниченном объеме пищевых ресурсов. Если подсчитывать не только имаго, но и насекомых на всех стадиях развития, получаются более сложные кривые, часто включающие в себя и ритмические компоненты. Простейшая модель конкуренции была предложена Р.Ф.Моррисом (F.R.Morris, 1959). По его мнению, численность следующего поколения N_{n+1} может быть связана с численностью предшествующего поколения N_n следующим образом:

$N_{n+1} = N_n S q F$, (8) где S – доля выживших особей, q – доля самок в поколении n , а F – их средняя плодовитость. Величина $S q F$ – это коэффициент размножения. Он показывает соотношение численностей последующего и предыдущего поколений и обычно обозначается греческой буквой λ :

$N_{n+1} = N_n \lambda_n$ Мы употребляем здесь коэффициент размножения с символом n , поэтому что от поколения к поколению этот коэффициент может изменяться. При логарифмировании предыдущая формула будет выглядеть следующим образом: $\ln N_{n+1} = \ln N_n + \ln \lambda_n$ Величина $\ln \lambda_n$ показывает изменения численности популяции, она может быть больше нуля (популяция возрастает), равна нулю (популяция стабильна) или меньше нуля (численность популяции уменьшается). С ростом численности популяции обычно возрастает смертность, поэтому график зависимости $\ln \lambda_n$ от численности предыдущего поколения $\ln N_t$ может быть приближенно описан как линейная зависимость

типа $y = a - bx$ или в нашем случае: $\ln \lambda_n = a - b \ln N_t$. Очевидно, что b – тангенс угла наклона графика к оси абсцисс. Если угол наклона меньше 45° и график идет полого, то численность будет постепенно приближаться к устойчивой точке, где $n \ln \square\square$ равен нулю (точка пересечения графика с осью абсцисс). Если угол наклона равен 45° , то компенсация возрастания численности будет иметь место уже во время следующего поколения. Если же тангенс угла наклона больше двух и график круто идет вниз, то в популяции должны возникнуть колебания со все возрастающей амплитудой. Следовательно, вся система устойчива, только в том случае, если $0 < b < 2$. Возникновение в лабораторной популяции четко выраженной цикличности, связанной с недостатком корма, было показано на примере культуры мух *Lucilia cuprina* (A.J.Nicholson, 1950, 1954). Такая ситуация, когда численность популяции доходит до верхнего предела, обусловленного количеством пищи, легко достижима только в лаборатории. В природе погода, конкуренты, паразиты и хищники могут существенно сдерживать рост популяции. Кроме того, известен ряд приспособлений, препятствующих появлению жесткой конкуренции за пищу или пространство. С ростом численности популяции обычно резко возрастает стремление особей мигрировать. При этом существенно расширяется пространство, занятое популяцией в основном за счет частей биотопа, менее благоприятных для данного вида. При этом происходит также расслоение пространственной структуры популяции. Так, в самом населенном, но наиболее благоприятном по другим условиям месте имеют больше шансов выжить менее жизнеспособные и малоплодовитые особи, не способные к дальним миграциям. Наоборот, чем дальше от центра зоны, занимаемой популяцией, тем чаще должны попадаться особи с высокими миграционными способностями и нередко с большой плодовитостью (Г.В. Гречаный, 1990). В принципе, возможен и другой вариант, особенно в случае медленно меняющихся во времени биотопов и наличия резко выраженного территориального поведения. Тогда более сильные особи остаются в благоприятном по условиям центре, вытесняя оттуда более ослабленных. В этом случае перенаселение вообще невозможно, ослабленные же особи в неблагоприятных условиях имеют больше вероятности погибнуть.

В любом случае популяция как бы растекается в пространстве, не достигая слишком высокой плотности. При этом у ряда видов имеют место специальные приспособления, обеспечивающие резкое увеличение миграционных возможностей с ростом плотности популяции.

Так, у тлей при высокой скученности, как говорилось выше, рождаются крылатые партеногенетические особи, которые менее плодовиты, но способны к полету. У мигрирующей саранчи *Locusta migratoria* L. при большой концентрации личинок они развиваются в мигрирующую "фазу", внешне сильно отличающуюся от одиночной. До открытия этих фазовых изменений Б.П. Уваровым мигрирующую и одиночную саранчу считали разными видами. Частые контакты между особями паразитических перепончатокрылых иногда приводят к откладке ими неоплодотворенных яиц, из которых обычно

выводятся только самцы и таким образом сдерживается рост популяции. У трихограммы отмечен несколько иной механизм. При большой скученности популяции самки откладывают свои яйца в уже зараженные другими самками яйца хозяина. В результате конкуренции личинок происходит их существенная гибель, причем гибнут в первую очередь требующие больше корма личинки самок (А.Дахия, 1991).

При очень жесткой конкуренции личинки мух могут развиваться в мелких половозрелых особей, плодовитость которых существенно снижена. Возможно и появление вполне нормальных, но малоплодовитых имаго.

Широко распространенный способ автоматического снижения численности популяции при ее высокой плотности – это *каннибализм*. Взрослые насекомые нередко поедают яйца, личинок и куколок своего же вида (например, малый мучной хрущак *Tribolium castaneum* Host). Хищные личинки, ведущие одиночный образ жизни, при встрече часто поедают друг друга, что очень обычно, например, для личинок златоглазок. Однако каннибализм возможен и у типичных фитофагов. Так ведут себя, например гусеницы капустной совки. Проблема каннибализма стоит особенно остро в связи с массовым разведением насекомых. По-видимому, стремление к каннибализму может быть снижено с помощью специально составленных пищевых диет. Помимо механических взаимодействий друг с другом, приводящих к рассредоточению популяции в пространстве или снижению плодовитости, возможны и химические взаимодействия. Так, жуки – мучные хрущак *Tribolium* выделяют этилбензохинон и другие вещества, которые обладают спермицидным действием, в результате чего ограничивается рост их численности. В принципе, и загрязнение экскрементами субстрата, на котором развиваются личинки, обычно приводит к снижению жизнеспособности последних. Есть основания предполагать, что некоторые насекомые способны выделять и вещества, являющиеся репеллентами для других особей того же вида. Поиск таких веществ мог бы быть весьма перспективным как в защите растений, так и в борьбе с переносчиками заболеваний или домашними насекомыми.

Итак, по ряду причин популяции в природе лишь в очень редких случаях достигают такого уровня, при котором возникает резко выраженная внутривидовая конкуренция. Однако даже при относительно низкой численности наилучшая пища и наиболее благоприятные укрытия достаются, по-видимому, наиболее жизнеспособным насекомым. Чем больше численность популяции, тем чаще используется менее пригодная пища, неудобные и плохо защищенные местообитания.

Однако во многих случаях низкая численность оказывается также неблагоприятной для жизни насекомых, как и высокая (*принцип Олли* – W.C. Allee et al., 1949). Из-за привлечения особями одного вида друг друга насекомые скапливаются в местах с наиболее благоприятным микроклиматом и обильной пищей (скопления божьих коровок в местах зимовок или тараканов в укрытиях). При объединении мигрирующих насекомых в стаи достигается их большая защищенность от хищников. Кроме того, при

скоплениях насекомых на определенных участках значительно облегчается встреча полов. Некоторые насекомые приспособлены к групповой жизни, когда малое количество особей не может существовать. Таковы, например, личинки мух с их групповым перевариванием пищи, гусеницы, живущие в групповых паутиных гнездах, защищающих их от пониженной влажности и врагов, личинки пилильщиков, совместно обороняющиеся при нападении. Мы не говорим здесь об общественных насекомых, так как их скопление в гнезде нельзя рассматривать как высокую плотность популяции. Однако если воспринимать колонию общественных насекомых как некий суперорганизм, то взаимоотношения между колониями будут в какой-то мере аналогичны взаимоотношениям между особями не общественных насекомых. В конце этого раздела нельзя не упомянуть об особом виде конкуренции, возникающей между самцами за обладание самкой. Здесь также обычно выигрывают наиболее жизнеспособные и агрессивные самцы. Это особенно очевидно, если наблюдать брачные драки между самцами, типичными для некоторых дневных бабочек и жуков.

Конкуренция между видами

Одни и те же пищевые ресурсы или местообитания могут быть использованы несколькими видами. Очевидно, что при этом на внутривидовую конкуренцию за ресурсы накладывается и межвидовая. Для моделирования таких конкурентных отношений можно изменить приведенную выше формулу логистической зависимости следующим

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1},$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2},$$

образом:

где N_1 и N_2 — численности этих двух видов, r_1 и r_2 — биотические потенциалы этих видов, K_1 и K_2 — пределы численностей этих видов, связанные с ограниченностью ресурсов, коэффициент α показывает степень воздействия второго вида на первый, а β — первого вида на второй.

Тема БИОРЕГУЛЯЦИЯ СООБЩЕСТВ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

Одна самка тутового шелкопряда содержит всего лишь около 1,5 мкг природного химического вещества феромона бомбикола. Теоретически такого количества достаточно, чтобы возбудить более 1млрд самцов. Исследования структуры бомбикола провел Адольф Фридрих Бутенандт, лауреат Нобелевской премии по химии 1939года. Имеются сведения, что привлекающими свойствами для короедов листовенных пород обладают продукты бактериального разрушения древесины, в частности ванилин.

Современной науке известны природные химические вещества-носители информации и регуляторы в экологии популяций. Они часто выступают в роли химического языка, на котором «говорят» живые организмы. Природные химические вещества- это регуляторы в экологии популяций, химический язык, на котором «говорят» живые организмы. Но вещества в биосфере могут выступать в двоякой роли: как факторы ее стабилизации и дестабилизации.

Экологические хеморегуляторы и хемомедиаторы, исполняющие положительную функцию регуляции экологических процессов, это важный потенциальный инструмент для корректного и избирательного воздействия на популяции и экосистемы, что перспективно и имеет практическое значение для сельского хозяйства и, возможно, для аквакультуры.

А вот близкие по химическому воздействию к природным синтетические химические вещества (ксенобиотики) могут представлять опасность для экологии. Если раньше оценка их опасности основывалась преимущественно на летальных эффектах, то теперь необходимо учитывать и те, которые не вызывают прямую гибель организмов, но нарушают, например, способность экосистем к самоочищению и самоподдержанию.

Развитие экосистемы, устойчивость ее, выживаемость входящих в экосистему видов животных и растений, возможность положительного влияния на такую систему человека и необходимость минимизации отрицательных воздействий химических веществ, создаваемых человеком, требует внимательного изучения механизмов биорегуляции.

Прежде всего, рассмотрим эту задачу на примере проблемы динамики численности лесных насекомых, ведь лес, несомненно, представляет особую зону интересов человечества. Огромное разнообразие видового состава лесных насекомых и различия в характере их взаимодействия в лесных биогеоценозах не исключают возможность разработки общей теории динамики численности. Работы в этом направлении первоначально казались формальными, а общие свойства динамики популяций упрощенными. В то же время первые динамические модели явились важным этапом моделирования экологических систем.

Особо важен при этом анализ качественного разнообразия типов динамики численности. Такой анализ следует рассматривать как необходимый этап системного подхода в изучении устойчивости лесных биогеоценозов. Создание общей теории популяционной динамики лесных насекомых

адекватно выявлению основных, качественно различных режимов изменения их численного уровня. Естественно предположение, что число ожидаемых режимов (стереотипов) конечно и относительно невелико. Математическая формализация теории динамики численности послужила той основой, на которой осуществлялось развитие этого подхода.

Прежде всего, факторы популяционной динамики разделили на модифицирующие и регулирующие. Далее, последовало развитие представления об инерционных и безынерционных механизмах регуляции, существенно влияющих на скорость и амплитуду изменения численности насекомых. Следующий шаг в развитии теории был связан с введением математического формализма, который был сформулирован как принцип стабильности подвижных экологических систем. Введение формализма позволило оценить удельный вес и характер действия механизмов регуляции на разных этапах массового размножения и построить фазовые портреты, отражающие особенности экологии вида в системе лесного биогеоценоза. Удалось учесть взаимодействия фитофага с фитоценозом и комплексом естественных врагов.

