

Чернышев В.Б.

Экология насекомых

Москва
1996

ББК 28.68 Ч47 УДК 574.001; 595.7.15

Рецензенты:

кафедра энтомологии Санкт–Петербургского университета,
чл.– кор. РАН, профессор Ю.И.Чернов,
профессор Г.А.Мазохин–Поршняков

Издание финансируется Российским фондом фундаментальных исследований

Чернышев В.Б. Экология насекомых. Учебник. – М.: Изд–во МГУ, 1996 – 304 с.: ил.
ISBN 5–211–03545–3

В учебнике рассмотрены основные принципы экологии насекомых, показаны особенности образа жизни насекомых, связанные прежде всего с их небольшими размерами и способностью к полету. Описано влияние абиотических факторов на насекомых, биологические ритмы у этих объектов, экология популяций, включая динамику численности, роль насекомых в экосистемах, экологическая эволюция насекомых. Изложены принципы экологической системы защиты растений, основанной на поддержании устойчивости агроценоза.

Для студентов и аспирантов биологических факультетов университетов, педагогических, сельскохозяйственных и лесных университетов, может служить справочным пособием для энтомологов, экологов, работников сельского и лесного хозяйства.

077(02) – заказное

ББК 28.68

ISBN 5–211–03545–3

© В.Б.Чернышев, 1996

ПРЕДИСЛОВИЕ

В основу настоящего учебника положен курс лекций, читаемый автором с 1977 года студентам старших курсов кафедры энтомологии биологического факультета Московского государственного университета. На более младших курсах студенты слушают курсы общей экологии, общей энтомологии, начинают знакомиться с систематикой насекомых на большом практикуме. Поэтому текст учебника рассчитан на уже подготовленных в какой-то мере энтомологов, знакомых с экологическими проблемами и имеющих представление о насекомых в целом.

Экология насекомых, с одной стороны, – часть общей экологии, являющейся сложной биологической дисциплиной, а с другой – основа для решения важнейших практических задач в области сельского и лесного хозяйства и здравоохранения. В учебнике основное внимание уделено теоретическим вопросам и глобальным экологическим проблемам. Сугубо прикладные задачи в нем освещены кратко. Следовательно, этот учебник нельзя рассматривать как практическое руководство.

Автор только в необходимых случаях приводит элементы математического моделирования экологических процессов. Тем не менее на основании наблюдающихся сложнейших взаимосвязей очевидно, что только составление многофакторных математических программ даст возможность грамотно решать как теоретические вопросы, так и практические задачи регулирования биоценозов.

В учебнике использованы материалы наиболее фундаментальных исследований, независимо от года их опубликования. В список основной литературы включены преимущественно публикации на русском языке.

Автор выражает глубочайшую благодарность своим коллегам: В.М.Афониной, Т.А.Волкович, Н.И.Горышину, Р.Д.Жантиеву, В.В.Жерихину, А.Г.Креславскому–Смирнову, Г.А.Мазохину–Поршнякову, А.Т.Пономаренко, А.П.Расницыну, А.В.Смурову, А.А.Стекольникову, Н.М.Черновой, Ю.И.Лернову, А.А.Шарову за критические замечания и советы по рукописи.

ВВЕДЕНИЕ

Предмет экологии насекомых

Основатель экологии Эрнст Геккель в 1869 году дал следующее определение этой науки: "Отношение животного к окружающей его органической и неорганической среде, и частности, его дружественные и враждебные отношения к тем животным или растениям, с которыми оно входит в прямой контакт". Более современное определение (Р.Дажо, 1975) мало чем отличается от предложенного Геккелем: "Экология – наука, изучающая условия существования живых организмов и взаимосвязи между организмами и средой, в которой они обитают".

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 насекомых последовательно по трем ступеням сложности: особь – популяция – биоценоз (экосистема).

Естественно, что принципы экологии насекомых те же, что и общей экологии. Однако экология насекомых во многом очень специфична. Каждый энтомолог, независимо от его узкой специализации, имеет дело с экологическими вопросами. Особенно близко экология насекомых соприкасается с физиологией, этологией и зоогеографией насекомых. Экология

насекомых – основа всех прикладных энтомологических дисциплин: сельскохозяйственной, лесной, медицинской и промышленной (технической) энтомологии.

Экология насекомых и современное человечество

С постоянно увеличивающимся загрязнением природной среды промышленными отходами и с развитием сельскохозяйственного производства все более возрастает глобальная роль как экологии в целом, так и экологии насекомых. Это особенно четко проявляется на примере защиты растений. До конца 50-х гг. нашего века защита растений почти не нуждалась в экологических исследованиях. В этот варварский период после обнаружения вредных насекомых предписывалось употребить определенное количество ядохимикатов для их уничтожения. Еще чаще обработку ядохимикатами применяли как профилактическую меру без какого-либо энтомологического обследования. Мало кто задумывался о тяжелых последствиях такого "щедрого" употребления инсектицидов, об опасности для окружающей природы и людей, использующих выращенную сельскохозяйственную продукцию или живущих в сельскохозяйственных районах.

В 60-е гг. стали четко проявляться результаты неумеренного применения химических средств в сельском хозяйстве. Наступил так называемый "период прозрения", когда опасность стала очевидной. По этой причине начала развиваться интегрированная защита растений, которая основана на постоянном контроле за населением насекомых на поле. Химические средства защиты растений допускаются к использованию только в том случае, когда уровень численности вредителя превышает определенный порог. Этот порог должен быть повышен при наличии на поле естественных энтомофагов, способных сдерживать рост численности вредителя. Интегрированные системы защиты растений предусматривают широкое использование биологического метода, повышение иммунитета растений, селекцию устойчивых к повреждению сортов. Разработка интегрированных систем защиты растений уже не возможна без знания основ экологии насекомых.

Химические средства защиты растений, однако, резко снижают естественную устойчивость агроэкосистемы, делают ее практически беззащитной перед оказывающимися на поле новыми вредителями. Поэтому стремление объединить в интегрированной защите растений химические методы со всеми прочими явно противоречиво по своей сути.

Со временем интегрированные системы защиты растений будут заменены экологическим управлением агроценозами. Такая экологическая защита растений будет направлена прежде всего на поддержание естественной устойчивости агроэкосистемы, с использованием всех допустимых методов, поддерживающих пресс естественных энтомофагов. Конечно, при этом ядохимикаты должны быть исключены из ее арсенала.

Насекомые полезные и вредные

В быту широко распространено представление о насекомых как о существах, мешающих жизни человека. Что произошло бы на нашей планете, если бы исчезли сразу все насекомые? 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, насекомые – неотъемлемая часть биосферы и их роль в жизни нашей планеты громадна. Но, может быть, имеет смысл искоренить лишь отдельные виды насекомых, 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 "гайки и винтики". Тем не менее вполне вероятно, что без этих

"деталей" биоценоз не сможет существовать и нормально функционировать или заметно снизит свою продуктивность и устойчивость.

Кроме того, вопрос о том, вредно или полезно данное насекомое 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 "вредители", при их относительно небольшой численности, полезны и могут увеличить урожай.

Даже в случае массового размножения "вредителя" 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 гноса 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 (О.Н.Сазонова, 1968).

Таким образом, кажущиеся очевидными представления о вреде или пользе тех или иных насекомых на деле относительно. Действительно, насекомые могут принести громадный вред человеку, если под влиянием самого человека, реже – по другим причинам, нарушено природное равновесие. Особенно сложно сохранить такое равновесие в агроценозах, неестественных для любого ландшафта. Поэтому важнейшая задача современной энтомологии – контролировать численность природных популяций насекомых и регулировать их таким образом, чтобы всегда поддерживалось естественное равновесие.

Насекомые – вершина эволюции животного мира

Насекомые – это особая группа животных как по разнообразию (их не менее двух миллионов, видов, т.е. больше, чем всех прочих животных и растений вместе взятых), так и по количеству особей (согласно очень ориентировочному расчету К.Б.Вильямса (С.В. Williams) на всей нашей планете их не менее 10^{18} особей). Громадна также и суммарная биомасса насекомых, всего лишь одна стая саранчи по массе может превосходить 10 тыс.т.

По своей многообразной роли в биоценозах, уровню приспособленности, интеллекту насекомые, наряду с млекопитающими, представляют собой одну из вершин мироздания. Однако насекомые отличаются от млекопитающих гораздо более глубокой и разветвленной связью со всем, живущим на планете, потому что геологический возраст насекомых значительно больше. 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, насекомые – это исключительно удачная "конструкция", созданная природой. Безусловно, любые сравнения насекомых 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 насекомые обладают какими-то особенностями, отличающими их от других животных, а экология насекомых должна во многом отличаться от экологии других животных.

Факторы, ограничивающие размеры насекомых

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. Самое тяжелое насекомое – жук-голиаф – весит не более 40 г. Немногим более по размерам были и самые крупные насекомые в геологическом прошлом.

Интересно, что примерно те же ограничения в размерах имеют место и у других членистоногих. Из наземных длина самых крупных многоножек тоже не превышает 30 см, водные ракообразные могут быть несколько крупнее. Так, длина тела рака-омара может доходить до 80 см. 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.

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. Приведем 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. Вспомним, что средневековые рыцари в сплошных железных латах почти не могли передвигаться сами. 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 насекомое, 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 (вес хорошо летающего грифа – до 12 кг, плохо летающей дрофы – до 16 кг, не летающих самых крупных страусов – до 90 кг). Однако, как мы видим, вес самых крупных насекомых далек 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 насекомых – 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, насекомые находят такие микроклиматические условия, которые недоступны для более крупных существ, обитающих в той же местности. Насекомые 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. Исключительно высокую интенсивность обмена веществ и быстрый прирост массы тела. Это особенно типично для обитателей очень коротковременно 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-Ниельсен, 1987). Из-за большой скорости развития многие насекомые способны использовать очень коротковременно существующие благоприятные условия.

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

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

5. Большую относительную поверхность мелких организмов, которая приводит к высокой степени торможения воздухом при падении. Благодаря этому насекомые, упавшие с высоты, как правило, не разбиваются. Кроме того, насекомые, 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 насекомых. 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 насекомое может высохнуть, потерять влагу буквально за минуты. Столь же быстро насекомое 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 насекомые, 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 жесткой программе. Если бы не вынужденно малые размеры, не исключено, что насекомые создали бы свою цивилизацию, причем намного раньше человеческой.

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-водомеров. Смачиваемая же поверхность прилипает к пленке воды, в результате чего погибают многие насекомые.

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

Другие особенности насекомых, 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 первичнобескрылых относятся только щетинохвостки (Archaeognatha и Thysanura). Разнообразие последних 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, а также расселения, в том числе поиска новых участков с пищевым субстратом, пригодным для личинок. Весь облик взрослой стадии *Pterygota* – это облик "расселяющейся стадии" (М.С.Гиляров, 1949).

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).

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

ГЛАВА 1. АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ СРЕДЫ И НАСЕКОМЫЕ

1. ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ АУТЭКОЛОГИИ НАСЕКОМЫХ

Экологический фактор – любой элемент среды, способный оказывать влияние на организм. К числу внешних факторов относятся свет, температура, влажность, соленость воды и т.д. Следует отличать отдельные факторы от их комплексов. Например, высота над уровнем моря существенно отражается на жизни всех организмов. Однако с высотой меняется целый комплекс факторов: температура воздуха, атмосферное давление, спектральный состав света и т.д.

Абиотические и биотические факторы среды

К числу *абиотических* факторов относятся любые воздействующие на организм физические поля (свет, электрические и магнитные поля, гравитация, ионизирующая радиация), климатические факторы (температура и влажность воздуха, ветер, атмосферное давление, осадки), свойства воды и почвы (например рН, соленость).

Биотические факторы – это воздействие всего живого, окружающего организм, в том числе и особей своего же вида. Влияние биотических факторов мы рассмотрим в следующих разделах. Здесь только подчеркнем, что влияние абиотических и биотических факторов может быть взаимосвязано. Известно, например, что количество укрытий всегда ограничено. Если все лучшие укрытия уже заняты особями своего или других видов (биотические факторы), то особь вынуждена довольствоваться худшим укрытием, где она более подвержена воздействию абиотических факторов.

Абиотические факторы играют громадную роль в жизни насекомых благодаря малым размерам последних. 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

С помощью обычных метеорологических наблюдений мы получаем информацию о *макроклимате*. Он является хорошей характеристикой местности в целом. Макроклиматические данные пригодны для анализа поведения насекомых во время их миграций в толще воздуха на открытых местах.

Мезоклимат – это климат ограниченного биотопа. Очевидно, что метеорологические наблюдения, проведенные на пшеничном поле, дадут несколько иные результаты, чем в березовой роще, а тем более в сомкнутом еловом лесу. Здесь будут различаться и освещенность, и температура, и влажность, и ветер.