Развитие экологического мониторинга экосистем потребовало углубленных исследований взаимодействия насекомых с лесным биогеоценозом и обобщения обширного материала по динамике численности конкретных видов в реальной экологической обстановке. *В соответствии с основными положениями феноменологической теории и экологической оценкой видового разнообразия лесной энтомофауны была предложена оригинальная классификация типов популяционной динамики насекомых, основанная на анализе их фазовых портретов.* Классификация базируется на учете явления запаздывания, т.е. наличия или отсутствия на фазовом портрете выраженной области действия инерционных механизмов. *С учетом особенностей внутренней структуры фазовых портретов выделяются три основных типа динамики численности: стабильный, продромальный и эруптивный.* Выделенные три типа достаточно полно характеризуют все многообразие пространственно-временного изменения численности отдельных видов и отдельных популяций насекомых. Видовая принадлежность к тому или иному типу динамики численности определяется потенциальной способностью к массовому размножению (амплитудой колебаний численности), а их популяционная динамика - прохождением градационных фаз в конкретных биогеоценозах.

Эруптивный тип динамики численности свойственен ограниченному числу видов, дающих вспышки массового размножения. При этом вспышку рассматривают как особый тип популяционной динамики, отличительной чертой которого является временная потеря регуляции численности фитофага в результате воздействия достаточно мощных модифицирующих факторов на обширных территориях с относительно однородными лесорастительными условиями.

Выход популяции из-под контроля регуляторных факторов обуславливает автономность развития градационных процессов в

пространстве и во времени, определяет закономерное прохождение пяти последовательных фаз вспышки (нарастания численности, максимума, разреживания, депрессии и восстановления), отражающих диапазон предельно высокого и необычайно низкого уровня численности популяций. Развитие вспышки обеспечивается преимущественно внутривидовыми регуляторными механизмами и особенностями взаимодействия фитофага с кормовой породой. Реализация вспышки массового размножения сопряжена, как правило, с глубоким нарушением стабильности лесных экосистем.

В рамках динамической модели, учитывающей возможности инерционной и безынерционной регуляции, дано описание *четырёх характерных типов вспышек: фиксированной, перманентной, реверсивной и собственно вспышки*. Реализация этих вспышек в природной обстановке иллюстрируется на примере различных видов лесных насекомых.

Предложенная классификация типов динамики численности имеет непосредственное значение для хозяйственной оценки отдельных видов и экологических групп лесных насекомых. Эта оценка, основанная на закономерностях изменения численности во времени и пространстве, отражает экологическую валентность вида и диапазон его потенциального воздействия на лесные экосистемы. В конкретной экологической обстановке это соответствует степени реальной вредоносности вида и определяет целесообразность проведения лесозащитных мероприятий.

Показана роль миграционных процессов, обеспечивающих стабилизацию разреженных популяций и оптимальное расселение по станциям обитания.

Феноменологическая теория имеет важное прогностическое значение для оценки качественно различных этапов многолетней динамики популяций лесных насекомых. Численные критерии, характеризующие пространственно-временную специфику массовых размножений, дают возможность объективно оценить реальное состояние и вероятное изменение численности хозяйственно важных видов лесных насекомых.

Знание закономерностей взаимодействия системы «лес-насекомые» позволяют дать прогноз о масштабах возможных воздействий фитофагов на лесные экосистемы в связи с глобальными изменениями климата и окружающей среды. Такой подход к анализу динамики численности насекомых, с одной стороны, весьма перспективен для экологического мониторинга лесных экосистем, с другой стороны, понимание механизмов, детерминирующих динамику численности, позволяет осуществить направленную регуляцию численного уровня популяций с минимальным экологическим ущербом для лесных биогеоценозов.

Вернемся к природным веществам - биорегуляторам в биоценозе. Например, в системе, кратко характеризуемой лес+насекомое-ксилофаг. Рассмотрим информационный аспект в естественной регулирующей роли корма.

Говоря о первичной привлекательности корма, можно отметить характерные особенности этого явления, определяющего один из важнейших

механизмов устойчивости дерева к насекомым-ксилофагам. «Первичная» привлекательность может вызываться различными раздражителями. Одни из них (форма объекта, размеры, конфигурация, цвет и др.) имеют подчиненное значение. Эти раздражители включаются в цепь условных рефлексов насекомых, но не определяют сущность взаимосвязи. *Более существенную информационную нагрузку несут запахи.* Реакция ксилофагов на химические раздражители позволяет определить местонахождение кормового объекта, пригодного для питания и развития потомства. Комплекс ксилофагов качественно не однороден. Одни виды способны реагировать на запах терпенов или жирных кислот; для других может быть более важна интенсивность тепловой радиации, для третьих - запах брожения, вызываемого микроорганизмами. *Очевидно, имеются еще не известные науке источники информации ксилофагов (например, напряженность магнитного поля), которые будут расшифрованы в процессе дальнейших исследований.*

Действие различных раздражителей изменяется в зависимости от состава или концентрации химических реагентов, длины волны и интенсивности радиации, физических свойств кормового объекта и др. Наибольшее значение приобретают те сигналы, которые прямо или косвенно отражают физиологическое состояние дерева. Используя эти сигналы, каждый вид ксилофагов выбирает пригодные для поселения объекты и обеспечивает продолжение рода.

Сведения о механизмах «первичной» привлекательности еще недостаточны для всесторонней оценки того или иного фактора в системе информационных взаимосвязей. Специфические особенности некоторых видов ксилофагов отчетливо проявляются при анализе «вторичной» привлекательности, обусловленной действием феромонов-аттрактантов.

Эффект феромонов и вторичная привлекательность. Запах ослабленного дерева - не единственный источник химической информации, обеспечивающий ксилофагам выбор объекта, пригодного для поселения. Для многих видов это лишь первый сигнал с небольшой зоной действия. Массовое скопление насекомых вызывается привлекательностью феромонов - специфических веществ химической информации, определяющих поведение насекомых в сообществе.

Роль феромонов в жизнедеятельности насекомых в последнее время привлекает пристальное внимание исследователей. Эти вещества используются насекомыми для обмена информацией, помогают регулировать условия внешней среды, вызывают перестройку организма родственных особей. Различают две формы влияния феромонов. Одни соединения действуют непосредственно на нервную систему и вызывают незамедлительную реакцию насекомых. Большую часть этой группы специфических веществ составляют феромоны- половые аттрактанты. Эти вещества обеспечивают встречу полов, способствуют скоплению особей одного вида, «маркируют» гнезда, указывают направление к кормовым объектам. Другая группа феромонов вызывает сложную цепь физиологических явлений, ведущую к перестройке организма насекомых. Эти

феромоны рассматриваются как гормоны внешнего действия в отличие от веществ внутренней секреции, регулирующих физиологические процессы.

Действие специфических феромонов ускоряет или замедляет созревание половых продуктов, влияет на соотношение полов, стимулирует спаривание, вызывает изменение окраски насекомых и др. Эффект действия феромонов наиболее отчетливо прослеживается у муравьев, пчел, ос, термитов. Особенности биологии общественных насекомых исключают возможность длительного существования отдельных особей вне семьи. Поэтому средства химического общения у них достигли высшего эволюционного уровня. Феромоны-аттрактанты приобретают особое значение для насекомых-ксилофагов, ведущих стадный образ жизни.

Повышенный интерес к половым аттрактантам обусловлен успешными исследованиями этого феномена у различных групп насекомых и перспективами использования носителей химической информации для борьбы с вредителями. Эффект действия феромонов отчетливо прослеживается у короедов. На благоприятных кормовых объектах короеды образуют массовые скопления, приобретающие черты поселений колониального типа. Это не означает, что короедов следует относить к общественным насекомым, сообщества которых достигли значительно более высокого уровня эволюционного развития. Однако некоторые характерные черты общественного поведения, проявляющиеся у короедов, позволяют выделить эту группу из состава насекомых, развивающихся в стволах древесных растений. В отличие от других видов ксилофагов забота о продолжении рода у короедов не ограничивается откладкой яиц на подходящий для развития субстрат. Выгрызая в лубе или древесине специальные маточные ходы, короеды регулируют экологическую обстановку у гнезда и создают благоприятные условия для развития потомства. Короеды в определенной степени ухаживают за своим потомством. Взрослые особи не покидают гнезда до тех пор, пока личинки не проходят критического периода «детской смертности», а в некоторых случаях остаются в ходах до превращения личинок в куколок и жуков. Есть и проявление ухода за потомством, свойственное общественным насекомым. Короеды активно очищают ходы от буровой муки, удаляя при этом токсические вещества, которыми пропитываются огрызки тканей, разгрызают специальные вентиляционные отверстия, создают благоприятный режим температуры и увлажнения, необходимый для развития потомства. Поведенческие реакции короедов обеспечиваются более сложной системой информационных взаимосвязей по сравнению с другими группами ксилофагов.

Необходимость «колониального» поселения на подходящих объектах в короткие сроки диктуется и специфическими особенностями развития короедов. По сравнению с другими ксилофагами большинство короедов обладает коротким циклом развития, длительность которого не превышает 1,5–2,5 месяцев. Ускоренное прохождение жизненного цикла должно обеспечиваться выбором оптимального кормового объекта и достаточным количеством питательных веществ, необходимых для развития личиночных

фаз. Изменение биохимического состава корма по мере снижения устойчивости дерева протекает динамично, поэтому поселение на поздних этапах ослабления дерева будет сопряжено с ухудшением режима питания личинок. Подходящий кормовой объект должен быть найден с минимальной затратой энергии и в короткий период. Одновременность освоения дерева приобретает особое значение для первичных паразитов, которым предстоит преодолеть сопротивление живого дерева. Отмеченные особенности вызывают необходимость ускоренной концентрации этих насекомых на пригодных деревьях. Массовость и одновременность нападения обеспечиваются действием половых феромонов, выделяемых жуками-первопоселенцами. *Возникновение химической информации, источником которой становятся «первопоселенцы», это качественно новый этап привлекательности дерева.*

Половая специфичность феромонов. Способность выделять аттрактивные вещества свойственна преимущественно особям того пола, которые первыми приступают к постройке гнезда. У моногамных видов половые феромоны выделяют самки. У полигамных короедов устройство гнезд начинают самцы. Половая специфичность феромонов, очевидно, не имеет безусловного значения. Например, выделения самцов, рода *Dendroctonus* также обладают аттрактивными свойствами, однако действие этих соединений наиболее эффективно лишь в смеси с феромонами самок. Привлекательность первопоселенцев прослеживается при искусственной посадке жуков различного пола на ловчих деревьях.

Половая специфичность феромонов-аттрактантов играет важную роль в динамике численности популяции. Уменьшение количества самок (или самцов) - потенциальных носителей химической информации, ограничивает возможность нахождения пригодных кормовых объектов и снижает жизнеспособность популяции.

Видовая специфичность феромонов. Химическая информация многих насекомых характеризуется высокой видовой специфичностью. Биологическая целесообразность этого явления обусловлена необходимостью ускорения концентрации особей одного вида на подходящем кормовом субстрате. Например, численно преобладание популяции короедов укрепляет их позиции в конкуренции с другими видами, успешное развитие которых может лимитировать общую кормовую базу. Видовая специфичность феромона привлекательности отчетливо прослеживается при изучении продолговатого короеда. В опытах с ловушками-ольфактометрами на запах отрубков, зараженных этими короедами, прилетали особи преимущественно того же вида. Из насекомых других групп реакция на феромоны продолговатого короеда отмечена лишь у двух его энтомофагов. Подобная сопряженность хемотаксических реакций не случайна и обусловлена особенностями взаимодействия этих энтомофагов с хозяином-жертвой. Оба этих вида поражают взрослых жуков короедов лишь в тот период, когда они прилетают на дерево и начинают втачиваться в кору. После углубления в корковый слой короеды становятся малодоступными.

Способность воспринимать феромоны привлекательности хозяев-жеств в период их массового скопления это показательный пример информационных взаимосвязей насекомых различных трофических уровней.

Не исключено, что у близкородственных видов специфичность феромонов не имеет безусловного значения. Есть сведения, что короедов рода *Ips* могут привлекать аттрактанты жуков, относящихся к другому виду или даже роду.

Сопряженность действия феромонов с питанием жуков. При изучении феромонов короедов установлена очень характерная деталь: привлекающие вещества начинают выделяться лишь в процессе питания жуков. Короеды-первопоселенцы как бы предварительно испытывают качество субстрата и, лишь убедившись в его пригодности, сигнализируют другим особям о местонахождении кормового объекта. Сопряженность действия феромонов привлекательности с питанием жуков имеет глубокий биологический смысл. Пригодность корма для взрослых особей означает, что эта пища будет благоприятна и для личиночной фазы, поскольку взрослые жуки и личинки питаются одним и тем же кормовым субстратом. Успешная апробация корма первопоселенцами стимулирует выделение феромона привлекательности и обеспечивает концентрацию короедов. При потреблении малопригодного корма продуцирование аттрактантов прекратится совсем.

Пригодность, корма для жуков короедов и их личинок определяется не только наличием в достатке тех или иных питательных веществ. Как показали исследования, богатые углеводами ткани луба могут быть непригодны для питания ксилофагов, если активизация защитной реакции дерева достаточно высока. Эффективность действия феромонов зависит не только от качества корма, но и от общего физиологического состояния дерева. Например, в отрубках ствола, лишенных защитных реакций из-за нарушения целостности смолывыделительной системы, короеды незамедлительно приступают к образованию брачной камеры и питанию. Непосредственно после проникновения в лубяные ткани в их кишечнике обнаруживаются пища и экскременты. Эти жуки интенсивно выделяют феромоны привлекательности, о чем свидетельствует массовое привлечение других особей и ускоренное заселение отрубков. Привлекательность первых поселенцев в подобных условиях оказывает решающее влияние на концентрацию фитофагов, поскольку эффект феромонов не тормозится защитными реакциями дерева.

Сопряженность действия феромонов с питанием жуков это важная биологическая особенность колониальных видов ксилофагов. Эти свойства, выработавшиеся в процессе филогенеза, отражают высокую степень адаптации паразита к растению-хозяину.

Длительность действия феромонов. Феромоны привлекательности обладают еще одним чрезвычайно важным признаком - ограниченным сроком действия. Это свойство носителей химической информации придает системе связи значительные преимущества и согласуется с той биологической нагрузкой, которую несут аттрактивные вещества в жизнедеятельности

колониальных видов ксилофагов. Срок действия феромонов зависит от биологических особенностей особей. У моногамных видов феромоны выделяют неоплодотворенные самки: после спаривания продуцирование феромонов прекращается.

Биологическая нагрузка этих регуляторных механизмов чрезвычайно интересна. Пространственное разграничение «сфер влияния» гнезда свойственно всем общественным насекомым (муравьям, термитам и др.). Проявление этих специфических поведенческих реакций не только способствует заполнению гнезд особями разного пола, но и исключает массовую концентрацию самцов, что уменьшает вероятность их поражения хищниками и паразитами. Кроме того, пространственное ограничение сферы влияния обеспечивает равномерное заселение кормового объекта. Это способствует успешному подавлению устойчивости дерева. Целесообразность временного действия феромонов определяется их нагрузкой в системе информационных взаимосвязей популяции ксилофагов. Концентрация короедов в сжатые сроки обеспечивает одновременное развитие, что в условиях ускоренного обеднения питательного субстрата приобретает решающее значение для успешного развития потомства. *Вместе с тем ограниченность срока действия феромонов и их дискретность исключают перманентное заселение одного и того же участка ствола.* Это очень важное свойство феромонов несет двойную нагрузку. Во-первых, эффект феромонов выступает как механизм, регулирующий плотность поселения короедов непосредственно в период массового лета, когда идет ускоренное заселение дерева. Во-вторых, временный характер действия феромонов ограничивает последующее нападение особей того же вида на ранее заселенные участки ствола, где уже развились личинки, и луб потерял первичную привлекательность. Здесь феромон играет роль регуляционного механизма, сдерживающего перенаселение на ограниченной площади питания.

Каким же путем осуществляется регуляция такого динамического процесса, как массовое заселение дерева, в котором может участвовать несколько тысяч короедов? Почему даже при избыточно высокой численности вредителей увеличение плотности поселения не беспредельно, а регламентировано определенными численными параметрами? Ответ на эти вопросы можно получить на основе представлений о механизмах действия феромонов, сущность которых заключается в следующем. Ослабленные деревья на определенном этапе ослабления становятся источником первичной привлекательности, которая улавливается небольшим числом летающих поблизости короедов. Если дерево пригодно для заселения, первопоселенцы втачиваются под корковый слой, приступают к питанию и начинают выделять половые аттрактанты - новые источники химической информации значительно более мощные, чем сигналы самого дерева. Феромоны улавливаются в потоках воздуха другими особями того же вида и способствуют их концентрации на заведомо подходящих для развития деревьях. Налетевшие жуки приступают к прокладке брачных камер и в свою очередь становятся источниками вторичной информации. Привлекательность

заселенного участка ствола быстро возрастает, и он превращается в центр притяжения для других особей короеда. При этом встреча полов и оптимальное соотношение самцов и самок обеспечивается дискретным действием феромона и поведенческими реакциями самок. Взаимодействие особей разного пола приобретает решающее значение на начальном этапе освоения участка ствола. Заселенный участок не может длительно быть центром экологического притяжения, так как действие феромона ограничено во времени. По мере заполнения гнезд и завершения спаривания выделение феромонов постепенно уменьшается и та часть дерева, где начиналось заселение, постепенно выключается из сферы максимальной привлекательности. Центр экологического притяжения перемещается на соседний участок ствола, заселенный несколько позднее и, следовательно, более привлекательный на данном этапе. Таким путем последовательно заселяется дерево. При этом временный характер действия феромонов и их дискретность оказывают регулирующее влияние на плотность поселения насекомых. В зависимости от численности популяции в данном районе плотность поселения может существенно изменяться, но тенденция к равномерному размещению по поверхности ствола неуклонно сохраняется.

Проявляется еще одна важная регулирующая роль феромонов, ограничивающих расселение популяции по объектам, мало пригодным для развития популяции. Важен эффект феромонов в миграции насекомых.

Представление о механизмах привлекательности как важнейшем факторе устойчивости дерева открывает широкие перспективы для регуляции численности вредных видов ксилофагов. Информационные взаимосвязи это наиболее узкое звено в системе «дерево-ксилофаг». Использование этих взаимосвязей позволяет осуществлять управление привлекательностью путем исключения или, наоборот, максимального усиления сигналов, обеспечивающих концентрацию вредителей.

Практическое использование веществ химической информации, очевидно, будет осуществляться: 1) методом «наводнения», т.е. перегрузки среды аттрактивным запахом с целью исключения встречи полов и выбора пригодного кормового объекта; 2) путем искусственного повышения привлекательности ловчих объектов для концентрации и уничтожения их ядохимикатами или лучевой и химической стерилизацией. Учитывая особенности биологии насекомых-ксилофагов, последнее направление представляется более перспективным.

Переход к практическому применению аттрактантов в борьбе с вредными насекомыми ставит перед исследователями целый ряд новых проблем. Для определения дозировки, времени и места применения аттрактантов в системе лесозащитных мероприятий необходимо иметь четкое представление о перспективах использования этого метода на различном численном уровне популяции насекомых. Наряду с выделением и синтезом новых аттрактантов необходимо продолжать изучение поведения насекомых и их реакции на запахи. Успешное управление популяциями вредителей с помощью аттрактантов представляется возможным лишь на основе глубокого

и всестороннего изучения жизни лесных насекомых и их взаимодействия в системе лесного биогеоценоза.

Не исключая перспективность использования веществ химической информации для борьбы с этой группой насекомых, нельзя забывать возможности непредвиденных явлений, которые могут возникнуть при практическом осуществлении принципиально новых мер борьбы подобно тому, как это происходило после внедрения новых инсектицидов. Вот почему теоретическое обобщение имеющихся материалов и дальнейшее расширение биологических исследований необходимо проводить с той же интенсивностью, как это наблюдалось в последнее десятилетие.

В последнее время все большее значение приобретают исследования, выясняющие особенности экологического равновесия в биосфере и механизмы его поддержания и нарушения, в том числе такие механизмы, в которых участвуют различные органические вещества, в особенности вторичные метаболиты. Закономерен новый этап, связанный с возрастанием внимания к факторам, регулирующим формирование структуры экосистем, их динамику и функционирование.

Для понимания механизмов поддержания и нарушения экологического равновесия (или устойчивости экосистем) большое значение имеет быстро накапливающаяся информация на стыке экологии, биохимии, химии и физиологии, которая представляет, поэтому, интерес. Область науки, находящуюся на стыке экологии, химии и биохимии, иногда называют химической экологией. Например, М. Барбье писал: «Живые организмы, принадлежащие к растительному и животному царству, влияют на свое окружение путем взаимно перекрещивающегося действия различных молекул. Эти взаимодействия могут происходить между животными, между растениями, между животными и растениями или между растениями и животными. Добавим еще к этому воздействие неживой природы на животных и растения. Изучение таких взаимодействий, а также химических веществ, при посредстве которых они осуществляются, и составляет предмет химической экологии». Вещества, являющиеся объектом внимания биохимической экологии, как правило, присутствуют в организмах или выделяются ими в значительно меньших количествах, чем вещества, используемые организмами, прежде всего, как энергоносители или строительный материал. Многие из классов этих веществ уже давно являются объектом изучения биохимии с точки зрения их структуры и метаболизма, причем они в большинстве своем относятся к так называемым вторичным метаболитам. Воздействие свое многие экологические хемомедиаторы и хемоэффекторы оказывают при участии ферментативных биохимических реакций, которые активизируют их. Таков, например, ряд веществ, синтезируемых растениями и несущих функцию защиты против патогенных грибов или фитофагов. С другой стороны, биохимические реакции и эволюционная выработка соответствующих ферментов крайне важны при детоксикации вредных веществ, имеющихся у экологического партнера данного организма; именно

этим путем идет коэволюционная адаптация грибов или насекомых к тем видам растений, которыми они питаются.

Итак, что же следует считать основным предметом изучения биохимической экологии? Им являются экологические взаимодействия между организмами и их системами (популяциями и сообществами), опосредованные химическими веществами, в основном теми, которые служат исключительно или, прежде всего, посредниками, передающими информацию, или регуляторами экологических процессов. К предмету изучения биохимической экологии относятся также некоторые аспекты воздействия человека на биосферу, связанные с химическим загрязнением.

Биохимическая экология лишь начинает разбираться в этой сложной системе эколого-химических регуляторов - экологических хеморегуляторов, которые вносят важный вклад в гомеостаз и гомеокинез (в широком смысле слова стабильность) экологических систем, в том числе водных.

Биохимическая экология помогает понять биологический смысл существования вторичных метаболитов и других биологически активных веществ (БАВ), которые являются одним из важнейших объектов биотехнологии, биологические функции которых на концептуальном уровне представлялись зачастую непонятными. Кроме того, биохимико-экологический подход, по-видимому, целесообразен и при анализе принципов и механизмов формирования и функционирования важных систем клеток-продуцентов.

В практическом плане биохимическая экология вместе с другими направлениями науки способна внести вклад в уменьшение загрязнения биосферы. Функций, которые выполняются большинством веществ, следующие: защита от консументов; атака на организмы - пищевые объекты; сдерживание конкурентов за те или иные ресурсы; привлечение; регуляция взаимодействий внутри популяции, группы или семьи; снабжение веществами-полуфабрикатами (типа предшественников гормонов или феромонов); формирование среды обитания, в том числе водной; индикация местообитаний, ориентация в пространстве и времени. При этом существуют разные подходы к классификации веществ, участвующих во взаимоотношениях организмов.

Роль и функции экологических хемомедиаторов в биосфере. Среди всего многообразия потенциально возможных трофических и иных связей между организмами можно выделить три экологически важных типа:

1) невозможные в природных условиях, «запрещенные» трофические связи, т.е. связи, которые не реализуются в потоках энергии в природных экосистемах, из-за наличия токсинов, фагодетеррентов или антиовипозитантов (вещества растительного происхождения, которые ингибируют откладывание яиц насекомыми)

2) возможные, но не облигатные трофические связи - это широкий класс достаточно обычных трофических взаимодействий;

3) возможные и облигатные трофические связи, то есть такие, при которых вид - консумент получает не только пищевые субстраты, но и

жизненно необходимые соединения - предшественники феромонов, или сами феромоны, стероидные молекулы, средства защиты от своих хищников и т.д. Примеры связей последнего класса, которые опосредованы химическими веществами и могут быть названы хемомедиаторными. Экологические хемомедиаторы типа феромонов и аттрактантов облегчают контакты между особями, содействуют нахождению партнеров для полового размножения.