Но наиболее отличается от макроклимата, т.е. от стандартных метеорологических наблюдений на метеоплощадке, *микроклимат*. Это климат различных участков поверхности почвы или растений площадью от нескольких квадратных дециметров до 1 см и меньше. Более подробно об особенностях микроклимата будет сказано в следующих разделах. Приведем здесь только один пример. По нашим наблюдениям, 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 насекомые не менее активны, чем летом.

Таким образом, именно микроклимат определяет условия жизни таких мелких существ, как насекомые.

Основные принципы воздействия абиотических факторов

Экологические факторы могут влиять на поведение и уровень активности насекомых, 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 насекомое 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 играют громадную роль в жизни насекомых, помогая последним заранее готовиться к неблагоприятным изменениям среды. Вообще, по-видимому, о биологическом прогрессе можно судить по способности организма предугадать ситуацию заранее, пользуясь сигналами, предвещающими то или иное явление.

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 уборку урожая на поле, то при этом может погибать значительная часть насекомых.

Влияние любого фактора определяется прежде всего его уровнем. Так, при рассмотрении влияния температуры четко проявляются пределы, в которых возможно существование насекомых того или иного вида. При очень высоких или низких температурах насекомое обычно погибает. Нормальная же жизнедеятельность насекомого возможна лишь в значительно более узком диапазоне температур. Этот диапазон для определенных форм поведения, например для полета, может быть еще уже.

Обычно четко также выявляется зависимость существования насекомого от влажности воздуха. Однако предельный уровень относительной влажности не всегда губителен. При рассмотрении влияния ветра, света, электрического поля и некоторых других факторов выявляется, что снижение уровня этих факторов до нуля спокойно переносится насекомыми.

В принципе для каждого из факторов может быть определен оптимальный уровень, при котором достигается максимальная плодовитость или жизнеспособность. Отметим, что 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 их 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 насекомых данного вида приспосабливаться к разнообразным сочетаниям условий называют *экологической валентностью*. Естественно, что виды *стенотопные*, т.е. обитающие в биотопах со строго определенными условиями, отличаются малой экологической валентностью, а виды *эвриотопные*, 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 эвриотопного – синюю мясную муху *Calliphora erythrocephala* Mg., встречающуюся практически в любых биотопах.

Дня stenotopных видов характерна K-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, stenotopные виды могут быть широко распространены. Дело в том, что насекомые великолепно используют вариации микроклимата в пространстве и времени, как бы выравнивая для себя¹ среду (Ю.И.Чернов, 1975). Как уже отмечалось, способность насекомых существовать больше определяется микроклиматом, чем макроклиматом. Поведенческие реакции, направленные на поиск и выбор оптимальных климатических условий среды, называют *этолого-климатическими адаптациями* (К.Г.Городков, 1986).

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 насекомые 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 насекомые 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, насекомое как бы "подгоняет" цикл своего развития и время своей активности в течение суток к изменениям условий во времени.

Распространение насекомых и площадь их ареалов однако 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.

На насекомое всегда действует комплекс факторов. Однако наиболее резким является воздействие того фактора, уровень которого находится возможно дальше от оптимального (*экологический закон минимума или лимитирующего фактора*). Сказанное относится не только к таким показателям жизнедеятельности как выживание или способность размножаться, но и к поведению насекомых. Анализ влияния факторов среды на лет насекомых на свет в одном из оазисов Туркмении (В.Б.Чернышев, П.П.Богущ, 1973) показывает, что количество пойманных за ночь насекомых 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 резче его влияние.

¹ Отметим, что закон выравнивания среды нельзя понимать абсолютно. В зависимости от времени суток, сезона, физиологического состояния и стадии развития для насекомого оказываются оптимальными несколько различные сочетания условий, которые насекомое активно ищет для себя. Полностью же выровненная во времени и в пространстве среда, например в термостате, неблагоприятна для многих насекомых.

Реакции насекомых 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 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, 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 (С.И.Черныш и др., 1986). У диапаузирующих насекомых 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. Это не означает, что диапауза – всегда жестко закрепленное состояние, наступающее по принципу "все или ничего". 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 насекомым избежать неблагоприятных условий во времени и пространстве, приурочить свое развитие к наиболее благоприятному времени года. Однако насекомые платят за эти приспособления энергетическими ресурсами, а следовательно, задержкой развития и снижением плодовитости.

2. СВЕТ

Насекомые – высокоорганизованные существа, регулирующие свою жизнедеятельность таким образом, чтобы заранее быть готовыми к любым изменениям среды. Свет же в большей степени, чем любой другой фактор, несет сигнальную предупреждающую функцию.

Общая характеристика фактора, его источники и измерение

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 насекомых. Жизнь насекомого полностью адаптирована к естественным источникам света, интенсивность излучения которых на земной поверхности регулярно и закономерно изменяется. Насекомые не смогли приспособиться к таким редким и нерегулярным источникам света как лесные пожары. Большинство видов насекомых не смогло адаптироваться и к искусственным источникам света, количество которых на нашей планете

с каждым годом увеличивается. Впрочем, ряд видов процветает в интенсивно освещенных ночью садах и парках.

Необходимо различать две основные характеристики света: его интенсивность (освещенность) и спектральный состав. Общепринято измерять уровень освещенности в люксах. Однако реальная освещенность не вполне пропорциональна потоку световой энергии, а дается с поправкой на спектральную чувствительность человеческого глаза. 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. Наоборот, источник света с мощным ультрафиолетовым излучением, например кварцевая лампа, создает, согласно люксметру, относительно невысокую освещенность, для насекомого же – это яркий свет. Разрабатывать же специальную шкалу к, соответственно, особый люксметр применительно к глазу насекомого нецелесообразно, так как у каждого вида своя спектральная чувствительность. Поэтому на практике обычно пользуются измерением освещенности в люксах, однако обязательно оговаривают, каким источником света она создана, указывая марку использованного источника света. Освещенность измеряют с помощью люксметров самых разнообразных конструкций. При стандартном измерении освещенности светочувствительный элемент люксметра всегда держат горизонтально, при измерении же освещенности на наклонной или вертикальной плоскости – параллельно этой плоскости. Для измерения ночной освещенности между чувствительным элементом и гальванометром вводят дополнительный усилитель. При отсутствии люксметра высокий уровень освещенности можно измерить с помощью обыкновенного фотоэлектрического экспонометра. Однако здесь необходимо определять не свет, отраженный поверхностью, что требуется при фотографировании, а свет, падающий на поверхность, для чего экспонометр надо либо направить вертикально вверх, либо поместить его окошко параллельно поверхности, освещенность на которой надо измерить.

Если же измерения освещенности по каким–либо причинам не могут быть проведены или не проводились ранее, то освещенность на открытом месте в природе можно рассчитать, пользуясь “Таблицами для расчета природной освещенности” (1945, ред. В.В.Шаронов), ставшими, к сожалению, библиографической редкостью. Зная широту и долготу места наблюдений, помощью этих таблиц можно определить высоту Солнца над горизонтом любого дня и часа, а затем, с учетом покрытия неба облаками, найти уровень освещенности. Сходным образом можно по таблицам определить освещенность, создаваемую лунным светом.

Суточные изменения освещенности отличаются большой регулярностью, так как происходят по астрономическим причинам. Уровень освещенности прежде всего зависит от высоты Солнца над горизонтом. В середине на открытом месте и в ясную погоду освещенность может быть выше 50 тыс. лк, ночью же она падает до 0,01–0,001 лк и поддерживается в основном за счет свечения ночного неба. Облачность может снизить дневную освещенность до сотен люксов, а вечером в пасмурную погоду низкие значения освещенности наблюдаются лишь не намного раньше, чем в ясную. Лунный свет не создает освещенности выше 0,5–0,6 лк.

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 мощным.

Воздействие света на насекомых

Непосредственное воздействие света на насекомых наблюдается довольно редко. Было отмечено, что вспышка яркого света, например фотографическая, иногда приводит к гибели

мелких насекомых (тлей, перепончатокрылых), по-видимому из-за возникающего нервного шока.

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

Постоянное яркое освещение (более 1000 лк), как правило, отрицательно сказывается на жизнеспособности насекомых, особенно на продолжительности жизни имаго. Наоборот, постоянная темнота может быть вполне благоприятной для жизни насекомых, в природе активных при дневном свете и столь различных, как трихограмма, дрозофила или тли (В.Б.Чернышев и др., 1986).

Уровень освещенности определяет способность насекомых к полету, так как для него требуется дистантная ориентация. 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 насекомых. 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 насекомых. Ночные же насекомые способны к полету при очень низких освещенностях благодаря специальным приспособлениям их зрительного аппарата. Громадные сборы летающих насекомых, проведенные в Англии на Ротамстедской станции, показали, что именно уровень освещенности является главным фактором, определяющим время лета насекомых (Т.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 насекомых делят на фотофилов и фотофобов. Эти представления, конечно, относительны, так как в зависимости от физиологического состояния, времени суток и сезона насекомые одного и того же вида могут 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). В зависимости от вида и наблюдаемого поведения насекомого употребляются камеры разных размеров, и конфигураций.

Предпочитаемая освещенность зависит прежде всего от вида насекомого, т.е. от его 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 насекомого.

Если насекомых 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. Правда, при пониженной влажности последние 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 насекомых 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 жуков – 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 насекомых, 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 насекомых меняются в зависимости от потребностей последних. Так, с повышением температуры воды заметно ослабевает упомянутая выше резко 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 насекомых 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 насекомых. 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 и к вечеру светлая половина камеры становится пустой. 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 насекомых, 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 насекомых, 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, если 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 насекомых, 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 (Б.З.Кауфман, 1995). Как правило, в зимнее время насекомые стремятся в темноту, а с весны их начинает привлекать свет.

Итак, все описанные выше реакции насекомых на свет имеют несомненное приспособительное значение. Реагируя на свет, отыскивая место с определенным уровнем освещенности, насекомое находит наиболее благоприятное для себя сочетание условий. Реакция на свет помогает насекомому спастись при преследовании или резком и неблагоприятном изменении условий. Наблюдения в камерах для определения фотопреферендума показывают, что у большинства насекомых, помещенных в камеру, реакция на свет принципиально отличается от той, которая имеет место через полчаса. У возбужденных пересадкой насекомых, как правило, резко выражено стремление либо к свету, либо от него, у спокойных же насекомых эта реакция более нейтральна. Однако стоит лишь немного побеспокоить насекомых, например постучать по камере, как сразу возобновляется та же резкая реакция, что и была в начале эксперимента (W.B.Tshernyshev, 1970).

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 насекомое способно быстро летать, то при опасности ему необходимо возможно скорее выбраться на открытое пространство, где не будет препятствий для полета. Сигналом

открытого пространства является свет (Г.А.Мазохин–Поршняков, 1960). Если лучше спрятаться в укрытие, насекомое бежит в темноту, а, если оно находится на вертикальной поверхности, то просто падает вниз.

Лет насекомых на искусственный свет

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

Свет может привлекать не только насекомых. 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 насекомых ночью скорее всего объясняется тем, что они или оставались у источника света с вечера, или же кто–то их побеспокоил. Дневные насекомые, находящиеся в садке и принявшие ночью позу сна (например, дневные бабочки: траурница, павлиний глаз) могут быть разбужены механическим подталкиванием и тогда летят на свет вместе с ночными бабочками. В принципе же лет на свет не ограничен только ночным временем. Днем под пологом леса на свет лампы, дающей ультрафиолетовое излучение, прилетает много мелких дневных насекомых (М.Н.Самков, 1989). Если активных дневных насекомых днем выпустить в комнату с занавешенными окнами и горящей лампой, то они полетят на свет этой лампы в точности так же, как и ночные насекомые в ночное время. Во время полного солнечного затмения в середине дня на свет летят и сумеречные, и дневные насекомые (В.Б.Чернышев и др., 1985). Следовательно, насекомые, если они активны, реагируют одинаково на помещенный в темноте источник искусственного света, независимо от их образа жизни.

Если лампа находится недалеко от воды, в большом количестве прилетают насекомые так или иначе связанные с водой: поденки, ручейники, а также живущие в воде и в имагинальном состоянии 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. В Каракумах нам один раз удалось наблюдать явно идущую к свету нелетающую самку усача *Prionus komarovi* Dohrn. Всегда трудно убедиться в том, что прилет насекомых к свету связан именно с его привлекающим действием, а не случаен или не обусловлен поиском пищи, как у хищных жужелиц и у сольпуг.

Количество насекомых, 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. В Южной Америке прилетающие на свет бабочки хлопьями повисают на проводах, так что последние нередко обрываются. Известен случай вынужденной остановки поезда в Крыму около Феодосии из–за громадного количества жужелиц *Ophonus 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 насекомых на свет трудно поддается объяснению, которое, на наш взгляд, должно учитывать следующие факты: 1) лет на свет насекомых с очень разнообразной экологией; 2) траектория полета насекомого поблизости от источника света обычно представляет собой сложную ломанную кривую; 3)

поблизости от источника света у насекомого часто нарушается координация движений и оно иногда падает на землю; 4) радиус действия светоловушки, когда начинается четко направленный лет на свет, различен в зависимости от источника света и вида насекомого но не превышает 10–30 м; 5) насекомое привлекается не только относительно точечным источником света, но и освещенным экраном; 6) насекомые не летят в сторону Луны или Солнца, хотя и возможен лет насекомых в сторону вечерней зари; 7) особенно высока для большинства насекомых привлекательность ультрафиолетового излучения; 8) насекомое через некоторое время после прилета к лампе может покинуть освещенную зону.

Известен ряд гипотез, объясняющих лет на свет. Остановимся на некоторых из них. Самая первая принадлежит крупнейшему биологу начала нашего века Ж. Лебу (1924). Этот автор 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*).

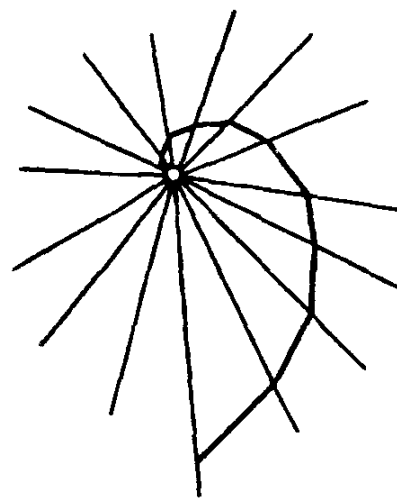
Была построена даже действующая модель положительно фототропического насекомого, имеющая два фотоэлемента и два электромотора, вращавшие независимо друг от друга колеса с правой и с левой стороны модели. Такая модель могла перемещаться ночью по дорожке парка, следуя за человеком, несшим фонарь, и поворачивать за ним по самой запутанной траектории.

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 (манежные 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. В другом опыте саранчу помещали в стеклянную трубку, диаметр которой был сходен с диаметром ее тела. При освещении такой саранчи сзади оба глаза были освещены одинаково, но саранча, вместо того чтобы идти вперед, пятилась назад.

Следовательно, лебовский механизм недостаточен, чтобы объяснить привлечение насекомых 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). Известно, что у насекомых 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. О большом экологическом значении такого типа ориентации будет сказано в дальнейшем. 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.

Рис.1 Схематическая траектория летящего на свет насекомого, сохраняющего постоянный угол к лучам света (логарифмическая спираль) (по W. von Buddenbrock из Б.Н.Шванвича, 1949)



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 (рис.1). Как показывает Г.Н.Горностаев (1984), появление случайных отклонений и поворотов при движении насекомого не меняет окончательного итога.

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. Отметим также, что 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.Мазохиним–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.

В какой-то мере ступенчатые аналогичные изменения поведения по отношению к свету наблюдал Х.Г.Млетцко (H.G.Mletzko, 1971), выпуская жужелиц на асфальтированную площадку под открытым небом. Сразу же после выпуска жужелица кидается в сторону в любом случайном направлении. Через несколько секунд ее курс приобретает определенную направленность и она бежит либо по направлению к Солнцу, либо от него. Следующий этап – движение жука под определенным углом к солнечным лучам (менотаксис). Такое движение жука почти по прямой линии продолжается до тех пор, пока он не пересекает всю площадку и попадает в более привычную для него обстановку, где можно найти укрытие, пищу или полового партнера. Здесь прямолинейное движение прекращается и жук, не обращая внимания на положение Солнца, начинает руководствоваться другими стимулами.

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 (М.Н.Самков, 1984). 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. Так, по нашим наблюдениям, линейчатые бражники *Celerio livornica* Esp. на плантациях жасмина даже при низкой сумеречной освещенности порядка 1–0,1 лк продолжали летать над цветами, не реагируя на находившуюся поблизости кварцевую лампу. Подлинный же их лет на свет начинался позже, когда природная освещенность была уже настолько низкой, что они уже не могли находить нектар.

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 вытопанные 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. Интересно, что у лягушек во время их весенней миграции от мест зимовок к водоемам наблюдается подобная же жесткая ориентация по отношению к направлению на Солнце.

Неудивительно, что такое мигрирующее насекомое может избрать в качестве ориентира и искусственный источник света. Тогда оно неизбежно должно приблизиться к нему, причем на достаточном расстоянии от лампы его курс будет относительно близок к прямолинейному и начнет резко искривляться только при приближении к лампе. Как Солнце, так и ночное небо являются источниками ультрафиолетового излучения, поэтому наиболее вероятно, что в качестве ориентира будет избран источник света, излучающий ультрафиолет.

При приближении насекомого на расстояние 30–10 м к источнику света начинается следующий этап поведения, который смело можно назвать патологическим. Дело в том, что если насекомое использует в качестве ориентира естественный источник света, то при движении в его сторону создаваемая им освещенность не меняется. При приближении же насекомого к искусственному источнику света освещенность резко возрастает, особенно на близком расстоянии от лампы. Резко увеличивающаяся интенсивность света буквально ослепляет насекомое. В результате нарушается ориентация и координация движений, насекомое отклоняется то в одну, то в другую сторону, а иногда из-за нервного шока падает на землю. Конечно, при этом миграционная мотивация может пропадать. Однако насекомое обычно продолжает стремиться к лампе по следующей причине.

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 уже отмечалось выше, такие насекомые при бегстве от любого раздражающего воздействия используют свет как индикатор выхода в открытое пространство. В данном случае эта реакция является парадоксальной, потому что, чем ближе насекомое приближается к источнику света, тем резче раздражающее действие последнего. В результате насекомое продолжает двигаться к лампе, что, в свою очередь, усиливает реакцию бегства (В.Б.Чернышев, 1967, 1973).

Возможно, что поворот назад от лампы для приближающегося насекомого затруднен и тем, что передние омматидии глаза раньше начинают адаптироваться к свету. Тогда то, что находится позади, будет восприниматься как замкнутое пространство. Возникает та же ситуация, которую можно наблюдать на ночном шоссе, когда заяц долго бежит в свете фар автомобиля и не может выскочить из освещенной зоны.

В принципе, реакция бегства может возникать и при неожиданном попадании насекомого в яркий солнечный свет. 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.

По-видимому, та же патологическая реакция резкого "притяжения" светом возникает и у некоторых птиц, охваченных миграционным возбуждением. В обычной жизни птиц не привлекает искусственный свет. Однако во время миграций птицы также используют небесные ориентиры.

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 большое экологическое значение.

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 (И.А.Терсков, Н.Г.Коломиец, 1966).

Сборы насекомых на искусственный свет, особенно с примесью ультрафиолетового излучения, позволяют значительно расширить списки видового состава насекомых, однако некоторые ночные и сумеречные виды совсем не привлекаются светом или прилетают к нему очень редко. 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 (В. Д Кравченко, 1981). Чаще всего насекомые становятся активными существенно раньше, чем наблюдается их лет 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. Как доказывает сравнение сборов одних и тех же видов насекомых оконными ловушками и светоловушками, первое появление насекомых в сборах на свет может запаздывать на 2–3 недели (М.Н.Самков, 1984). Такое расхождение объясняется тем,

что весной и в начале лета эти насекомые летают раньше вечером при таких высоких освещенностях, когда лет на искусственный свет еще невозможен.

Массовый прилет на свет, скорее всего, свидетельствует о высокой численности. Однако известны примеры, когда массовые сборы имели место только за счет пролетающих через данный район мигрирующих насекомых, например бабочки-карадрины *Laphygma exigua* Нб. И до массового лета на свет, и после него численность карадрины в данном районе была почти равна нулю, а вспышка массового размножения возникла за тысячу километров от места наблюдения. Малый прилет тем более не говорит о низкой численности вида. 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.

Светоловушка, особенно с приспособлением для всасывания воздуха, в благоприятные ночи может собирать килограммы насекомых. Однако нельзя не согласиться с Г.Н.Горностаевым (1984), что рекомендации по использованию собранных на свет насекомых для подкормки домашней птицы и рыбы в прудах целесообразно использовать только в короткое время массового лета тех или иных вредителей, а в целом они не только вредны, но и безнравственны. Применение светоловшек в качестве истребительного средства оказывается в большинстве случаев нерациональным, несмотря на большое количество вылавливаемых насекомых. С одной стороны, светоловушки, подобно инсектицидам, вместе с вредными уничтожают массу редких и полезных насекомых. С другой – процент привлеченных светом насекомых очень мал по сравнению с реальной численностью популяций. Часто на свет прилетают самки насекомых, уже отложившие яйца. Эксперименты показывают, что для успешной защиты урожая на поле требуется расставить значительное количество светоловшек и подвести ко всем электроэнергию. Тем не менее есть ряд сообщений об удачной защите поля, например, от табачного бражника или от кукурузного мотылька, о защите растений закрытого грунта и шампиньонов в теплицах. Так как применение светоловшек довольно дорого и сложно, то их можно рекомендовать только для небольших участков с наиболее ценными сельскохозяйственными растениями.

Разработано много различных конструкций светоловшек. Чаще всего они представляют собой воронку, располагаются под лампой, которая направляет падающих насекомых в контейнер с фиксирующей жидкостью (спирт, формалин, иногда бензин). Если необходимо сохранить насекомых живыми и возможно меньше их повредить, используют большой контейнер (обычно трехлитровую банку), свободно заполненный мятыми полосками бумаги. Сверху ловушка обычно накрыта плоской или слабо большой конической крышкой, предохраняющей от дождя. В ряде конструкций используются также отражающие экраны, поставленные вокруг лампы радиально, так чтобы минимально задерживать свет.

Для южных районов, где обычен массовый лет, наиболее практичной представляется так называемая пенсильванская ловушка. Исходные параметры ловушек этого типа, в том числе отечественной ЭСЛУ-3 следующие: диаметр воронки – 44 см, источник света мощностью 15–30 Вт. В умеренной зоне более стабильные результаты получаются с помощью разработанной Г.Н.Горностаевым модели СКЭЛ (световая, коническая, экранированная ловушка), диаметр которой не менее 60 см, источники света с примесью ультрафиолетового излучения мощностью не менее 200 Вт. Для экспедиционной работы коническая ловушка может быть сделана из полиэтиленовой пленки на складном обруче, что значительно облегчает ее перевозку.

Ранее для сборов насекомых на свет успешно применяли медицинские кварцевые лампы (ПРК-2, ПРК-4, ПРК-8), в последнее время чаще используют лампы уличного освещения типа ДРЛ, дающие более мягкое излучение, не приводящее к ожогам глаз наблюдателя. Впрочем, для увеличения прилета иногда специально разбивают наружную

стеклянную оболочку, покрытую люминофором и, таким образом, увеличивают долю ультрафиолетового излучения.

Для фаунистических сборов и коллекционирования целесообразно применять не ловушки, которые обычно портят энтомологический материал, а индивидуальный сбор прилетевших насекомых на освещенном экране. Экран должен быть из бумаги или материи, не обработанной отбеливателем, так как последний поглощает ультрафиолетовые лучи. Лампу при этом целесообразно подвешивать на расстоянии в 50–100 см от экрана, лучше выше головы сборщика. Желательно иметь головной убор, затеняющий лицо от прямого действия света лампы, а также стеклянные или пластмассовые очки. В очках с темными стеклами очень неудобно работать. Следует, однако, помнить, что отраженный от экрана свет также может вызвать ожог глаз и кожи, поэтому лучше располагаться на расстоянии в несколько метров от экрана и подходить к нему по мере необходимости. При ожоге глаз целесообразно применять альбucid и также крепкий настой чая.

Роль ультрафиолетового излучения в жизни насекомых

В отличие от позвоночных животных и человека насекомые видят ультрафиолетовые лучи, воспринимая их как определенный цвет. 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 (Г.А.Мазохин–Поршняков, 1965). Рисунок иногда резко проявляется в ультрафиолете и на крыльях бабочек. Например, у наших обычных белянок самки отражают 4–5% ультрафиолетового излучения, а самцы в этом излучении совершенно темные. Самцы бабочек–лимонниц, в отличие от самок, имеют большое ультрафиолетовое пятно на переднем крыле. Интересно, что крылья белых дневных бабочек обычно слабо или совсем не отражают ультрафиолетовые лучи. Ночные же белые бабочки отражают от 20 до 55% этих лучей, что делает их особенно заметными для других насекомых при свете ночного неба (Г.А.Мазохин–Поршняков, 1965).