Весьма важен вклад химических веществ в регуляцию отношений внутри популяций животных и в повышение стабильности их сложной структуры. Сходным образом велико регулирующее значение феромонов в поддержании структуры семей общественных насекомых.

Экологические хеморегуляторы способствуют упорядочению ресурсопользования популяциями различных консументов. Так, феромонная коммуникация жуков-короедов помогает отыскивать пищевые ресурсы и регулировать численность популяций, возникающих вблизи конкретных ресурсных запасов. У позвоночных животных существует ольфакторное мечение индивидуального участка, что также регулирует использование ресурсов. Все это предохраняет популяции от излишней конкуренции и вымирания, связанного с переэксплуатацией ресурсов.

Существенный интерес представляют данные о том, что возможна регуляция трофических отношений в другую сторону - когда рост первичной продуктивности позволяет увеличить потребление фитомассы фитофагами. Сюда относится стимуляция плодовитости позвоночных некоторыми веществами растительного происхождения.

Ввиду важности именно регуляторного аспекта в действии упомянутых и многих других веществ их можно характеризовать как химические экорегуляторы. Многие из них выработались в процессе сопряженной эволюции. Различные вещества-посредники участвуют в трофических и нетрофических (хемомедиаторных) взаимодействиях в биоценозах, консорциях и других экологических группировках. Среди последних - коэволюционировавшие пищевые сети - экологические ассоциации морских организмов, экологические кластеры и т. д. Интересно, что некоторые химические вещества могут нести сразу несколько экологических функций.

Тема РОЛЬ НАСЕКОМЫХ В ПРИРОДЕ

Мир насекомых отличается поистине бесконечным разнообразием своих свойств и играет выдающуюся роль в круговороте веществ в природе и деятельности человека. В природе нет и не может быть абсолютно вредных или абсолютно полезных видов. Говоря о положительном или отрицательном значении насекомых, необходимо помнить, что эти оценки часто весьма субъективны и отражают лишь отношение человека к тем или иным результатам жизнедеятельности насекомых.

Роль насекомых в круговороте веществ и хозяйственной деятельности человека можно проиллюстрировать огромным количеством примеров, но мы остановимся на некоторых из них.

Биология многих насекомых связана с теплокровными животными и человеком. Огромные убытки животноводству и вред работоспособности людей причиняет в лесных и таежных районах так называемый “гнус” - совокупность кровососущих насекомых, наносящих болезненные зудящие повреждения кожи. Это слепни, мошки, мокрицы – двукрылые разных размеров, обитающие на неосвоенных территориях.

Семейство слепни, *Tabanidae* (отряд *Diptera*, подотряд Короткоусые прямошовные, *Brachycera Orthorrhapha*) включает более 3,5 тысяч видов крупных кровососущих двукрылых. Самка слепня способна за одно кровососание принять до 200 мг крови, т. е. столько, сколько выпивают 70 комаров или 4000 мокрецов. Если к этому добавить, что в болотистых местностях в жаркие летние месяцы стада домашних животных атакуют десятки тысяч слепней, становится понятным огромное отрицательное значение слепней в природе и хозяйстве человека. Их вредность усугубляется еще и тем, что в момент кровососания слепни переносят возбудителей сибирской язвы, туляремии, полиомиелита и других тяжелых заболеваний, а также передают некоторые болезни, вызываемые нематодами.

Самцы слепней питаются нектаром и падью, как и неоплодотворенные самки. После оплодотворения самки становятся кровососами человека и

крупных млекопитающих, грызунов, птиц, а также питаются на двух-трех дневных трупах животных. Этим они опасны. Самки через 3 – 4 дня после насыщения откладывают яйца, затем опять кровососание для созревания яиц (гонотрофический цикл), которых в итоге могут отложить до 3,5 тысяч. Плодовитость различных видов слепней может сильно варьировать.

На близких расстояниях слепни руководствуются зрением и воспринимают контуры и движение предметов. Нередко они ошибаются и подолгу преследуют движущиеся машины, лодки, пароходы, поезда.

Бычий слепень, *Tabanus bovinus*, самый крупный, темно-бурый, грудь с темными полосами и желтоватыми волосами, брюшко с желто-бурой каймой и в центре – светлые треугольные пятна. Обыкновенный златоглазик, *Chrysops caecutiens*, ярко окрашен с изумрудно-золотистыми глазами, в основании брюшка – желтые пятна. Обыкновенная дождевка, *Chrysozona pluvialis*, имеет крылья со сложным дымчатым рисунком.

Наиболее опасны кровососы – переносчики возбудителей различных заболеваний. Питаясь на разных хозяевах они обеспечивают циркуляцию в природе болезнетворных вирусов, бактерий, простейших. Муха рода *Glossina* – переносчик простейших рода *Trypanosoma*; некоторые комары передают вирус японского энцефалита, часто смертельно опасного для человека, но не вызывающего заболеваний у воробьев, которые являются его резерваторм.

В средних широтах эпидемиологическое значение имеют вши – передающие возбудителей сыпного и возвратного тифа; блохи – передающие возбудителей чумы.

Насекомые – паразиты теплокровных: подкожные оводы; желудочные оводы; носоглоточные оводы.

Оводы – общее название насекомых 3 семейств подотряда круглошовных короткоусых. Тело обычно покрыто волосками, реже голое. У имаго ротовые органы редуцированы и они не питаются. Живут недолго. Самки и самцы отрождаются одновременно (утром в хорошую погоду) и собираются в определённом месте. Личинки многих видов являются

эндопаразитами млекопитающих и человека. Яйца откладывают на растения под водой озёр и болот. Личинки падают в воду, где живут в сплетениях корней или во влажном верхнем слое почвы, моховом покрове, питаясь растительными остатками, а у некоторых видов хищничают на личинках насекомых, дождевых червях, богомолах.

Подкожные оводы, *Hypodermatidae* распространены в Северном полушарии, в основном в умеренном поясе, насчитывают около 35 видов, в России – 12 видов, в том числе бычий овод, *Hypoderma bovis* и олений овод, *Oedemagena tarandi*. Размеры около 10—18 мм. Яйца прикрепляют к шерсти животного-хозяина. Личинки заканчивают развитие под кожей грызунов и парнокопытных, мигрируя в теле хозяина. Известны случаи заражения человека, особенно тяжёлые при проникновении личинок в голову, глаза.

Желудочные оводы, *Gasterophilidae*, насчитывают около 30 видов – паразиты лошадиных, носорогов, слонов. В России – 6 видов, в т. ч. лошадиный овод, *Gasterophilus intestinalis*. Яйца откладывают на кожу хозяина, преимущественно на те места, которые животное касается губами. Иногда личинки 1-го возраста попадают на тело человека, проникают в кожу и передвигаются в ней, вызывая заболевания.

Носоглоточные оводы, *Oestridae*, насчитывают около 35 видов – паразиты многих парно- и непарнокопытных, в России – 12 видов, в том числе овечий овод (курчак овечий), *Oestrus ovis* и белоголовый овод, *Rhinoestrus purpureas*. Размеры около 10—18 мм. Живородящие самки выбрызгивают личинок в ноздри животного-хозяина. Личинки развиваются в лобных пазухах, носоглотке. Попадание личинок в глаза человека вызывает миазный конъюнктивит.

Овечий овод, *Oestrus ovis* L. (Diptera: *Olstridae*) в Сибири даёт 1 поколение в год. Жизненный цикл длится 9 – 11 месяцев. В отдельные годы – второе дополнительное поколение. Мухи появляются во 2-3-й декаде сентября. Репродуктивный лет самок с 1-2-й декады июля до 2-3-й декады сентября. Самцы живут примерно 10 – 12; а самки около 20 – 26 дней. Яйца

развиваются в среднем 20 дней (от 12 до 27), нижний порог эмбрионального развития составляет 12,4°C, сумма эффективных температур – около 118,4 °C. Плодовитость примерно 503 яйца/самку или 447 личинок/самку. Задержка развития личинок может быть в первом возрасте в течение 4 – 7 месяцев. Линька на 2 и 3-ий возраст происходит в области решетчатой кости и в придаточных полостях головы. Выход личинок на окукливание со 2-й декады апреля до 2-й декады июля. Личинки покидают хозяина чаще в дневное время. Куколки развиваются от 33 дней (выход имаго в июне) до 66 дней (выход имаго в апреле).

Насекомые-опылители. Растения, опыляемые насекомыми – энтомофильные. Опыление почти 80 % цветковых растений зависят от насекомых. Энтомофилия проявляется: 1. в одновременном цветении одного и того же вида, 2. в яркой окраске, 3. в издаваемом аромате, 4. в строении цветка. Часто это ведет к энтомофильной специализации, когда растения приспособляются к приему строго определенных групп насекомых.

Клевера приспособлены для опыления шмелями; люцерна – одиночными пчелами; табаки и некоторые орхидные с их длинными трубчатыми цветками – бабочками. Открытые цветки с доступным нектаром и пылью (розоцветные, сложноцветные, лютиковые) посещаются многими насекомыми, чаще пчелиными и цветочными мухами. Цветки дерева какао имеют единственных опылителей – длинноусых двукрылых.

Приспособления у насекомых для переноса пыльцы различны. Это просто механическое налипание пыльцы на тело насекомого при его питании. Но у тропических ос пыльца переносится в зобу. У наиболее совершенных опылителей – пчелиных пыльца собирается с помощью особых щеточек, расположенных на ногах или на нижней стороне брюшка. Первоначально щеточки на ногах служили для очистки тела, ротовых частей, усиков, а на этой основе у пчелиных выработался специальный собирательный аппарат для сбора и транспортировки пыльцы. Приспособление насекомых к посещению генеративных органов растений называется антофилия. Биолого-

физиологической основой антофилии является пищевая специализация насекомых, питающихся пыльцой и нектаром. Окраска, аромат пищевого субстрата являются привлекающими сигналами, на которые у насекомых – опылителей вырабатываются условные рефлексы. Доказано, что наиболее прогрессивные группы насекомых развивались параллельно с эволюцией цветковых растений и их роль в опылении наиболее велика, она увеличивается в ряду чешуекрылые – двукрылые – перепончатокрылые.

Вся масса генеративной продукции энтомофильных растений (семян, плодов) создается за счет деятельности насекомых-опылителей.

Насекомые -почвообразователи. На ряду с другими беспозвоночными (кольчатые черви, клещи) насекомые являются важнейшими почвообразователями, эта роль проявляется в следующем: 1. разложение растительных остатков; 2. обогащение почвы органикой; 3. прокладывание в почве ходов и мин; 4. заглатывание частиц почвы и пропускание их через кишечник.

Разложение растительных остатков осуществляется насекомыми – сапрофагами: личинки мух и жуков. Без них невозможно разложение опада хвойных, и там где этого не происходит, накапливаются торфоподобные неплодородные слои. Растительные остатки подвергаются воздействию ферментных систем насекомых – сапрофагов, даже клетчатка. Кроме того растительные остатки размельчаются на небольшие части что увеличивает поверхность субстрата для деятельности сапрофитных бактерий и грибов, а усиление бактериального и грибного разложения приводит к преобладанию аэробных процессов (вместо анаэробных при переработке растительных остатков животными), что способствует полной минерализации растительных остатков и быстрому обогащению почвы необходимыми для растений питательными солями.

Вовлечение в почву органического вещества совершается при миграции почвенных насекомых из одного горизонта в другой. Живущие в растительной подстилке и в почве насекомые осуществляют суточные и сезонные

вертикальные перемещения, при этом они способствуют проникновению органических веществ по профилю и перемешиванию различных слоев почвы. Установлено, что на необрабатываемых полях миграция почвенных насекомых и других беспозвоночных обеспечивает перемешивание верхнего десяти сантиметрового слоя за 5 – 6 лет.