Зрение насекомых обладает удивительными возможностями. Так, по наблюдениям Бертольда (L.M.Bertholf, 1932) 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. Напомним, что именно у дрозофил была обнаружена способность воспринимать коротковолновое излучение. Не исключено, что дрозофила видит развивающиеся клетки дрожжей сверкающими особым ультрафиолетовым светом. Возможно также, что другие насекомые видят точки роста растений, а также поврежденные листья, как излучающие собственный свет.

Как уже отмечалось выше, ультрафиолетовое излучение для насекомого – это прежде всего или цвет неба, или отражение неба водной поверхностью. Движение в сторону просветов неба среди растительности – это выход в открытое пространство, в котором нет препятствий для свободного полета. По–видимому, в этом главная причина особой привлекательности ультрафиолетовых лучей для насекомых, спасающихся от опасности. Когда различных насекомых помещали в камеры, освещенные с двух сторон двумя лучами

монохроматического света разных длин волн, то практически всегда оказывалось, что привлекательность ультрафиолетовых лучей в 4–6 раз выше, чем других лучей спектра. Напомним, что 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.

В других экспериментах В.Б.Чернышевым (1959) была использована камера, имеющая два окошка, закрываемых разными светофильтрами. Пойманных в поле различных насекомых помещали в эту камеру и наблюдали, в какое окошко они бьются, пытаясь выйти наружу. Опыты проводили тут же в поле, и камера была освещена со стороны окошек солнечным светом. Результаты были те же, что и в описанных выше лабораторных опытах: насекомые особенно привлекались ультрафиолетовым излучением. Такое предпочтение обнаруживалось даже в том случае, когда сравнивалась привлекательность окошек с темным для глаза человека увиолевым фильтром, хорошо пропускающим ультрафиолетовое излучение, и совершенно прозрачным для нашего глаза фильтром, задерживающим только ультрафиолет.

При выборе экранов для сбора насекомых на свет следует помнить об этих особенностях поведения насекомых. Так, отбеливатели тканей, превращающие ультрафиолетовые лучи в видимые для человека, делают эти ткани более светлыми для нашего глаза. Но привлекательность экранов, обработанных отбеливателем, для насекомых заметно снижается.

Роль инфракрасного излучения в жизни насекомых

О возможности восприятия насекомыми 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 какие-то другие 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 (P.S.Callahan, F.Lee, 1974).

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.

В условиях эксперимента, когда такому насекомому предлагается в качестве ориентира неподвижная горящая лампа, направление его курса должно определенным образом изменяться в течение суток. Именно такая ориентация по небесным телам с поправкой на

время – *астротаксис* – была обнаружена у некоторых живущих на поверхности воды клопов–водомеров, околоводных 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.

3. ТЕМПЕРАТУРА

Общая характеристика фактора.

Температура – важнейший экологический фактор, особенно резко влияющий на жизнь пойкилотермных животных, к числу которых относятся и насекомые. Температура более или менее закономерно меняется в течение суток и от сезона к сезону. Наиболее резкие суточные изменения температуры отмечены в пустынях. Быстрее всего нагревается в солнечных лучах и остывает после захода Солнца поверхность почвы, если она не затенена растительностью. Чем глубже находится слой под поверхностью почвы, тем меньше там суточные и сезонные колебания температуры и тем ближе она к среднегодовому уровню.

Нагрев поверхности пропорционален синусу ее наклона по отношению к солнечным лучам. Соответственно, на склонах, ориентированных по-разному к странам света, температура воздуха над поверхностью может отличаться на несколько градусов. Как уже отмечалось, растительный покров, особенно лес, существенно сглаживает колебания температуры.

Особые температурные условия возникают у самой поверхности растений. Листья растений и стволы деревьев могут нагреваться в солнечных лучах и быть теплее воздуха на несколько градусов. Однако, если растение находится в пустыне или полупустыне при низкой влажности воздуха и испаряет много воды, подобно бахчевым или хлопчатнику, температура поверхности листьев и стеблей в середине дня оказывается ниже температуры воздуха на 15° и более. Особые условия создаются в нижней части стебля, пропускающего из глубины почвы поток воды к испаряющим листьям. Здесь днем во время интенсивной транспирации температура может быть даже ниже, чем ночью, когда транспирация останавливается. В целом колебания температуры на поверхности растения часто существенно сглажены по сравнению с температурой воздуха.

Своеобразные условия могут возникать под корой деревьев, особенно стоящих на открытых местах. Здесь прогрев солнечными лучами может существенно повышать температуру, особенно в весеннее время при еще малом угле подъема Солнца.

Следовательно, насекомые имеют большие возможности, перемещаясь в пределах биотопа или зарываясь в почву, находить для себя наиболее благоприятные условия. Соответственно, и температура, с которой реально имеет дело насекомое, может существенно отличаться от обычных метеорологических показателей. Температура оказывает существенное влияние на поведение насекомых, накладывает определенные рамки на их способность выжить, видоизменяет морфологию и окраску особей.

Измерения температуры и термостатирование.

Обычные измерения температуры производятся с помощью термометров разных типов. Измерения температуры недопустимо производить при прямом солнечном освещении

самого термометра, так как в этом случае он показывает не столько температуру воздуха, сколько степень его нагрева солнечными лучами. В полевых условиях удобно измерять температуру с помощью психрометра Ассмана, который служит и для измерения влажности воздуха, а также имеет отражающую солнечные лучи металлическую изоляцию. Однако и этот прибор может при измерении находиться на прямом солнечном свете не более 2–3 мин.

Микроклиматические измерения удобно проводить с помощью электронного термометра с щупом, позволяющим проникать в укрытия. При отсутствии такого термометра используют термосопротивления, которые можно с помощью жесткого резинового шланга вводить, например, глубоко в норы. При измерении температуры тела насекомого часто использовались, так называемые, термопары. Термопара – это две проволоки из разных сплавов (например, константана и меди), концы которых спаяны вместе таким образом, что на схеме образуют замкнутый прямоугольник или круг. Если эти спаи держать при разной температуре, то возникает ЭДС, которую можно измерить с помощью гальванометра. На практике обычно один спай погружают в термос с мелко наколотым тающим льдом (0°C), а другой вводят в то микропространство, температуру которого надо измерить. Предварительно экспериментальным путем составляют шкалу, показывающую соотношение между показаниями гальванометра и разностью температур, при которых находятся спаи.

Для создания строго контролируемой температуры используют термостаты. При этом следует помнить, что обычный термостат, имеющий только нагреватель, не может создать температуру ниже температуры воздуха в самой лаборатории. Поэтому в летнее время часто температура внутри термостата оказывается выше той температуры, на которую он был настроен. Для энтомологических целей гораздо удобнее пользоваться особыми термостатами, имеющими помимо нагревателя также и холодильное устройство. Такие термостаты независимо от температуры воздуха в лаборатории могут создать любую температуру в пределах от $+6$ до $+40^{\circ}\text{C}$. Особенно велика потребность в такой технике, если условия опыта требуют специального освещения камеры термостата, так как практически любой источник света создает дополнительный нагрев.

Любые термостаты не гарантируют полного равенства температур во всех точках их внутреннего пространства, поэтому контрольные термометры должны находиться своими резервуарами возможно ближе к камерам с насекомыми. Равномерность нагрева внутри термостата увеличивается, если там находится небольшой вентилятор, однако при этом надо быть уверенным, что звук и вибрация, создаваемые им, не влияют на подопытных насекомых.

Выпускались также климокамеры, создающие возможность контроля сразу за многими факторами среды, однако технически они гораздо сложнее в обслуживании и занимают много места. Иногда термостатируют целиком все лабораторное помещение.

Влияние температуры на поведение насекомых

Температура может оказывать двоякое воздействие на насекомых. 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 насекомое 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. Клещи, 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. Лет

ранневесенних видов не останавливает даже 0°C . Высокая температура в середине дня заметно снижает активность многих насекомых. В целом, кривая зависимости скорости движения от температуры, полученная на примере поведения рабочих муравьев, отдаленно напоминает кривую нормального распределения – как высокие, так и низкие температуры подавляют активность. Несколько иначе выглядит кривая зависимости процента подвижных особей от температуры. Здесь этот процент резко возрастает при достижении температурного порога, а далее остается неизменным для довольно большого диапазона температур.

Разные типы подвижности и активности насекомых ограничены различными температурными диапазонами. Так, полет допустим в пределах более узкого температурного интервала, чем ползание. Тип полета тоже зависит от температуры воздуха. Движение крыльев бобовой тли может наблюдаться с $6,5^{\circ}\text{C}$, горизонтальный полет при сбрасывании с высоты – с 13°C , а активный полет – с 15°C (А.И.Сокбайн, 1961).

Особенно четко зависит от температуры возможность спаривания насекомых. Интересно, что у многих мух спаривание имеет место только после энергичных и продолжительных движений, особенно в прохладную погоду. Поэтому не исключено, что "брачные танцы" насекомых могут иметь, помимо этологического, и чисто физиологическое значение.

Насекомые активно ищут участки с наиболее благоприятной для них температурой. Яркий пример связанных с температурой ежесуточных вертикальных миграций дает поведение большой хлопковой тли *Acyrtosiphon gossypii* Mordv. на растениях хлопчатника (В.Б.Чернышев и др., 1981). Поздним утром и в начале дня тли сидят на освещенных солнцем верхушечных листьях растения. В середине дня они спускаются по растению вниз, где значительно прохладнее. Часть тлей в это время прячется в трещинах почвы около растения. Позже к вечеру они переходят на стебель и постепенно перемещаются вверх. Некоторые тли опять переходят на верхушечные освещенные солнцем листья. Ночью они располагаются, в основном, на стебле, а ранним утром, когда холоднее всего, до 80% тлей концентрируется в виде грозди около точки роста – наиболее теплой части растения. В результате таких перемещений суточные изменения температуры для тлей существенно сглаживаются. Днем температура, при которой они находятся, ниже температуры воздуха на $10\text{--}15^{\circ}$, а ночью – выше на $2\text{--}3^{\circ}$. Подобные перемещения по растениям описаны и для многих других насекомых.

Температура тела насекомых может существенно отличаться от температуры воздуха в результате физиологических процессов. Благодаря мышечным движениям тело насекомого может нагреваться. Так, по данным И. Д. Стрельникова (1940), температура тела летающих бабочек, мух и перепончатокрылых всегда около $35\text{--}40^{\circ}$ и мало зависит от температуры окружающего воздуха. Сохранению тепла у ночных насекомых может способствовать густой волосистой покров. Но даже и у неподвижных живых насекомых из-за обменных процессов температура тела выше окружающей на $0,1\text{--}0,5^{\circ}$. Другая причина повышения температуры тела насекомых – это их нагрев в солнечных лучах, особенно резко проявляющийся в высокогорной местности. На низменности отмечен дополнительный нагрев тела насекомого немногим более $5\text{--}6^{\circ}$, в горах эта разность температур может достигать 30° . Насекомые способны активно изменять уровень нагрева тела, принимая разные позы по отношению к солнечным лучам или раскрывая крылья, служащие отличным приемником тепла дневные бабочки принимают широко известную красивую позу с распростертыми крыльями только в относительно прохладную погоду, в жаркую же погоду крылья захлопываются над спинкой сразу же после посадки.

Очень большое значение в регуляции температуры тела насекомых имеет их окраска. Типичные для многих дневных насекомых металлические окраски отражают излишнюю солнечную радиацию. Ночью особенно неблагоприятны темные окраски, так как они способствуют потере тепла путем радиации. Поэтому в среднем ночные насекомые заметно светлее, - чем дневные.

Влияние на насекомых низких и высоких температур

Жизнь любого насекомого 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 насекомое во многом зависит от его вида и образа жизни. Насекомые, обитающие в умеренной, а тем более в полярной зоне, наиболее устойчивы к низким температурам. Многие из этих насекомых легко переносят многократное замерзание и оттаивание. В умеренной зоне устойчивость насекомых к холоду закономерно изменяется в зависимости от сезона и наиболее высока в середине зимы, при этом наиболее устойчивыми оказываются насекомые, зимующие не под снежным покровом, а под корой деревьев и в пустых стеблях растений. Холодостойкость водных насекомых относительно мала в любое время года.

Если охлаждение не является очень глубоким и наступило внезапно, насекомое впадает в состояние холодого оцепенения. При повышении температуры такое насекомое быстро становится активным. В оцепеневшем состоянии насекомые могут без особого вреда для себя находиться от нескольких дней до недель. Временное охлаждение, задерживающее развитие и существенно удлиняющее жизнь насекомого, часто используется энтомологами в практической работе. Обычная температура холодильника (+2 – +4°) вполне достаточна для хранения насекомых. Следует помнить, что насекомые при таком хранении погибают не столько от холода, сколько от высушивания. Поэтому рекомендуется садок с насекомыми помещать в полиэтиленовый плотно закрытый пакет с куском ваты, смоченной водой.

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

Что происходит с насекомыми при дальнейшем понижении температуры? Появление ледяных кристаллов в клетках тканей насекомого, по-видимому, для него всегда смертельно. Тем не менее ряд насекомых способен переносить морозы в течение длительного времени. Таких насекомых можно разделить на две категории (М.Ж.Таубер 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 среди насекомых 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 .

Каковы реальные возможности повышения холодостойкости у насекомых?

Во-первых, это уменьшение общего количества воды в теле и связывание ее коллоидами. О значении воды для холодостойкости свидетельствует такой факт. Зимующие гусеницы златогузки содержат в теле до 69% воды и выдерживают температуру -14° до 158 дней. Активные же гусеницы в летнее время содержат более 80% воды и могут переносить ту же низкую температуру не более 1,5–4 ч.

Во-вторых, это увеличение содержания жира. Так, у тех же зимующих гусениц златогузки содержание жира доходит до 6%, в то время как летом оно примерно 4%.

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 насекомых противостоять высоким температурам, которые быстро приводят к нарушениям метаболизма, коагуляции белков и гибели. Какое-то время насекомые 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°, а в сухом, обеспечивающем испарение, выживают какое-то время и при +48°. В некоторых случаях температура тела может быть понижена размазыванием по телу каплей жидкости, выделяемых из ротового или анального отверстий (С.В.Томс, 1981).

Результатом специальных физиологических приспособлений является способность некоторых насекомых жить в горячих вулканических источниках при температуре воды до +65°. 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 обитающих 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 (рис. 2), что с увеличением температуры продолжительность развития постепенно уменьшается, при определенном диапазоне температур достигает минимума, а с дальнейшим повышением температуры может опять увеличиваться. В целом такая кривая очень напоминает цепочку, подвешенную за два конца. 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_0 при какой-либо температуре t_0 , можно рассчитать скорость развития при другой температуре t по следующей формуле:

$$V_t = V_0 Q_{10}^{0.1(t-t_0)},$$

где Q_{10} – коэффициент увеличения скорости.

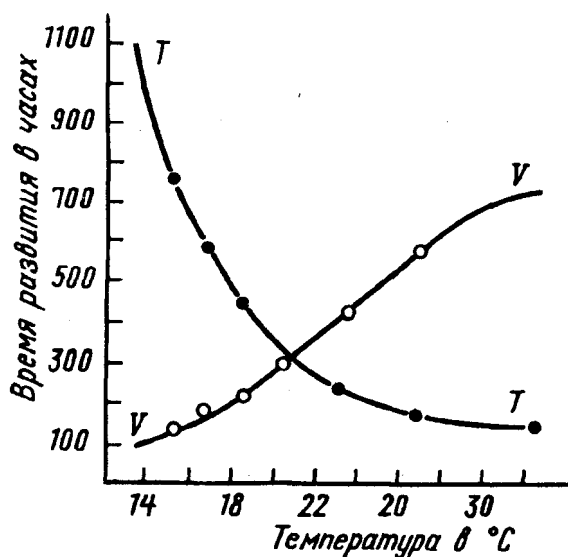


Рис.2. Продолжительность развития куколок большого мучного хрущака *Tenebrio molitor* (T) и скорость их развития (V) в зависимости от температуры (по А.Крогу из В.В.Яхонтова, 1969)

Таким образом, уравнение Вант-Гоффа – это показательная (экспоненциальная) функция. Очевидно, что оно пригодно только для

описания начальной, резко восходящей части экспериментальной кривой. Оно плохо описывает также и ход процесса в области низких температур. Наиболее точно отражает весь ход кривой зависимости скорости развития насекомого от температуры следующее эмпирическое уравнение:

$$V = V_{\max} e^{-a(t_{\max} - t)^2}$$

где V_{\max} – максимально возможная скорость развития; t_{\max} – температура, при которой достигается эта скорость; a – коэффициент скорости изменения V относительно t .

В энтомологической практике иногда используют также формулу логистической функции, которая не описывает спад скорости развития при высоких температурах:

$$V = \frac{V_{\max}}{1 + e^{a+bt}},$$

где a и b – константы уравнения, определяющие наклон и точку перегиба кривой.

Очень удобна для расчетов, хотя и неточна, так называемая сумма эффективных температур. Очевидно, что всегда имеет место пороговая температура развития, ниже которой насекомое не может развиваться ($t_{\text{порог}}$). 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 насекомого 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:

$$K = (t - t_{\text{порог}}) \cdot N,$$

где N – срок развития в днях. 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 t – средняя суточная температура для каждого из дней, i – знак суммы.

Чтобы найти пороговую температуру, не обязательно проводить сложные эксперименты по развитию насекомых 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_1 и N_2 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 приблизительно 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:

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

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.

Как уже отмечалось выше, формула суммы эффективных температур довольно приблизительно отражает реальную зависимость. Имеются и другие причины, затрудняющие использование этой формулы.

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

Во-вторых, температура тела насекомого 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 простой суммации, 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. Поэтому остановимся на нем несколько подробнее.

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 жулициц, 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, желательнее, чтобы изменения температуры были постепенными, при резких сменах температур может существенно снизиться жизнеспособность насекомых из-за температурного шока или их залипания в результате запотевания стенок садка. 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.

Возможны несколько механизмов, лежащих в основе действия переменных температур. Во-первых, особенности влияния переменных температур можно объяснять тем (Н.И.Горышин), что кривая (рис. 3), описывающая зависимость скорости развития от температуры, имеет изгибы как в нижней, так и верхней части. Если средний уровень переменной температуры ниже точки перегиба кривой, то такая переменная температура должна ускорять развитие, потому что снижение температуры ниже средней для всего цикла мало что изменит в скорости развития, а ее повышение приведет к резкому возрастанию скорости развития. Наоборот, при высоких средних переменной температура должна замедлять развитие, так как нижняя – будет попадать в область резкого изменения функции, а высокая – либо почти не увеличит скорость развития, либо еще ее уменьшит.

Во-вторых, 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.

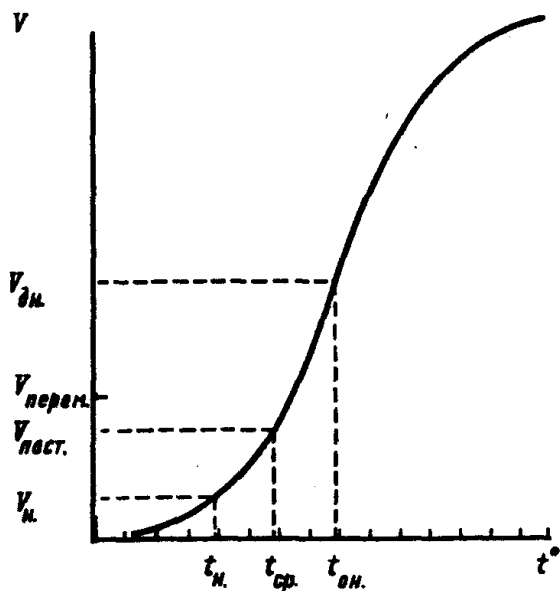


Рис.3. Скорость развития насекомого при постоянной и переменной температуре (продолжительности термо- и криофазы одинаковы и равны 12 ч) V – скорость развития, t – температура, t_n – температура в течение криофазы, $t_{он}$ – температура в течение термофазы, t_{cp} – средняя температура цикла, V_n – скорость развития во время криофазы, $V_{он}$ – скорость развития во время термофазы, $V_{пост.}$ – скорость развития при постоянной температуре, равной средней температуре цикла, $V_{перем.}$ – реальная скорость развития при переменной температуре

Понижение температуры, наоборот, приводит к временному резкому снижению обмена, которое, однако, меньше по амплитуде, чем всплеск, и не может его полностью компенсировать. Тем не менее вопрос о механизме влияния переменной температуры на насекомых не может считаться окончательно решенным.

Заканчивая обзор о влиянии температуры на развитие насекомых, отметим, что с повышением температуры может уменьшаться число линек, и, соответственно, личиночных возрастов.

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-водомеров: короткокрылые, которые не способны к миграциям, и активно мигрирующие длиннокрылые. Низкие температуры, при которых длительно сохраняются мелкие водоемы, способствуют появлению короткокрылых водомеров. 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, широко используемые в биологической защите растений 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 начале нашего столетия 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. Так, у бабочки траурницы повышение температуры всегда приводило к уменьшению голубых пятен на крыльях, расширению желтой краевой полосы и повышению яркости и контрастности рисунка. Прикладывая к одной стороне куколки шланг с холодной проточной водой, этот энтомолог получал бабочек, одно крыло которых по окраске походило на южную форму, а другое – на северную.

Температурные вариации описаны не только у имаго насекомых. Например, гусеницы старших возрастов капустной совки *Mamestra brassicae* L. становятся более темными при низкой температуре (D.Goulson, 1994).

Термопреферendum

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. Самая простая конструкция такого прибора – длинный ящик с дном, сделанным из толстой пластины хорошо проводящего тепло материала, например из латуни. С одного конца пластину нагревают с помощью электрической лампы, а с другого охлаждают льдом. С боковой стороны в ящик вставляют термометры, касающиеся дна, или же, что лучше, к дну приклеивают терморезисторы либо термосопротивления, позволяющие контролировать термоградиент.

Такой прибор имеет ряд существенных недостатков. При большом контрасте температур в его охлаждаемом конце конденсируется капельная влага. Этого можно избежать, или уменьшая температурный контраст, или снижая влажность воздуха во всей камере. Иногда камеру делают из материала, поглощающего влагу, например из гипса. Кроме того, иногда насекомые скапливаются в углах прибора, особенно в холодной зоне, где и оцепеневают. Этого не происходит, если применять круглую или кольцеобразную камеру. Наконец, многие насекомые располагаются на стенках или крышке камеры, что требует особого контроля за температурой этих частей прибора.

По распределению насекомых в камере судят об их термопреферендуме. Оговорим, что подобные данные интерпретировать не так легко. С одной стороны, трудно назвать естественным поведение насекомого, находящегося в такой камере, с другой – скопление насекомых в определенной части камеры может быть связано с уменьшением подвижности при данной температуре, а не с ее предпочтением. Такое торможение активности возможно как в зоне низких температур, так и в зоне высоких. Тем не менее ряд данных по термопреферендуму хорошо соответствует экологии объектов (Б.З. Кауфман, 1995).

Так, живущие на снегу бескрылые комары *Chionea* предпочитают интервал температур 0...–60° С. Некоторые пещерные ногохвостки скапливаются в зоне с той же температурой, которая имеет место в пещерах (+6...+15° С). Обитающие в лесах виды щетинохвосток рода *Machilis* имеют оптимум ниже +17° С, а синантропные *Lepisma* предпочитают зону +15...+20° С. Насекомые, активные летом, всегда предпочитают более высокую температуру, чем весенние или осенние (Т.Е. Россолимо, Л.Б. Рыбалов, 1994). Предпочитаемая температура несколько увеличивается с возрастом имаго.

Интересно, что термопреферендум почти не связан с ареалом вида. Насекомые как северного, так и южного происхождения могут предпочитать одну и ту же температуру (А.Б. Бабенко, 1993). 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 (Б.З.Кауфман, 1980, 1983).

4. ВЛАЖНОСТЬ

Общая характеристика фактора и его измерение

На практике обычно определяют не абсолютную влажность, т.е. количество водяного пара, содержащегося в 1 м^3 воздуха, а относительную, представляющую собой соотношение реально имеющей место абсолютной влажности ($R_{абс}$) и максимально возможной ($R_{макс}$) при данной температуре:

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

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

$$d = R_{макс} - R_{абс}.$$

Влажность чаще всего измеряют психрометром. Этот прибор представляет собой два термометра, причем резервуар одного из них обернут увлажняемой материей. В результате испарения влаги температура этого термометра оказывается ниже температуры воздуха. Сравнивая показатели сухого и влажного термометров, можно с помощью специальной номограммы определить относительную влажность воздуха. Применяются психрометры двух типов: стационарный психрометр Августа и предназначенный для полевых наблюдений психрометр Ассмана. Психрометр Августа имеет емкость с дистиллированной водой, в которой постоянно смачивается конец кусочка батистовой материи, обвертывающего резервуар одного из термометров. Вода из емкости поднимается по материи, как по фитилю. Такие психрометры обычно используются в лабораториях, оранжереях, музеях.