Вертикальные и горизонтальные миграции насекомых сопровождаются проделыванием ходов в почве, что способствует увеличению ее скважности, улучшению ее аэрации и проникновению влаги. Поэтому почвы, более заселенные насекомыми, оказываются более дренированными, имеют лучший водный и воздушный режим. Установлено, что поселения муравьев на солонцах ведут к улучшению почвы за счет вымывания излишков солей и обогащения органикой, т. е. происходит своеобразная мелиорация почв. В условиях Средней Азии отмечена роль термитов в обогащении пустынных почв органикой в улучшении физических свойств и химизма почв. Такие напочвенные насекомые как саранчовые и жуки – чернотелки своими экскрементами способствуют гумусообразованию в сухих степях.

Существенна роль насекомых в создании зернистой водопрочной структуры почв. Питание насекомых-сапрофагов, особенно при пропускании через кишечник частиц почвы приводит к образованию копролитов – экскрементов, обогащенных гумусом и минеральными солями.

Состав и значение насекомых в почвообразовательном процессе определяется природными условиями и типом почвы. В различных зонах и в различных почвах возникает свой характерный комплекс почвообитающих насекомых; такие комплексы становятся индикаторами природных и почвенных условий. Поэтому состав почвенной фауны может служить одним из критериев в диагностике почв.

Насекомые – вредители растений. Растительноядные насекомые – фитофаги насчитывают огромное число видов. Часто фитофагия является свойством целых систематических групп, которые объединяются в общую группу растительноядных: это семейство жуков – усачей, листоедов,

долгоносиков, короедов и другие. К фитофагам относятся все надсемейства саранчовых, отряд равнокрылых и другие. Различают: 1.одноядных (монофагов) насекомых – питаются каким либо одним видом растения. Среди насекомых монофаги немногочисленны. Виноградная филлоксеры – на виноградных лозах рода *Vitis*; гороховая зерновка – на зерне культурного гороха. 2.Ограниченноядные (олигофаги) питаются родственными видами растений, которые относятся к одному или немногочисленным близким семействам. Олигофагами является большое число видов фитофагов. Свекловичные долгоносики (виды рода *Bothynoderes*) питаются не только сахарной свеклой, но и другими видами семейства маревых (*Chenopodiales*), шпинатом, лебедой и другими. Колорадский жук питается картофелем и другими пасленовыми. Такие олигофаги как огородные блошки, капустная и репная белянки питаются на крестоцветных, но их личинки могут питаться на растениях семейства резедовых и каперцовых. Биохимически названные семейства растений очень близки между собой.

Насекомых, которые питаются многочисленными видами растений не родственных между собой семейств, называют всеядными или полифагами. Озимая совка, луговой мотылек.

Виды, которые питаются разнообразной как растительной, так и животной пищей – пантофаги.

Те фитофаги, которые приносят экологический ущерб человеку, называются вредителями растений. По современным оценкам этот ущерб может достигать 1/3 получаемой растительной продукции.

Первая попытка систематизации сведений о насекомых – вредителях относится к 1839 г., когда вышла книга Д. Воздвиженского «Рассуждение о вредных насекомых для полей и лугов и о средствах отвращать вред от сих животных происходящий». Организованное в 1859г. Русское энтомологическое общество (ныне существующее) считает важнейшей из задач разработку практических рекомендаций для борьбы с вредными насекомыми.

Наиболее опасны периодические вспышки массового размножения насекомых–фитофагов. Чаще это происходит в случае нарушения экологического равновесия в следствии хозяйственной деятельности человека: несоблюдение севооборотов и рост площадей занятых монокультурой, насыщение агроценозов инсектицидами и ликвидация естественных врагов насекомых фитофагов. Изменение ценозов путем распашки целинных земель привело к росту вредоносности саранчовых. Занос фитофагов в районы, где они отсутствовали, и где нет их естественных врагов привёл, например, к вредоносности виноградной филлоксеры.

Защита растений от насекомых – фитофагов должна основываться на знании их биологии, роли в цепях питания. Знание трофических связей насекомых позволит предугадать вероятный состав вредителей на той или иной сельскохозяйственной культуре, знание пищевых предпочтений насекомых является основой ведения правильного севооборота, подбора не повреждаемых культур. Многие работы по энтомологии направлены на изыскание средств защиты растений от насекомых и достигнуты ощутимые результаты. Массовое размножение многих видов насекомых, обрекавшее в прежние времена население целых стран на голод, успешно сдерживается средствами защиты растений. Однако при этом многие насекомые сопутствующие человеку с начала его эволюции, становятся все более редкими и, видимо, обречены на гибель. Поэтому необходимо предвидеть все возможные последствия борьбы с насекомыми. Среди миллиона видов насекомых лишь 15 тысяч видов вредят человеку тем или иным способом – это 1,5 % всех видов.

Насекомые имеют многочисленных естественных врагов и в том числе среди насекомых – это хищные и паразитические насекомые, развивающиеся за счет насекомых – фитофагов обозначаются термином – энтомофаги.

Насекомые – биорегуляторы численности насекомых. Среди хищных насекомых особенно большое значение в истреблении вредителей имеют жуки – жужелицы и их личинки, питающиеся гусеницами и другими насекомыми;

жуки божьи коровки – кокцинеллиды и их личинки истребляют тлей, кокцид, медяниц. В истреблении тлей существенна роль личинок сетчатокрылых и личинок мух – журчалок. В целом, хищные насекомые составляют важнейший комплекс полезных насекомых, к ним относятся стрекозы, богомолы, некоторые кузнечики и клопы, жуки – стафилиниды, некоторые муравьи. Хищная божья коровка родолия, *Rodolia cardinalis* – эффективный истребитель ицерии - австралийского желобчатого червеца. Ицерия с посадочным материалом цитрусовых из Австралии попала в другие страны, где сильно вредила из-за отсутствия естественных врагов. Ввоз и акклиматизация родолии из Австралии в другие страны, в частности на Кавказ, решили проблему вредоносности ицерии.

Паразитическими формами являются наездники, хальцидовые из перепончатокрылых; тахины и серые мясные мухи из двукрылых; нарывники – из жесткокрылых и некоторые другие группы. По особенностям паразитирования эти энтомофаги делятся на эктопаразитов, эндопаразитов и яйцеедов. Насекомое – хозяин является для паразитов не только источником питания, но и средой обитания, поэтому между их жизненными циклами устанавливается согласованность, приобретающая характер биологической гармонии: синхронизация сроков появления имаго паразита и заражаемой фазы развития хозяина, одинаковое число генераций, совпадение сроков наступления диапаузы. В фазе имаго паразиты ведут свободный образ жизни и обычно нуждаются в дополнительном питании: пыльца, нектар цветков, клеточный сок растений, гемолимфа насекомых.

Влияние энтомофагов на фитофагов может сдерживаться действием их собственных естественных паразитов – сверхпаразитов. Имеется цепочка насекомое – фитофаг – паразит первого порядка – паразит второго и третьего и даже четвертого порядков.

В природе имеет место множественный паразитизм, т. е. наличие у одного и того же вида насекомого - хозяина целого ряда энтомофагов, паразитирующих в различных его фазах развития. Множественный

паразитизм охватывает не только фитофагов, но и сверх паразитов. Например, комплекс паразитов характерен для сибирского шелкопряда и яблонной плодовой жорки. Первый имеет 60 паразитов из числа перепончатокрылых, и двукрылых на фазах яйца, гусеницы и куколки, у яблонной плодовой жорки описано более 120 паразитов.

Энтомофагов - паразитов используют путем акклиматизации: афелинус, *Aphelinus mali* – является специализированным паразитом кровяной тли, завезенной в Европу из США с саженцами яблони.

Сезонная колонизация заключается в разведении и выпуске паразитов в защищаемые ценозы. Например, трихограмма используется для уничтожения яиц озимой, хлопковой, капустной совок.

Содействие деятельности местным энтомофагам заключается в рациональном использовании инсектицидов и подсеве нектароносов около защищаемых культур.

Техническое значение имеют насекомые, продуцирующие лекарственные вещества (контаридины шпанских мушек), красящие вещества: мексиканская кошениль, идущая на изготовление кармина (виды червецов); танин (в чернильных орешках орехотворок, *Cynipidae*) и другие. Кошениль (франц. cochenille, от исп. cochinilla), общее название нескольких видов насекомых из разных семейств подотряда кокцид, самки которых используются для получения красной краски - кармина. Наиболее ценилась мексиканская кошениль, *Dactylopius cacti*, живущая на надземных органах кошенильного кактуса. Родина её Мексика; она культивировалась в Центральной Америке, в Западной Европе (Испания), Северной Африке, Восточной Азии и почти вытеснила с мирового рынка другие виды – армянскую, *Porphyrophora hamelii*, распространённую в Армении (на корнях злаков), и польскую кошениль, *P. Polonica* – в Западной Европе и Европейской части России (на корнях земляники и некоторых др. травянистых растений). В 20 веке с развитием производства синтетических красителей культура кошениль резко сократилась, однако натуральный кармин ещё используется в

некоторых отраслях промышленности (пищевой, парфюмерной и др.) и для окраски микроскопических препаратов.

Разведение хищных и паразитических насекомых используется для биологической защиты растений.

Отрасли пчеловодство и шелководство. Некоторые формы насекомых непосредственно используются человеком. Пчела медоносная, *Apis mellifera*. Тутовый шелкопряд, *Bombyx mori* завезен в Европу из Китая в VI веке. Известен только в домашнем состоянии, утратил способность летать. При окукливании гусеница дает нить до 1000 метров.

Тема ПАРАЗИТИЧЕСКИЕ ЧЛЕНИСТОНОГИЕ СИБИРИ

Исследования паразитических членистоногих в Сибири в первую очередь были обусловлены социальным заказом и производственной практикой государства. Интенсивный прирост населения в регионе требовал создания собственной продовольственной базы и увеличения, в первую очередь, производства продукции животноводства. Имевшиеся к тому времени разработки и рекомендации по борьбе с оводами, гнусом и другими вредителями уже не могли служить надёжной научной и практической базой для решения проблемы снижения огромных экономических потерь, причиняемых членистоногими животноводству региона. Проблема уничтожения вредных членистоногих и защита животных от их нападения с целью предотвращения заболеваний и потерь продуктивности была недостаточно проработана. Проблема гнуса особенно остро встала в связи с интенсивным освоением природных ресурсов, когда массовое нападение кровососов служило причиной значительного оттока прибывающего населения с новостроек Сибири, нефте- и газопромыслов. Именно в этот период активизировались исследования паразитических членистоногих в научно-исследовательских и высших учебных заведениях Сибири, организовывались новые исследовательские подразделения и специализированные учреждения. Так, в 1961 году в Тюмени был создан опорный пункт Всесоюзного научно-исследовательского института ветеринарной санитарии (ВНИИВС), который в 1968 году был реорганизован в Тюменский филиал, а в 1973 году - во Всесоюзный научно-исследовательский институт ветеринарной энтомологии и арахнологии (ВНИИВЭА). Институт и сейчас является головным учреждением, координирующим проблемы ветеринарной арахноэнтомологии в стране.

В Сибири сформировалось два основных исследовательских центра изучения паразитических членистоногих - в институте систематики и экологии животных СО РАН, где основное внимание уделялось фундаментальным аспектам проблемы (фауна, таксономия, биология и

экология членистоногих) и во ВНИИВЭА СО РАСХН, основной тематикой которого были поиск средств, методов терапии и защиты животных при заболеваниях и разработка систем ограничительных мероприятий. Постоянный теоретический и практический интерес широкого круга специалистов направлен на изучение иксодовых клещей - переносчиков возбудителей многих опасных инфекционных и инвазионных заболеваний человека и животных. Исследования иксодовых клещей в биологическом институте начаты в 1959 г. М.С. Давыдовой. Они известны как переносчики возбудителей целого ряда природноочаговых болезней. М.С. Давыдова и А.М. Лукин на основании обобщения литературных и собственных материалов установили, что в Новосибирской области встречаются 8 видов иксодовых клещей. Карты их распространения, материалы по численности и биологии могут служить паразитологической основой для районирования Новосибирской области по трансмиссивным болезням, поскольку показана чёткая зависимость между распространением природноочаговых инфекций и клещами, являющимися их основными переносчиками. Клещевой энцефалит (КЭ) встречается повсеместно, где доминирует таёжный клещ. Очаги омской геморрагической лихорадки связаны с распространением *Dermacentor reticulatus* F. Клещевой сыпной тиф регистрируется там, где распространены *D. silvarum* Olenov, *Ixodes apronophorus* Schulze. Последний, паразитирующий во всех фазах на мелких млекопитающих, служит переносчиком возбудителя туляремии среди этих животных, в то время как *D. reticulatus* в условиях Новосибирской области не может быть её переносчиком, так как основной источник туляремийной инфекции - водяная полёвка - в период массового размножения этих клещей не контактирует с ними. Необходимость изучения очагов КЭ, их напряженности, повлекли за собой изучение закономерностей распространения иксодовых клещей, их биологии. Такие исследования проводил с 1960 г. В Северо-Восточном Алтае сектор медицинской географии Института экспериментальной биологии и медицины СО АН СССР, который

после реорганизации института в 1963 г. был передан в Биологический институт СО АН СССР.