Психрометр Ассмана, в отличие от предыдущего, имеет металлическую изоляцию, защищающую термометры от нагрева в солнечных лучах, а также от механических повреждений. Чтобы термометры, заключенные в металлические трубки, обдувались наружным воздухом, в этом приборе предусмотрен принудительный продув с помощью вентилятора, вращаемого с помощью пружинного механизма. Поэтому перед каждым использованием данный прибор необходимо "заводить", подобно детской игрушке. Этот прибор не имеет емкости с постоянно содержащейся в ней дистиллированной водой и материю "влажного" термометра перед измерением нужно каждый раз смачивать.

Психрометры пригодны только для измерения влажности больших объемов воздуха. Для контроля за влажностью воздуха в небольших экспериментальных камерах часто используют гигрометры, принцип действия которых основан на изменении натяжения легко поглощающего влагу волоска. Эти приборы менее точны, чем психрометры. Для дистанционных же измерений влажности, например в норе или под корой дерева, целесообразно использовать гигросопротивления. При отсутствии фабричных

гигросопротивлений их можно изготовить самостоятельно. Для этого берут скрученный из обыкновенной ваты жгут длиной в 5–10 и толщиной 0,5 – 1 см и погружают его в насыщенный раствор поваренной соли, а затем тщательно высушивают. Кристаллы соли хорошо поглощают влагу из воздуха, и, соответственно, электрическое сопротивление жгута будет меняться пропорционально влажности воздуха. Такое гигросопротивление очень инертно, поэтому требуется не менее 2–3 ч для определения влажности.

Перед употреблением гигросопротивления его необходимо градуировать с помощью психрометра или гигрометра.

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.

Влажность воздуха – важнейший фактор, который всегда необходимо контролировать. В лаборатории, не имеющей специальных устройств, влажность воздуха не остается стабильной, а меняется в зависимости от погоды. Любые эксперименты с насекомыми должны проводиться при строго определенной влажности воздуха. Простейший способ создания устойчивой влажности в относительно герметичной камере или термостате поместить в них кювету или другой сосуд с концентрированным раствором той или иной соли. Сосуд должен быть таков, чтобы обеспечить максимально большую поверхность раствора, налитого в него. Для создания более равномерной влажности в камере можно применять небольшой вентилятор, но необходимо убедиться в том, что его работа никак не отражается на поведении подопытных насекомых.

Уровень создаваемой влажности определяется химическим составом соли и температурой. Так, хлорид натрия при температуре 15° создает влажность 78,3%, при 20° – 76,5% , при 25° – 75,9% , при 30° – 75,5%. Фруктовый сахар (левулеза) и при 20°, и при 25° создает 55%–ю влажность. Карбонат калия обеспечивает при 20° – 44% влажности, а при 25° – 43%. При тех же температурах хлорид магния создает 35 и 33% влажности. Более подробную таблицу, показывающую влажность воздуха над пересыщенными растворами можно найти в книге И.В.Кожанчикова (1961).

Влияние влажности на насекомых

Скорость испарения влаги насекомым зависит от ее содержания в воздушной среде. Чем больше влажность воздуха, тем дольше сохраняется влага в теле насекомого. Как уже отмечалось, маленькие размеры тела насекомого и, соответственно, относительно большая его поверхность – теоретическая предпосылка для быстрого высыхания. Однако 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. Для описания совместного влияния влажности и температуры используют так называемые термогигрограммы (рис. 4).

Насекомое не страдает от низкой влажности, если имеет возможность в любое время находить воду для питья, как, например, обитатели берега какого-либо постоянного водоема. То же можно сказать о растительноядных клопах, цикадах, тлях и других насекомых, обладающих хоботком, с помощью которого они прокалывают ткани растения и поглощают их сок.

При жажде насекомые могут компенсировать недостаток воды, поедая любые влажные субстраты. Известно, например, что мигрирующая саранча способна съесть влажные простыни, вывешенные для просушки. При недостатке влаги многие детритофаги могут существенно повреждать сочные части растений.

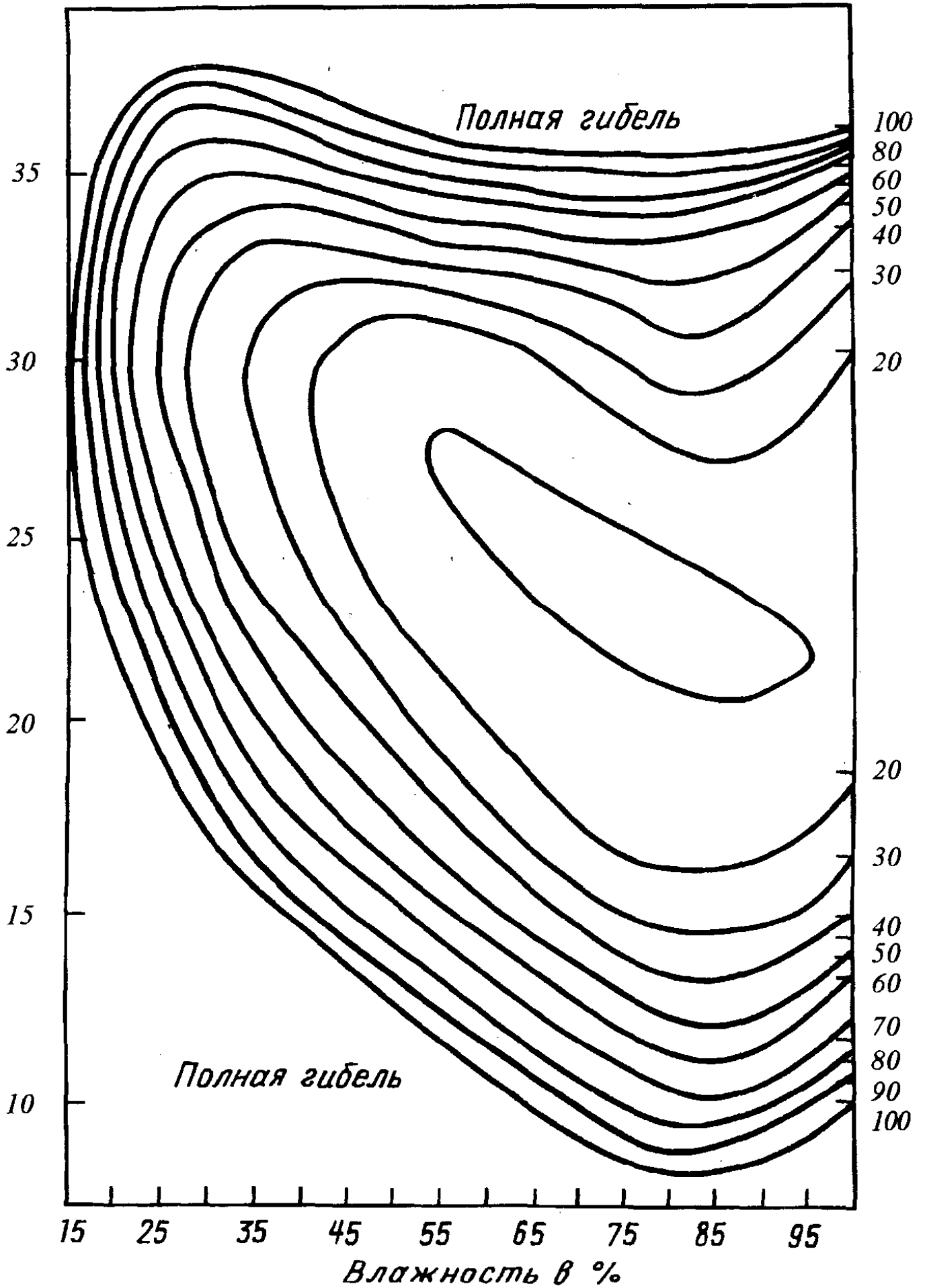


Рис.4. Жизнеспособность куколок яблонной плодовой жоржки *Laspeyresia pomonella* L. в зависимости от температуры и влажности (по В.Шелфорду из В.В.Яхонтова, 1969)

Надо сказать, что 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.

К числу морфологических приспособлений относится прежде всего эпикутикула – гидрофобные воскоподобные слои на поверхности покровов. Эпикутикула обычно повреждается в течение жизни насекомого, поэтому имаго с возрастом постепенно уменьшают способность сохранять влагу. Благодаря эпикутикуле потери влаги у насекомых происходят практически только при дыхании. Не случайно, что у многих сухопутных насекомых дыхальца снабжены специальным замыкающим аппаратом. У водных же и почвенных насекомых морфологические приспособления для удержания влаги, за редкими исключениями, отсутствуют.

К числу физиологических приспособлений относятся связывание воды коллоидами, а также поглощение влаги из почвы и даже из воздуха. Так, коксальные мешочки (пузырьки) у щетинохвосток и некоторых других членистоногих непосредственно поглощают воду из влажного субстрата. Всасывание воды может происходить через покровы тела, как это имеет место у личинок жуков–щелкунов. Имеются сведения о способности некоторых насекомых поглощать влагу из воздуха даже при относительной влажности 82 %.

Существенную роль в жизни ряда насекомых играет так называемая метаболическая вода, образующаяся при окислении различных органических веществ, особенно жиров. Метаболизм может быть единственным источником воды для некоторых обитателей пустыни (жуков–чернотелок, питающихся сухими остатками растений), а также обитателей сухих субстратов животного происхождения (жуков–кожееядов и молей). Необходимое для этого повышение интенсивности окислительных процессов требует более активного дыхания, что влечет за собой дополнительную потерю воды. Однако, как отмечает М.С.Гиляров(1970), диффузия паров воды происходит медленнее диффузии газов.

Другой тип физиологических адаптации – это способность переносить высыхание. Обычно насекомые малоустойчивы к нему. Так, личинки некоторых жуков и гусеницы бабочек погибают, когда содержание воды в их теле падает от примерно 75% в норме до 60%. Но личинки некоторых комаров–дергунов, живущие в мелких и быстро пересыхающих лужах на скалах, сохраняют в высушенном состоянии не более 3% воды от массы тела и остаются при этом живыми в таком сухом виде до 10 лет! Высыхание даже необходимо для нормального развития яиц комаров рода *Aedes*, которые откладывают яйца на края луж.

Эколого–поведенческие приспособления сводятся к активным миграциям в более увлажненные участки в сухое время года, к скоплениям почвенных насекомых на уровне почвенного горизонта, содержащего максимум влаги.

Для определения предпочитаемой влажности (*гигропреферендума*) используют камеры, в которых создают градиент влажности с помощью растворов различных солей. Над растворами натягивают тонкую газовую сетку, по которой перемещаются насекомые. Результаты этих экспериментов так же сложно интерпретировать, как и при определении термопреферендума. Насекомые предпочитают зоны с влажностью, наиболее соответствующей местам их обитания. Интересно, что у ночных и сумеречных видов, находящихся днем в увлажненных укрытиях, максимальное стремление к влажности наблюдается в дневное время.

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.

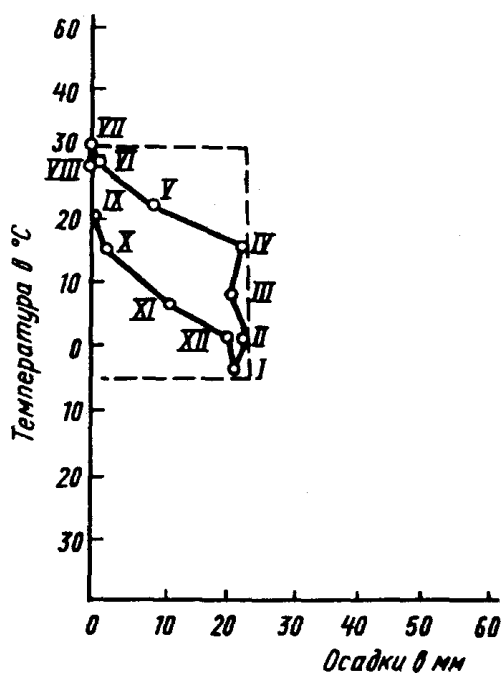
Если количество прилетающих на свет насекомых может зависеть от влажности воздуха, то время их прилета контролируется почти всегда только освещенностью. Однако эта типичная для географической популяции связь активности с освещенностью меняется в зависимости от среднего уровня влажности воздуха в регионе. Так, лет на свет мелких жуков во влажной зоне Черноморского побережья Кавказа начинается при высокой естественной освещенности, порядка сотен люксов, а в Туркмении – значительно позже в сумерки. В последнем случае жуки как бы дожидаются вечернего повышения влажности. Это справедливо даже для жуков одного и того же вида, обитающих в обоих регионах.

5. ОСАДКИ

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

Дождь относительно мало влияет на активность насекомых. Это особенно заметно, если наблюдать лет крупных бабочек на свет. Снижение активности многих дневных насекомых во время дождя объясняется, скорее, уменьшением освещенности. Однако, по-видимому, дождь может и непосредственно подавлять активность особенно мелких насекомых.

Количество осадков – также важная характеристика климата местности, от которого зависит растительный покров, а следовательно, и формирование населения насекомых. 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 (рис.5). 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, $(t^{\circ} - t_{\text{порог}})$ – 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.

Рис.5. Климатограмма г. Бухара (по В.В. Яхонтову, 1969): ось ординат – среднемесячная температура, римскими цифрами обозначены месяцы года.

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 насекомых 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 насекомых. Возникающие утром в ясную погоду восходящие токи воздуха подхватывают массу взлетающих мелких насекомых и поднимают их на высоту до километра и более. Там эти насекомые 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. Другой пример дальней миграции, облегчаемой ветрами, дает олеандровый бражник *Deilephila nerii* L., которого обнаруживали в Карелии – на расстоянии в тысячи километров от мест, где может расти олеандр. Этот же бражник регулярно встречается на Черноморском побережье Кавказа, где есть посадки олеандра, но климат не позволяет ему пережить зимнее время. Местная кавказская популяция ежегодно возобновляется в результате залета бабочек, вероятно, из Северной Африки. Этот вид, вообще, отличается исключительно большими способностями к длительным и дальним перелетам.

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 (ветроломы) способствуют возникновению благоприятных для активности насекомых зон с более спокойным воздухом. В таких зонах скапливается много мелких насекомых: галлиц и других двукрылых, тлей и жуков. Можно предположить, что именно направлениями преобладающих в данной местности ветров объясняется преимущественное заражение вредителями тех или иных участков растительности, особенно леса. Не исключено, что насекомые, готовые к откладке яиц, как бы оседают в зонах наиболее спокойного воздуха, возникающих, например на лесной опушке.

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. Интересно, что, с другой стороны, в ветреные ночи увеличивается прилет бражников на свет. Не исключено, что ветер стимулирует их миграционную активность.

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 (Л.И.Францевич, 1986).

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 формирование и физиологию крупных животных, не столь существенно отражается на жизни насекомых. У насекомых нет необходимости иметь мощные опорные конечности. Падение с большой высоты обычно не приводит к гибели, так как поверхность их тела настолько относительно велика, что сопротивление воздуха резко замедляет скорость падения. Пострадать от падения на камень или асфальт могут, по-видимому, только крупные жуки и то только в том случае, если они не успеют расправить крылья.

Свободное перемещение насекомых 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 тело насекомого от падения.

Некоторые сложности возникают у насекомого в связи с необходимостью удерживать гибкое брюшко над субстратом. Такое поддерживание требует постоянного тонуса мышц, правда, не очень большого, благодаря малому размеру насекомых и, соответственно, высокой эффективности их мускулатуры. Грифельки на брюшке щетинохвосток, по-видимому, представляют собой скользящие опоры, удерживающие брюшко. Нередко напивавшиеся или готовые к откладке яиц насекомые увеличивают свой вес 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. Известно, что саранчовые некоторых видов, помещенные в садок, поднимаются по стенкам вверх и спускаются к корму, лежащему на дне садка, не раньше чем через двое суток.

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 дрозифилы сначала обладают резко выраженным отрицательным геотропизмом, потом он ослабевает, а позже опять усиливается. На протяжении жизни трихограммы каждые 2–3 ч происходит довольно регулярное чередование отрицательного и положительного геотропизма. Отрицательный геотропизм приводит трихограмму на верхушку растения, что способствует взлету и началу миграции с помощью токов воздуха, положительный же геотропизм обеспечивает спуск самки по растению в поисках яиц для заражения. Жертва трихограммы – яйца бабочек – чаще всего находятся на нижней части растения.

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.

Очень интересен вопрос о приливных воздействиях силы тяжести, связанных с движением Луны вокруг Земли. Приливы имеют место не только на морях и океанах. Твердая земная кора на широте Москвы регулярно поднимается в результате притяжения Луны примерно на 30 см. Вопрос о влиянии силы тяготения Луны был экспериментально изучен швейцарским энтомологом Ф.Шнейдером (F.Schneider, 1964). В опытах регистрировалось направление оси тела майских жуков, находящихся в чашках Петри. Эти наблюдения проводили в подвальном помещении, в темноте и при постоянной температуре. Были обнаружены своеобразные и периодические изменения ориентации жуков. Автор предположил, что одной из причин таких изменений является тяготение Луны. Действительно, когда в опытах поблизости от камер с жуками помещали большой свинцовый груз, создававший локальную силу притяжения, равную лунной, ориентация жуков определенным образом изменялась. Картонные же модели свинцового груза совсем не влияли на ориентацию. Добавим, что жуки были изолированы от груза и не могли его видеть.

При длительной записи в лабораторных условиях ритма активности некоторых бабочек–совок было обнаружено отчетливое повышение их активности перед новолунием и полнолунием. Именно в это время притяжение Луны является максимальным.

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. Если в ясную устойчивую погоду градиент потенциала достигает 100–150 В/м, то с приближением грозы он может увеличиваться до 10–30 тысяч В/м. При прохождении обычных облаков особенно при сплошной облачности он может достигать до 10 тысяч В/м. Даже небольшие облака могут заметно влиять на градиент потенциала. 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.

Насекомые не могут не реагировать на электрическое поле по чисто физическим причинам. Дело в том, что тело движущегося насекомого, обладающее относительно большой поверхностью и покрытое изолятором – эпикутикулой, в результате трения о субстрат и воздух приобретает заметный электрический заряд. Заряд тела взаимодействует с внешним электрическим полем. Возникающие при этом механические силы прямо пропорциональны произведению взаимодействующих зарядов (закон Кулона) и могут быть достаточно большими для их восприятия насекомыми. Эти силы препятствуют движению насекомых, вплоть до их прилипания к заряженным поверхностям, а также приводят к налипанию на них мелких пылевых частиц. У дрозофил в искусственном поле слегка расходятся крылья, подобно листочкам электроскопа. Мелкие осы–наездники при движении по поверхности пластика, подходя к заряженному участку поверхности, замедляют движение и усиленно ощупывают антеннами дорогу перед собой.

Не исключено, что различные острые выросты на теле насекомых (щетинки, шипы и рога) способствуют стоку избыточного заряда в воздух. Препятствием для внешнего электрического поля может служить также и экранирование с помощью клетки Фарадея (садка, обтянутого металлической заземленной сеткой). Следует ожидать, что если электрическое поле как-то мешает деятельности насекомых, то условия внутри клетки Фарадея окажутся для них более благоприятными. Действительно, было отмечено, что внутри клетки Фарадея осы–наездники откладывают больше яиц. Накрывание кустов можжевельника металлической сеткой приводило к заметному возрастанию численности на них различных насекомых. Аналогичным образом, если накрывать клетками Фарадея почву луга, то в ее поверхностном слое оказывается в 1,5 раза больше мелких почвенных членистоногих, чем на участках, покрытых сеткой из изолятора. Особенно заметно возрастает численность некоторых ногохвосток и почвенных клещей (W.B.Tshernyshev et al., 1973).

Природный градиент потенциала можно имитировать, помещая насекомых между пластинами заряженного конденсатора. Возможны два типа реакции на электрическое поле. Так, мухи–дрозофилы при включении поля перестают бегать. Сходным же образом, но менее отчетливо реагируют жуки–кожееды. Комары же и бабочки платяной моли при включении поля сначала приходят в возбуждение, а потом их активность медленно спадает. При выключении поля иногда наблюдается второй всплеск активности. Реакция насекомых совершенно не зависит от того, контактируют ли они непосредственно с токопроводящей поверхностью. Интересно, что дрозофилы заметно реагируют даже на относительно слабое электрическое поле, вплоть до 200 В/м (примерно такое же поле возникает при прохождении небольшого облака над головой), хотя и очень быстро к нему адаптируются.

Далеко не все насекомые реагируют изменениями поведения на электрическое поле, даже если они и мелкие. Часто реакция незаметна до тех пор, пока при высоком значении градиента крылья не начинают прилипать к поверхности субстрата. Наиболее очевидна реакция дрозофил на электрическое поле. Однако даже реакция дрозофил отличается плохой воспроизводимостью. Процент особей, останавливающихся при включении поля, при, казалось бы, строго одинаковых условиях может варьировать от 93% до нуля. В редкие дни включение поля приводит, наоборот, к повышению подвижности дрозофил. Уровень реакции пропорционален величине градиента поля и повышается со снижением влажности воздуха, способствующей стоку зарядов. Изменчивость реакции все же сохраняется и при стабильной влажности. Есть основания предполагать, что реакцию на поле может снижать инфразвуковой и вибрационный фон (В.Б.Чернышев и В.М.Афоница, 1977). Инфразвуки возникают по многим причинам, например, при приближении атмосферного фронта, от гроз, магнитных бурь, ветра. Их часто генерируют транспорт, лифты в зданиях, промышленные установки.

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).

Ориентация насекомых в электрическом поле мало изучена. В конденсаторе с вертикальным направлением силовых линий большинство дрозофил ориентирует ось тела параллельно силовым линиям поля. Сообщалось, что майские жуки предпочитают определенные направления по отношению к горизонтально идущим силовым линиям поля. Эти предпочитаемые направления сложным образом меняются во времени.

С каждым годом увеличивается протяженность линий электропередач (ЛЭП). Поле, возникающее под ними, по градиенту потенциала близко к природному предгрозовому, однако, в отличие от природного, меняется, по синусоиде с частотой 50 Гц. В принципе, переменное электрическое поле влияет на поведение дрозофил в конденсаторе так же, как и постоянное. Однако при одинаковой напряженности поля реакция дрозофил на переменное поле в 1,5–2 раза выше, чем на постоянное. Усиление реакции может быть связано с возникновением вибрации конечностей, прежде всего антенн в переменном поле. Частота изменений поля, вызывающая максимальную реакцию насекомого, совпадает с резонансной частотой колебаний антенн насекомых данного вида (В.И. Орлов, 1990).

Тем не менее 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 полностью снимает отрицательное воздействие ЛЭП. Если же пчелиный улей или осиное гнездо поместить в конденсатор, создающий большой 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 и составляют, как правило, доли процента от напряженности поля.

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 последние 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, так и фотографированием насекомых на плоскости с последующим измерением направлений осей тела. 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. Очевидно, что в таких опытах требуется строжайший контроль за температурой поверхностей и освещенностью.

Но для некоторых явлений магнитная ориентация остается единственно допустимым объяснением. Как уже отмечалось, 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 (Н.Г.Млетзко, I.Miletzko, 1974).

Аналогичное явление наблюдалось и у майских жуков. Подобно жужелицам, они предпочитали определенные направления по отношению к силовым линиям магнитного поля, но эта ориентация менялась в течение суток еще более сложным образом. Интересно, что очень небольшое изменение, всего на $1,4^\circ$ направленности искусственного слабого магнитного поля по отношению к странам света, приводило к резким изменениям ориентации жуков.

Отмечалось, что майские жуки каким-то образом "запоминают" направление, в котором они летят от мест выплода в долинах к горным лесам, где питаются имаго. В дальнейшем самки возвращаются по тому же маршруту в долины для откладки яиц. В лабораторных опытах только что вышедших из куколок жуков жестко закрепляли в определенном направлении по странам света. Спустя некоторое время жуки явно стремились сохранить то же направление в движении или прямо ему противоположное.

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.

Жуки – мучные хрущаки *Tenebrio molitor* L., находящиеся в течение длительного времени в контейнере, освещенном сбоку, запоминают направление, в котором они видели свет, и сохраняют его в камере с однородным рассеянным освещением. Если направление световых лучей регулярно меняется в течение суток, жуки способны запоминать эти изменения и затем "проигрывать" их без каких-либо световых ориентиров. С помощью искусственного магнитного поля удавалось закономерным образом изменять эту ориентацию

жуков (M.S.Arendse, J.C.M.Vrins, 1975). Вполне возможно, что таким же образом сохраняли свою ориентацию по отношению к направлению на Солнце жужелицы, находившиеся в помещении, куда не проникал солнечный свет.

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. Дрозофилы поднимаются по наклонной плоскости по курсу, наиболее близкому к вертикали. Однако наблюдаются небольшие отклонения от этого курса, зависящие от ориентации этой плоскости по странам света. Отклонение становится максимальным, если мухи при своем движении пересекают силовые линии геомагнитного поля. Искусственное магнитное поле еще более увеличивает это отклонение.