На Северо-Восточном Алтае В.Ф. Сапегина выявила 7 видов иксовых клещей. Было выяснено, что обилие иксовых клещей изменяется в различных ландшафтах в зависимости от высотной поясности. В лесостепном поясе преобладает *D. reticulatus*. По мере увеличения абсолютных высот местности, в поясе смешанных и лиственных лесов преобладающим видом становится *Ixodes persulcatus* Sch., а в кедрово-пихтовых лесах черневого низкогорья — *I. trianguliceps* Bir. С дальнейшим повышением высоты местности обилие клещей резко снижается. Ещё выше - в редколесном пихтово-кедровом среднегорье и в гольцовом поясе иксовых клещей нет. Выяснена эпизоотическая и эпидемиологическая роль различных видов клещей в очагах КЭ. На Северно-Восточном Алтае зарегистрирована спонтанная заражённость вирусом КЭ клещей *I. Persulcatus* и *Haemaphysalis concinna* Koch. Выяснена гостальная приуроченность иксовых клещей. Рассмотрена динамика активности иксовых клещей и охарактеризованы их жизненные циклы.

В равнинной части Западной Сибири исследования проводили в северной, средней, южной тайге Приобья и Прииртышья, подтаёжных лесах, лесостепи и степи, а в Средней Сибири — в южной тайге Приангарья. На обследованной территории В.Ф. Сапегиной зарегистрировано 5 видов иксовых клещей. Выяснено, что наибольшая численность *I. persulcatus* отмечена в южной тайге Приобья, к северу, югу, западу и востоку от неё показатели уменьшаются. В северной тайге и степи *I. Persulcatus* отсутствует.

Исследования сотрудников института в последние годы в большей степени касаются проблемы очага клещевого энцефалита в окрестностях Академгородка г. Новосибирска. В.Н. Бахваловым, А.К. Добротворским совместно с сотрудницей ИХБиФМ СО РАН О.В. Морозовой проведено изучение динамики компонентов паразитарной системы клещевого энцефалита и других бактериальных и протозойных патогенов, связанных с

иксодовыми клещами. Многолетний мониторинг состояния эпидимически значимых сочленов паразитарной системы позволил получить достоверные краткосрочные прогнозы уровня численности переносчика и эпидемической активности природного очага клещевого энцефалита. Впервые была показана персистенция вируса клещевого энцефалита в организме мелких млекопитающих. Важным обобщением этого опыта стало предположение о существовании одного из механизмов, позволяющих возбудителю сохраняться в периоды отсутствия активности основных переносчиков. Впервые установлено, что частота встречаемости вируса клещевого энцефалита в популяциях фоновых видов грызунов и насекомоядных приблизительно одинакова в летний и зимний периоды.

Другой значимой в эпизоотическом и эпидемиологическом отношении группой членистоногих являются блохи. Паразитируя на млекопитающих и птицах, они переносят многих возбудителей зоонозных и зооантропонозных заболеваний. Исследования этих насекомых в Биологическом институте начаты с конца 50-х годов прошлого столетия с приходом Н.А. Виоловича. Им совместно с О.И. Скалон описано три новых для науки вида блох. Н.А. Виолович составил и опубликовал большой список видов и подвидов блох – паразитов птиц и млекопитающих Сибири.

Кроме вопросов систематики и фаунистики, он большое внимание уделял ландшафтно-географическому распределению этих насекомых.

Начиная с 1960-х годов эти исследования продолжены В.Ф. Сапегинной. Ею изучена фауны блох во многих районах Сибири. В частности, обобщены и проанализированы особенности ландшафтного и биотопического распределения видов, паразитирующих на мелких млекопитающих и птицах в различных поясах Северо-Восточного и Северного Алтая. Установлено влияние высотной поясности на распространение этих паразитов. Так, наибольшее видовое разнообразие блох наблюдается в низкогорьях - 26 видов, а с понижением и повышением абсолютных высот местности их количество на мелких млекопитающих снижается в предгорьях до 19, в высокогорьях до

3 видов. Большинство работ В.Ф. Сапегиной посвящено вопросам ландшафтного распределения блох в равнинной части Западной и Средней Сибири. Выявлены закономерности, определяющие формирование афаниптеро-фаунистических комплексов отдельных групп хозяев в различных ландшафтных зонах. Выявлены виды, паразитирующие на мелких млекопитающих, начиная от субарктических тундр на севере до степей на юге Западной Сибири и от субарктических тундр Таймыра до южной тайги в Средней Сибири. Установлено, что количество видов блох на мелких млекопитающих в различных ландшафтных зонах и подзонах почти на всей территории Западной Сибири колеблется от 15 до 24 и лишь в субарктической тундре их значительно меньше - 5 видов. В Средней Сибири минимальное количество видов приходится также на субарктическую тундру - 1 вид.

Абсолютное большинство исследуемых видов блох мелких млекопитающих в Западной и Средней Сибири относится к периодически нападающим паразитам. Развитие их проходит в гнёздах и норах и сильно подвержено влиянию климатических факторов, которые и определяют распределение блох мелких млекопитающих в разных климатических зонах и подзонах. Оптимум для хозяев и их паразитов приходится на южную тайгу, а с уменьшением теплообеспеченности к северу и, наоборот, с выраженной аридизацией к югу численность и видовое богатство блох уменьшаются.

Особую актуальную проблему в Сибири представляет комплекс кровососущих двукрылых насекомых (гнус) — комары, мошки, мокрецы и слепни. От изнуряющего действия их укусов в наибольшей степени страдают население и животные таёжных, лесотундровых и тундровых районов. Проблема гнуса особенно остро встала в связи с интенсивным освоением природных ресурсов региона. Исследования кровососущих двукрылых насекомых были начаты в Биологическом институте СО АН СССР в 1959 г. под научным руководством д.б.н. А.И. Черепанова. Большую активизирующую роль для начала и широкого развертывания научных исследований фауны и экологии кровососущих двукрылых сыграла

организованная в 1962 г. по решению Президиума СО АН СССР Сибирская координационная комиссия (СКК), которая действовала в начале под председательством академика Н.Б. Дубинина, а затем — проф. А.И. Черепанова. Комиссия просуществовала до 1976 г. Эффективную методическую помощь в организации исследований и овладению навыками сбора и таксономической обработки материалов оказали сотрудникам Биологического института высокопрофессиональные специалисты Зоологического института АН СССР - профессора А.С. Мончадский, А.В. Гуцевич, И.А. Рубцов, а также к.б.н. К.А. Бреев, к.б.н. В.М. Глухова. Изучение кровососущих двукрылых насекомых в БИ СО АН СССР проводили д.б.н. Н.А. Виолович, кандидаты биологических наук Л.П. Кухарчук, П.Е. Полякова, А.Г. Мирзаева, В.Д. Патрушева, Н.П. Глущенко, С.И. Боброва, З.С. Дарийчук, Л.В. Петрожицкая (Болдаруева), С.Д. Челябин, Б.П. Захаров. Исследованием комаров (сем. Culicidae) в течение многих лет занимались П.Е. Полякова (с 1960 по 1976 гг.) и Л.П. Кухарчук (с 1963 по 1981 гг.).

Комаров северных популяций (лесотундра Приобья, Таймыр, Магаданская область, Якутия, Чукотка) изучала П.Е. Полякова. Л.П. Кухарчук обследовала Приобье от тундры до южных степей, горнотаёжные и степные районы Средней и Восточной Сибири, Приморье, Приамурье, ею обработаны материалы из других районов Сибири и освещены некоторые вопросы биоценотических связей комаров и их роль в распространении природноочаговых заболеваний (малярии, омской геморрагической лихорадки, микозов).

Мошки (сем. Simuliidae) изучены в основном в бассейнах крупных рек — Оби, Енисея и Лены. Значительный вклад в изучение мошек Сибири внесён В.Д. Патрушевой (с 1959 по 1976 гг.). Ею детально изучены фауна и экология мошек среднего и нижнего Приобья, определены и систематизированы многочисленные сборы из различных районов Сибири, уточнены диагностические (морфологические и экологические) характеристики многих видов, описано 10 новых для науки таксонов. С.И. Боброва (с 1961 по 1978 гг.)

изучала мошек горных районов Алтая, Среднего Приобья, северо-восточных окраин Сибири (Магаданская область, Чукотка), а также районов строительства БАМ. Исследования мошек Сибири продолжила Л.В. Петрожицкая (с 1975 г. по настоящее время). Ею исследованы мошки центрального участка БАМ - среднего течения р. Витим, систематизированы материалы по фауне и экологии мошек на слабоосвоенных и труднодоступных территориях Ямала и Таймыра.

С 1960 г. по настоящее время исследования кровососущих мокрецов (сем. Ceratorogonidae) проводятся А.Г. Мирзаевой. Основное внимание уделяется изучению фауны и экологии мокрецов в зональном аспекте с охватом обширной территории от северных окраин (Ямал, Таймыр, низовья р. Лены, Чукотка) до южных районов Сибири и от Приобья до Приморья. Ею собран большой научный материал из разных ландшафтных зон, позволивший на основании морфологической изменчивости и особенностей экологии мокрецов скорректировать межвидовые и внутривидовые отношения отдельных таксонов, описать 11 новых для науки видов и определить границы распространения массовых видов кровососущих мокрецов.

На основании многолетних наблюдений в подзоне южнотаёжных лесов Западной Сибири выявлены основные экологические особенности кровососущих мокрецов, численность которых была особенно высока в 60-х годах прошлого столетия. Изучением видового состава и экологии мокрецов горно-таёжных, лесостепных и степных ландшафтов Южной Сибири, а также верховьев Лены, отдельных районов БАМ занималась Н.П. Глущенко (с 1963 по 2005 гг.). Ею получены оригинальные данные по ландшафтному распределению и вертикальной поясности мокрецов. Н.П. Глущенко уделила значительное внимание выявлению трофических связей мокрецов с птицами.

Слепни (сем. Tabanidae) Сибири были объектом многолетних исследований Н.А. Виоловича (с 1960 по 1980 гг.). Им и его учениками С.Д. Челябиным и Б.П. Захаровым — изучены фауна и география слепней, сезонная и суточная динамика численности, их вредоносное значение.

На территории Сибири с 1960 по 1976 гг. изучением кровососущих двукрылых насекомых наряду с БИ СО АН СССР занимались сотрудники других научно-исследовательских учреждений, координируемых СКК. Из них наибольшую активность проявили Институт медицинской паразитологии и тропической медицины АМН СССР (ИМПИТМ), Центральный научно-исследовательский институт дезинфекции и стерилизации АМН СССР (ВНИИДИС), Научно-исследовательский институт биологии и биофизики (НББ) при Томском госуниверситете, Биолого-почвенный институт дальневосточного филиала СО АН СССР, Хабаровский научно-исследовательский институт эпидемиологии и микробиологии АМН СССР.

Таким образом, к началу 80-х годов были обследованы значительные территории Сибири и Дальнего Востока, включая многие новостройки в нефтегазоносных районах и на стройке БАМ. В указанный период большое внимание уделялось разработке рекомендаций по мерам борьбы и защиты населения от гнуса.

Проблема гнуса в Сибири решалась комплексным трудом большого круга учреждений различных ведомств АН СССР, АМН СССР, министерств сельского хозяйства, химической, лесной, лёгкой промышленности, гражданской авиации. В целях повышения эффективности защиты и контроля численности гнуса были апробированы все известные для того времени методы и испытаны новые препараты. Итоги комплексных работ периодически обсуждались на совещаниях, публиковались в ускоренном темпе в тематических сборниках трудов БИ СО АН СССР. Главные достижения исследований гнуса и практических мероприятий за период работы СКК следующие: 1) проведены широкие исследования кровососущих двукрылых, которые служат хорошей базой для создания банка данных по фауне и экологии компонентов гнуса (БИ СО АН и другие); 2) внедрён в жизнь репеллент ДЭТА — один из лучших и по настоящее время (БИ СО АН, Институт неорганической химии СО АН, Кемеровский анилиноокрасочный завод); 3) при активном содействии СКК разработана технология и

изготовлена в промышленном производстве разного типа защитная одежда (ИМПИТМ, ВНИИДИС); 4) разработана и прошла практическую проверку аэрозольная технология, которая в настоящее время усовершенствована до оптимальной микродис- персной технологии (ИХКГ СО АН, БИ СО АН, Институт гражданской авиации и др.). Практически все указанные достижения нашли отражение в решениях Госкомитета по науке и технике СССР. В 1988 г. по инициативе председателя Президиума СО АН СССР акад. В.А. Коптюга в рамках экологической программы были начаты исследования кровососущих двукрылых насекомых и разработка мер по снижению их вредоносной деятельности в лесопарковой зоне ННЦ. Впервые был проведён многолетний мониторинг (1988–2000 гг.) динамики численности кровососущих комаров и исследования по её регулированию с использованием бактокулицида - препарата на основе кристаллообразующих бактерий *Bacillus thuringiensis israelensis*, а также оценена роль в уничтожении комаров личинкоядной хищной рыбки верховки (*Leucaspilus delineatus* Nekel). На основании этих исследований разработаны рекомендации по снижению численности комаров с помощью экологически безопасного метода (исполнители - сотрудники трёх лабораторий института: В.П. Ходырев, А.Г. Мирзаева, Н.П. Глущенко, Р.В. Бабуева). Параллельно проведено изучение действия препарата алтозида (на основе метапрена) — аналога ювенильного гормона на личинок комаров, развивающихся как в природе, так и в подвалах домов, его влияние на нецелевую гидрофауну (В.П. Ходырев, Л.В. Петрожицкая). Исследования комплекса кровососущих насекомых и их эпидемиологической роли в лесопарковой зоне ННЦ проводятся с 2005 г. совместно сотрудниками ИСиЭЖ СО РАН и ИХБиФМ СО РАН (Л.В. Петрожицкая, А.Г. Мирзаева, О.В. Морозова). В пробах имаго комаров *Aedes cantans* обнаружена ДНК р. *Bartonella*. Сравнение результатов заражённости клещей и комаров бартонеллами свидетельствует о доминирующей роли таёжных клещей в трансмиссии бартонелл, среди которых преобладают патогенные для человека *B. henselae*, но также обнаружены *B. Quintana* и смешанные формы инфекции.

На данном этапе сотрудниками лаборатории экологии насекомых ИСиЭЖ СО РАН проводятся исследования экологии кровососущих двукрылых насекомых, преимущественно комаров лесостепной зоны Западной Сибири и мошек Алтае-Саянской горной системы. К настоящему времени в разных ландшафтных зонах Сибири выявлено более 400 видов кровососущих двукрылых насекомых, в том числе 30 новых для науки. Опубликовано более 500 научных работ, из них 6 монографий по каждой группе кровососов, одна коллективная монография и ряд тематических сборников.

Оводы это наиболее специализированные паразитические двукрылые. Они приспособились к паразитированию в личиночной фазе на многих млекопитающих - копытных, зайцеобразных, грызунах и человеке. В Сибири это представители трех семейств: *Hypodermatidae* - подкожные, *Oestridae* - носоглоточные и *Gastrophylidae* — желудочные оводы. Они встречаются как у представителей дикой фауны, так и у сельскохозяйственных животных. Наибольший ущерб животноводству приносят 3 вида подкожных оводов - *Hypoderma bovis*, *H. lineatum*, паразитирующие на крупном рогатом скоте, и *Oedomagena tarandi* - паразит оленей. Из носоглоточных оводов наиболее распространены и многочисленны овечий овод (*Oestrus ovis*) и носоглоточный овод оленей (*Cephenomya trompe*). Из-за потерь в кожевенном сырье, шерсти, привесах, из-за гибели животных животноводческие хозяйства Сибири недополучают продукции на многие миллионы рублей. Начало наиболее полномасштабных работ по изучению экологии подкожных оводов в целях выработки мероприятий по ограничению их численности приходится на конец 50-х–начало 60-х годов XX века. В этот период в хозяйствах Западной Сибири заражённость крупного рогатого скота гиподерматозом находилась на уровне 36–55 %. Существующие методы борьбы с оводами не давали желаемого результата не только потому, что не было достаточно эффективных препаратов, но также из-за отсутствия исходных биологических данных, которые необходимо было учитывать при разработке системы

ограничительных мероприятий. При организации исследований подкожных оводов предусматривалось, прежде всего, изучение их популяционной экологии в различных природных условиях - от юга Западной Сибири (Горный Алтай) до северных районов Томской области. Под руководством доктора ветеринарных наук П.В. Семёнова было выяснено распространение подкожных оводов крупного рогатого скота, численность в имагинальной и личиночной фазах развития, изучена динамика и изменчивость инвазированности животных их личинками, выявлены факторы, которые способствуют распространению гиподерматоза. Одновременно был опробован ряд методов и средств терапии животных при гиподерматозе. В результате работ, выполненных в разных районах Западной Сибири, получены биологически обоснованные методы контроля численности подкожных оводов. Кроме того, с учётом региональных климатических и ландшафтных особенностей Алтайского края, Новосибирской, Кемеровской и Томской областей для каждой из них были предложены методические рекомендации по ликвидации гиподерматоза, которые успешно внедрялись в хозяйствах этих регионов. В результате, в Алтайском крае и упомянутых областях гиподерматоз в хозяйствах был снижен к 1970 г. до 8–10 %, в 1985 — до 1,0–1,5 %.

В конце 1960-х гг. оригинальные исследования биологии оводов северных оленей провела на севере Якутии и в Магаданской области (на Чукотке) Н.П. Гомоюнова. Кочуя вместе с оленьими стадами в течение трёх сезонов, она выяснила основные популяционные характеристики оводов, такие как фенология развития имаго и личинок в связи с миграциями оленей, дальность и направление полётов оводовых мух, плодовитость самок, интенсивность и места откладки яиц, особенности миграции личинок в организме хозяина, влияние факторов среды на выживаемость и развитие куколок и др. Проведённые Н.П. Гомоюновой наблюдения послужили образцом для последующих исследований популяционной экологии оводов

северных оленей и стали хорошим подспорьем практическим специалистам в деле оздоровления северных оленей от оводовой инвазии.

В последние годы наибольшее внимание уделено изучению экологии овечьего овода и разработке мер ограничения его численности. Эти работы начаты П.В. Семёновым в начале 1970-х гг. и продолжаются В.А. Марченко в настоящее время. Исследования проводились почти во всех крупных овцеводческих районах Сибири, в том числе обследовалась изолированная популяция овода на о-ве Ольхон на Байкале. Основное внимание уделялось популяционной экологии и раскрытию закономерностей, определяющих развитие паразита на всех фазах жизненного цикла. Изучены пространственная структура и динамика численности имаго, продолжительность эмбрионального развития личинок и их распределение в популяциях хозяев, дальность разлёта мух и другие популяционные характеристики. Выявлены степень заражённости овец и распространение овода в овцеводческих районах Сибири. В настоящее время большое внимание уделяется изучению закономерностей формирования уровня численности оводов как на организменном, так и на популяционном уровне.

При изучении иммунобиологических аспектов взаимоотношений в системе паразит–хозяин установлено, что при паразитировании личинок овечьего овода существуют определённые закономерности в кинетике специфических антител и Т-лимфоцитов. Это позволило подойти к разработке метода иммунологического контроля численности овода наряду с широким поиском и испытанием различных инсектицидных средств и методов их применения. На основе знаний популяционной экологии овода практическим специалистам рекомендована рациональная система ограничительных мероприятий. Для хозяйств Новосибирской, Иркутской областей, Алтайского края и республик Алтай и Тыва были разработаны и внедрены в практику сельского хозяйства методические рекомендации лечебно-профилактических мероприятий при эстрозе овец. Материалы исследований Биологического института, связанные с изучением экологии оводов и разработкой

ограничительных мероприятий, привлекались для составления регламентирующих документов Главного управления ветеринарии страны. Сотрудниками института по этой тематике опубликовано более 200 научных работ, в том числе монографии, брошюры и методические рекомендации.

В последнее десятилетие исследователями региона уделено повышенное внимание изучению эктопаразитокомплексов и разработке рациональных систем ограничительных мероприятий в различных отраслях животноводства на юге Западной Сибири. На основе изучения распространения, особенностей экологии и биологии основных видов паразитических членистоногих (овечьих оводов, вольфартова муха, овечья кровососка, чесоточные клещи), поиска новых средств и методов терапии животных, для овцеводческих хозяйств Горного Алтая разработана система интегрированных ограничительных мероприятий при арахноэнтомозах овец (В.А. Марченко, Ю.С. Земиров). Подобные исследования комплекса арахноэнтомозов крупного рогатого скота (подкожные оводы, иксодовые и чесоточные клещи, вши и власоеды) проведены в горных районах Кемеровской области и Республики Алтай, по результатам исследований разработаны методические рекомендации (В.Р. Саитов, В.А. Марченко).

Не осталась без внимания ведущая отрасль Горного Алтая – пантовое оленеводство. Проблеме паразитических членистоногих и эктопаразитозов маралов и пятнистых оленей (подкожный и носоглоточный оводы, пантовая муха, оленья кровососка) посвящён ряд работ сибирских исследователей (И.Ю. Раабе, А.И. Бахтушкиной, В.А. Марченко), которые в виде методических рекомендаций используются в ветеринарной практике мараловодческих хозяйств.

Ведущая роль в исследованиях ветеринарной арахноэнтомологии Сибири отводится прежде Всесоюзному, ныне Всероссийскому научно-исследовательскому институту ветеринарной энтомологии и арахнологии (ВНИИВЭА). Институт призван осуществлять научно-методическое руководство разработкой и реализацией лечебно-профилактических

мероприятий при энтомозах и арахнозах животных в ветеринарной практике России. Для биологического обоснования разрабатываемых мероприятий потребовалась проработка вопросов биологии и экологии опасных насекомых и клещей в природно-климатических зонах Урала, Сибири и других регионов страны, а также разработки методов фенологического прогнозирования численности вредных членистоногих в природе. Необходимо было решить задачи по изысканию новых, более эффективных и безвредных для животных инсектицидов, акарицидов, репеллентов и других препаратов; по разработке и внедрению методов массового уничтожения членистоногих и защиты животных от их нападения с применением средств механизации и автоматизации. Расширение осваиваемых территорий и завоз сельскохозяйственных животных в экстремальные, неустойчивые условия районов Крайнего Севера чрезвычайно остро обозначили проблему разработки ветеринарно-санитарных и зоогигиенических мероприятий в животноводстве. Очень важно было начать и развить широкие исследования по разработке биологических средств и методов борьбы с членистоногими. Сотрудники ВНИИВС и Тюменского опорного пункта в течение многих летних сезонов глубоко изучали биологию, экологию, сезонную динамику и суточный ритм кровососущих насекомых и подкожных оводов, разработали ряд ценных рекомендаций по борьбе с ними. Аспиранты и диссертанты ВНИИВС (В.И. Букштынов, Г.А. Таланов, И.А. Закомырдин) изучали видовой состав и экологию гнуса области и разработали научные методы защиты животных, а аспирантами опорного пункта В.З. Ямовым выполнена работа по разработке и внедрению системы мероприятий против гиподерматоза в Тюменской области, а И.Н. Ишмуратовым — по изучению гнуса и разработке мер борьбы с ним в условиях пушного звероводства Тюменской области.

Коллективом учёных разработаны биологические основы, средства и технологии борьбы с оводами крупного рогатого скота, овец, лошадей и северных оленей, защиты сельскохозяйственных животных от двукрылых кровососущих насекомых (гнуса). Внедрены новые высокоэффективные

препараты рицифон, фасковерм, миатрин, миацид, ивомек, ТСН, синтетические пиретроиды, термические аэрозоли «Ямал», «Бизон», термовозгоночная смесь (В.З. Ямов, Г.С. Сивков, С.Д. Павлов, Р.П. Павлова, В.Н. Домацкий, Н.В. Солопов, А.А. Никонов, С.Ю. Сизиков, Ю.В. Гультияев и др.).

Создана система ветеринарной защиты пчёл. По результатам исследований специалистами лаборатории болезней пчёл (Н.М. Столбов, Т.Ф. Домацкая, З.В. Кузьмина, В.Ю. Неверов, С.О. Пашаян, О.В. Збанацкий) при профилактике ассоциативных болезней предложены и нарабатываются новые препараты танис и бивар для борьбы с варроатозом пчёл. Учёными лаборатории (Н.М. Столбовым, Т.Ф. Домацкой, З.В. Кузьминой, С.М. Палевичем, С.О. Пашаян, О.В. Збанацким, В.Ю. Неверовым) разработаны, испытаны и применяются на практике средства и технологии борьбы с арахноэнтомозами и другими болезнями пчёл, высокоэффективные и экологные препараты: аскоцин, бивар, танис, а также различные подкормки для пчёл.

Библиографический список

- Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. – СПб.: Наука, 2000.
- Бабенко З.С., Бочарова Т.А., Красикова Н.С., Кривец С.А., Лукьянцев В.В., Островерхова Г.П. Беспозвоночные юга Томской области: Учебное пособие. Часть 2. Наземные беспозвоночные. Томск: Изд-во Томск, ун-та, 1983. - 105 с.
- Бей-Биенко Г.Я. Общая энтомология. / Г.Я. Бей-Биенко. - М.: Высшая школа, 1971.- 479 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2-х т. - М.: Мир, 1989.
- Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. – Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский дом печати», 2005. -416 с.
- Гиляров А.М. Популяционная экология. - М.: изд. МГУ, 1990.
- Гиляров М.С. Жизнь в почве/ М.С. Гиляров, Д.А. Криволицкий. - М.: Изд-во «Молодая гвардия», 1985. - 191 с.
- Гиляров М.С. Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше. / М.С. Гиляров. - М.: Наука, 1970.
- Гринфельд Э.К. Происхождение и развитие антофилии у насекомых. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1978.- 203 с.
- Исаев А. С., Хлебопрос Р.Г. Эффекты запаздывания в регуляции численности лесных насекомых // Докл. АН СССР. 1977. Т. 232. №6
- Исаев А.С. Стволовые вредители лиственницы даурской. М., 1966
- Исаев А.С., Гире Г.И. Взаимодействие дерева и насекомых-ксилофагов. Новосибирск: Наука, 1975. - 374 с.
- Исаев А.С., Рожков А.С., Киселев В.В. Черный пихтовый усач. Новосибирск, 1988
- Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г. Принцип стабильности в динамике численности лесных насекомых // Докл. АН СССР. 1973. Т. 208. №1
- Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В. и др. Популяционная динамика лесных насекомых. М., 2001
- Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В., Кондаков Ю.П., Киселев В.В. Динамика численности лесных насекомых. Новосибирск: Наука, 1984. - 224 с.
- Исаев А.С., Гирс Г.И. Взаимодействие дерева и насекомых ксилофагов. Новосибирск, 1975
- Клюге Н.Ю. Современная систематика насекомых. / Н.Ю. Клюге. - С-П: Лань, 2000.- 336 с
- Кочетова Н. И. Редкие беспозвоночные животные/ Н. И. Кочетова, М. И. Акимов, В. Н. Дыхнов. М., Агропромиздат, 1986. 206 с.
- Лукьянцев С.В. Фауна и экология пауков (Arachnidae, Aranei) подзоны южной тайги Западной Сибири: Автореф. дис. канд. биол. наук. -Томск, 1999. 17 с.

- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение / Пер. с англ. Н.В. Матвеевой под ред. Ю.И. Чернова. М.: Мир, 1992. - 184 с.
- Одум Ю. Основы экологии. - М.: Мир, 1975.
- Одум Ю. Экология. - В 2-х т. - М.: Мир, 1986.
- Остроумов С.А. Введение в биохимическую экологию. - М., 1986.
- Остроумов С.А. Концепция водной биоты как лабильного и уязвимого звена системы самоочищения воды // Докл. РАН. - 2000. - Т. 372 (№2)
- Остроумов С. А. Биологические эффекты при воздействии поверхностно-активных веществ на организмы. М., 2001
- Остроумов С.А. Биохимическая гидробиология: концептуальное изложение основ новой научной дисциплины / Водные экосистемы и организмы: Труды научной конференции 19 июня 2002 года
- Остроумов С.А. Сохранение биоразнообразия и качество воды: роль обратных связей в экосистемах. // Докл. РАН. - 2002. - Т. 382 (№ 1)
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. - М.: Наука, 1982. - 287 с.
- Пидгайко М.Л. Зоопланктон водоемов европейской части СССР. - М.: Наука, 1984.
- Романенко В.Н. Видовой состав пауков (Arachnidae, Aranei) некоторых лесных биотопов южной тайги Западной Сибири // Биологическое разнообразие животных Сибири. - Томск, 1998. - С. 91-97.
- Рупперт Э. Зоология беспозвоночных: Т.3. Членистоногие. Пер. с англ. / Э. Рупперт, С. Фокс, Б. Барнс. - М.: Academia, 2008. - 496с.
- Сивков Г.С. К истории исследований паразитических членистоногих в Сибири/Г.С. Сивков, В.А. Марченко, А.Г. Мирзаева, Л.В. Петрожицкая//Евразийский энтомолог. Журнал. - 2007. - Т. 6(2). - С. 103-112.
- Старк В.Н. Методы изучения и обследования энтомофауны почвы и лесных насаждений // Защита растений. Вып. 6. - № 5-6. - Л., 1930. - С. 763-772.
- Телитченко М.М., Остроумов С.А. Введение в проблемы биохимической экологии. - М., 1990.
- Тыщенко В. П. Физиология фотопериодизма насекомых//Труды ВЭО. - Л.: Наука. 1977. - Т. 59. -155 с.
- Фегри К., ван дер Пейл Л. Основы экологии опыления. - М.: Мир, 1982. - 376 с.
- Чернышев В.Б. Суточные ритмы активности насекомых. - М.: Изд-во МГУ, 1984- 215 с.
- Чернышев В.Б. Экология насекомых. - М.: Изд-во МГУ, 1996. -304 с.
- Чеснова Л. В. Основные этапы развития экологии насекомых в СССР. М., «Наука», 1988. -176 с.
- Шилов И. А. Экология. М., «Высшая школа», 2001. 512 с
- Экология почвенных беспозвоночных. - М.: Изд-во «Наука», 1973. - 224 с.
- Экология почвенных беспозвоночных. - М.: Изд-во «Наука», 1973. - 224 с.

Эколого-физиологические и эколого-фаунистические адаптации животных. – Иваново, 1986. –159 с.

ИНТЕРНЕТ- ИСТОЧНИКИ

academic.ru/ (образовательный портал, содержащий более или менее полноценную информацию, хорошо иллюстрированный)

ru.wikipedia.org/ (образовательный портал, содержащий довольно полную и лаконично изложенную информацию по строению и биологии различных групп, пользоваться лучше через ключевые слова)

zoology.edu.ru/ (общеобразовательный портал, содержащий скудную и не всегда качественную информацию)

tolweb.org/tree/ (англоязычный портал, содержащий полную информацию о всех царствах живой природы и много полезных ссылок)

www.nhm.ac.uk/ (сайт Британского музея естественной истории, содержит хороший образовательный портал)

www.nies.go.jp (японский англоязычный экологический сайт, содержит также информацию о биоразнообразии, строении и экологии простейших и низших беспозвоночных)

www.usmp.berkeley.edu/ (англоязычный образовательный сайт в области зоологии и палеонтологии, содержит краткую информацию об основных макротаксонах животного мира и много полезных ссылок)

www.faunaeur.org/ (англоязычный специализированный портал, содержит информацию о фауне беспозвоночных Европы)

www.marbef.org/ (англоязычный специализированный портал, содержит информацию о флоре и фауне морей Европы)

<http://zooex.baikal.ru> - Зоологические экскурсии по Байкалу

<http://www.zooclub.farpost.ru/chlen/index.shtml> - Странички о беспозвоночных на сайте Зооклуба

<http://livingthings.narod.ru> - Живые существа. Электронный атлас

<http://filin.km.ru/insect.htm> - Членистоногие в энциклопедии Кирилла и Мефодия

<http://floranimal.ru> - Растения и животные

<http://www.apus.ru/> - Портал о животных

<http://www.zooclub.ru/> - Зооклуб - сервер о животных

http://ptichka.ru/ptichka/ptichka_r - РТИЧКА.RU, портал о животных

<http://www.animalkingdom.ru/> - Царство животных портал о собаках, кошках, лошадях и других домашних животных!

<http://bio.1september.ru/> - Методические материалы для учителя-биолога

<http://www.zoomir.ru/nasekomii.htm> - Насекомые на zoomir.ru

<http://www.insect-hunter.narod.ru/> - Insect hunter (Ловец насекомых). Сайт для энтомологов и туристов

<http://entomolog.narod.ru/> - Энтомолог.narod.ru - сайт для энтомологов-любителей

<http://rwn.boom.ru/> - Русская природа

http://www.nature.ok.ru/mlk_nas.htm#nasecom - Красная книга России. Насекомые

<http://ngo.burnet.ru/redbook/another/project.htm> - Красная книга Бурятии

<http://tinea.chat.ru/index.html#top> - Энтомологический кружок А.Куриянова

<http://protect.forest.ru/> - Вредные насекомые Красноярского края
<http://www.uku.fi/~holopain/ento/Luonnon-lajisto.htm> - Лесные насекомые Финляндии
<http://www.fegi.ru/primorye/ANIMALS/nasek.htm> - Насекомые Приморского края. Сведения о распространении, немного фотографий
<http://www.palaeoentomolog.ru/> - Палеоэнтомология в России
<http://worms.ecology.net.ru/> - Музей дождевого червя
<http://www.zin.ru/BioDiv/> - Информационная система Биоразнообразие России
<http://www.biodat.ru/index.htm> - Welcome to BioDat
<http://bugguide.net/node/view/15740> - Welcome to BugGuide.Net! - Насекомые США и Канады. Очень много картинок.
<http://gardensafari.net/> - Интересный проект - сафари в своем саду (Голландия)
<http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/links.htm> - Очень объемный список зоологических и энтомологических ссылок на сайте "Жуки и колеоптероологи"
<http://www.entomology.narod.ru/> - Один из лучших русскоязычных указателей энтомологических ресурсов
<http://osipov.org/insects/links.htm> - Большой список энтомологических ссылок на сайте Д.Осипова
<http://www.ent.iastate.edu/List/> - Крупнейший англоязычный указатель энтомологических ресурсов
<http://www.nsk.su/~vvdubat/linksr.htm> - Аннотированный указатель энтомологических ресурсов на сайте В.В.Дубатолова
<http://www.allbest.ru/union/f/f-14.cgi?10941> - Флора и фауна на Союзе образовательных сайтов
<http://www.biosis.com/> - BIOSIS - Информационная база по биологии
<http://www.bioexplorer.net/> - Bioexplorer.Net
www.rusbiolog.ru
<http://www.natura.spb.ru>
www.e-science.ru/biology/
www.sbio.info
www.molecbio.com
zooclub.ru/referat/
www.jcbi.ru
www.curator.ru/e-books/biology.html
biology.asvu.ru
ibiw.ruelementy.ru/genbio

Осинцева Любовь Анатольевна

ЭКОЛОГИЯ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

Курс лекций

В авторской редакции

Усл. печ. л. 11,2