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 and oth., 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 и называемых атмосфериками, очень широк и колеблется от 0,01 Гц (и ниже) до десятков мегагерц. В быту хорошо известны атмосферика 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 работа проводится в лаборатории, а следовательно, может коррелировать с атмосфериками. Именно такая корреляция наблюдалась при изучении поведения пчел, а также регулярных определениях интенсивности дыхания термитов. Однако в этих случаях вопрос о влиянии самих атмосфериков, а не других факторов, связанных с погодой, является сомнительным.

Электромагнитные поля, возникающие при искрении контактов, совершенно не влияли на поведение дрозophil. 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 наших опытах 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.Афони́на, 1971).

Экранирование от окружающих электромагнитных полей приводило к замедлению развития дрозophil, снижению их жизнеспособности и повышению смертности (В.Б.Чернышев и др., 1972). 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 аperiodические 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 атмосфериков, 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, молей семейства *Yponomeutidae*, 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 и перепончатокрылых. Лет двукрылых, по-видимому, не зависит от геомагнитной ситуации.

Во время геомагнитной бури может увеличиваться не только лет на свет, но и общий уровень подвижности некоторых насекомых. Так, возрастает количество жуков некоторых

видов в сборах оконными ловушками. При изучении суточных миграций самых разнообразных насекомых на растениях хлопчатника выявилась довольно отчетливая и, в принципе, повторяющаяся от дня ко дню картина таких перемещений. Однако в дни магнитных бурь поведение этих насекомых резко искажалось.

Геомагнитные бури отражаются и на поведении насекомых, находящихся в лаборатории. Так, активность питания термитов при постоянной температуре коррелирует с геомагнитными характеристиками. Жуки–кожееды *Trogoderma glabrum* Herbst. в лаборатории при строго контролируемых и стабильных условиях показывали четкий суточный ритм подвижности. В отдельные дни этот ритм нарушался сразу у нескольких изолированных друг от друга особей. Оказалось, что вероятность таких нарушений вчетверо выше в дни геомагнитных бурь. Бабочки–совки нескольких видов подсемейства *Heliothinae* показали невысокую, но достоверную корреляцию их активности в лаборатории с геомагнитными индексами. Удалось показать, что изменения активности могут быть вызваны геомагнитными возмущениями, происходившими даже за двое суток до наблюдений. Есть также основания предполагать, что влияние геомагнитных событий зависит от фазы Луны. Во всяком случае, такие изменения корреляции между активностью бабочек и геомагнитными индексами были отмечены на примере американской белой бабочки и совок *Heliothinae*. У последних в определенную фазу Луны знак корреляции менялся с достоверно положительного на достоверно отрицательный.

Геомагнитная буря – сложный комплекс факторов. Какие из них отражаются на поведении насекомых пока остается неясным. Наиболее вероятно, что на насекомых воздействуют электромагнитные колебания, генерирующиеся во время геомагнитной бури.

ГЛАВА 2. БИОЛОГИЧЕСКИЕ РИТМЫ

1. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ

Биологический ритм – это чередование через приблизительно равные интервалы времени каких–либо биологических явлений, или же максимумов и минимумов какого–либо биологического процесса. Биологический ритм может проявляться на уровне деятельности одной клетки или ее органелл, органа, организма в целом и популяции организмов. Периоды таких ритмов могут быть в диапазоне от долей секунды до нескольких лет.

Как возникают биологические ритмы? Генерация ритма может быть чисто спонтанной, т.е. основанной на каких-то физиологических и биохимических процессах в организме. Примеры таких ритмов: ритмические сокращения мышц, управляющих движением крыла или же создающих звуковые импульсы в песне кузнечика. Сложнее вопрос о возникновении так называемых экологических ритмов – суточных, лунных и сезонных, о которых пойдет речь в этой главе. С одной стороны, все такие ритмы в той или иной степени соответствуют изменениям среды, вызванным астрономическими причинами, и, казалось бы, являются непосредственной реакцией на эти изменения (экзогенные ритмы). С другой стороны, как показывают эксперименты, многие из этих ритмов способны сохраняться в лаборатории в полной изоляции от естественной среды, а следовательно, являются спонтанными (эндогенными).

Соотношение этих элементов в ритме может быть различным: от полного следования за любыми изменениями условий до жестко запрограммированного ритма, почти не связанного с соответствующими изменениями среды. Таким образом, экологические ритмы в той или иной мере имеют двойственную природу.

2. СУТОЧНЫЕ РИТМЫ

Суточная периодичность среды и активность насекомых

Вращение нашей планеты вокруг своей оси приводит к более или менее закономерным суточным изменениям всех факторов среды в течение суток. Наиболее резко и закономерно

меняется при этом освещенность. Как уже отмечалось выше, именно свет является важнейшим сигнальным фактором в жизни насекомых. Четко меняются в течение суток такие важные для насекомых факторы, как температура и влажность. Изменения этих факторов особенно резко выражены в районах с засушливым климатом. Не менее четки суточные изменения радиодфона на частоте 10 КГц (атмосферики), а также D-составляющей геомагнитного поля.

Насекомые приспосабливаются к суточным изменениям среды, приурочивая свою активную жизнь к наиболее благоприятному для них времени суток и уходя в укрытия, когда жизни грозит опасность или активность невозможна. Чаще всего имеют место два максимума активной жизнедеятельности в течение суток. Дело в том, что экстремальные условия наблюдаются дважды в сутки: после полуночи и после полудня. Ночь – наиболее темное и холодное время, день – наиболее жаркое и сухое. Для насекомых чаще всего наиболее благоприятными оказываются переходные условия, когда и проявляется максимум активности.

Активность насекомого – это его любая деятельность. Антитеза активности – пассивное состояние или покой, когда насекомое принимает позу, требующую минимальной затраты энергии, и неподвижно. Подчеркнем, что активное насекомое не всегда подвижно, например богомол в напряженной подстерегающей позе. Однако это скорее исключение, чем правило. Частные виды активности – различные типы деятельности, направленные на достижение определенных целей: питание, миграционный лет, спаривание, откладка яиц, выход из куколки, линька и т.п.

Активное насекомое почти всегда подвижно. *Подвижность* – это движение конечностей и любых придатков тела независимо от цели, на которую оно направлено. Итак, сама подвижность является лишь средством, но не видом активности (во избежание путаницы нежелательно употреблять переведенный с иностранных языков термин "двигательная активность").

При изучении активности (или подвижности) определяют *показатели активности*, т.е. конкретные параметры поведения, измеряемые в процессе наблюдений.

Методы изучения суточных ритмов

Одна и та же активность может быть изучена с помощью измерений нескольких различных показателей. Различают три категории показателей уровня любой активности (и подвижности). Первая категория – относительное количество активных (подвижных) в данный момент времени особей. Вторая категория – количество поведенческих актов, совершаемых одной особью, группой особей или даже целой природной популяцией, наблюдаемых на протяжении определенного интервала времени (количество взлетов, спариваний, выходов из куколок, линек, количество нападающих на человека или прилетающих на свет насекомых данного вида за единицу времени). К третьей категории показателей, относятся числовые значения непосредственных или побочных результатов какого-то данного поведения за определенные интервалы времени. Примеры: количество поглощенной пищи, количество экскрементов, число отложенных яиц, число всплесков шума или сигналов актографа, вызванных движениями насекомых.

Отдельные показатели дают только фрагментарную картину ритма. Так, например, о ритме подвижности можно судить по количеству подвижных особей в лаборатории или в садках в поле, а также по числу особей, встреченных на данном участке или на данном маршруте. Однако количество подвижных особей может быть очень высоким при большой вялости их движений, в этом случае автоматическая запись с помощью актографа покажет низкий уровень подвижности. Возможно и то, что насекомые, оставаясь подвижными, перестанут попадаться на глаза наблюдателю. Другой пример. Вполне объективным методом измерения численности летающих насекомых кажутся всасывающие воздух ловушки. Однако в течение суток может изменяться как высота полета насекомых над уровнем земли, так и места скопления летающих насекомых.

Очевидно, что при описании любого ритма необходимо указывать измерявшиеся показатели. Наиболее полная картина ритма возникает только при сопоставлении нескольких показателей. Тем не менее, в зависимости от целей исследования часто и один показатель оказывается достаточно информативным. Ритмы разных показателей, характеризующие одну и ту же активность, более или менее коррелируют друг с другом, но их совпадение маловероятно. Так, активность откладки яиц может определяться по количеству особей, откладывающих яйца в данный момент времени, количеству кладок или яиц, отложенных за единицу времени, а также по числу особей, отложивших яйца на протяжении определенного интервала времени. Очевидно, что количество кладок за данный интервал времени будет зависеть не только от числа самок, откладывающих яйца, но и от продолжительности акта кладки. Количество же отложенных яиц будет соответствовать числу кладок только в том случае, если количество яиц в одной кладке постоянно.

Выбор показателя активности, а соответственно, и методики наблюдения, зависит от целей исследования, а также от возможностей наблюдателя. Подчеркнем, что конструирование автоматических приборов далеко не всегда оправдано. Если не ставятся какие-либо специальные цели, то наиболее просто и надежно провести визуальные наблюдения на протяжении 7–10 суток. Даже при круглосуточных наблюдениях для этого достаточно трех сменяющих друг друга наблюдателей.

Изучение суточного ритма невозможно без постоянного контроля за факторами среды. Если работа проводится в полевых условиях, желательно максимально приблизить место метеорологических наблюдений к тому месту, где находятся наблюдаемые насекомые. При этом прежде всего надо обратить внимание на освещенность, влажность и температуру воздуха.

При наблюдениях в лаборатории надо по возможности исключить неконтролируемые факторы, которые могут исказить ритм или даже полностью навязать насекомому ритм своих изменений. В любом случае наблюдаемый объект должен находиться в термостате или в термостатированной комнате. На постоянном уровне желательно поддерживать и влажность. Если объект должен находиться при естественном освещении, то необходимо учитывать разный суточный ход освещенности в зависимости от ориентации окон помещения по странам света. Очень нежелательно попадание на камеру с насекомыми прямых солнечных лучей, которые могут резко повысить температуру внутри нее. При искусственном освещении очень важно быть уверенным в том, что питающий лампу ток достаточно стабилен и не изменяется на протяжении суток.

Крайне важно полностью контролировать ход освещенности. Так, в наших опытах камера с жуками-коровками *Coccinella septempunctata* L. была освещена лампой, создававшей постоянную освещенность около 2 тысяч лк. В камере было укрытие, куда жуки могли уходить от света. Наблюдения проводились в лаборатории, где окно было почти полностью занавешено и проникавший слабый свет увеличивал днем освещенность камеры не более чем на 10 лк. В таких условиях ритм активности жуков был очень четким и соответствовал местному времени. Однако после полной изоляции лаборатории от света извне всякие проявления ритма тотчас же исчезли.

Наблюдая ритм выхода дрозифил и трихограмм м из куколок, можно убедиться, что достаточно исключительно слабого света в сотые доли люкса, проникающего в термостат через контрольный термометр или сквозь ничтожные щели между дверцей с резиновой прокладкой и корпусом, чтобы полностью исказились результаты эксперимента. Даже при соблюдении всех правил ритм в лаборатории никогда не бывает стабильным и его параметры изменяются изо дня в день. Одна из важнейших причин такой нестабильности – колебания атмосферного давления; другие возможные причины – колебания уровня ионизации воздуха, низко – и высокочастотные колебания электромагнитных полей, инфразвуки, влияние гравитационного поля Луны. Нестабильность ритма иногда связана со спонтанными изменениями физиологического состояния самого объекта.

Известна и другая группа причин, которая может быть значительной помехой при изучении ритмов. В первую очередь следует назвать вибрации и шумы, возникающие в

результате деятельности людей (лифты, транспорт, открывание и закрывание дверей и т.д.). Другая причина – какие-либо летучие вещества, появляющиеся в лаборатории, в том числе и табачный дым. В связи с этим желательно изучать ритмы в лабораториях, расположенных в подвальных помещениях, не имеющих окон и возможно реже посещаемых людьми. Лаборатория также должна быть расположена возможно дальше от улиц, насыщенных транспортом.

Иногда для определения факторов, влияющих на ритм насекомых в естественных условиях целесообразно проводить эксперименты в месте обитания насекомых в природе. При этом летающие насекомые находятся в садке, а нелетающие в загоне, огороженном непроходимым для них заборчиком. Садки и загоны располагаются в поле, над ними подвешивают лампы накаливания или электронагреватели. Предусматривается также возможность искусственного затенения садков. В таких экспериментах насекомые находятся почти в естественных условиях, за исключением того, что пространство для их активности ограничено. При помощи ламп, нагревателей и затенения можно в любое время суток изменять освещенность и температуру в нужном направлении.

Распределение активности во времени суток

Традиционное деление насекомых по образу жизни на дневных, сумеречных и ночных далеко не охватывает всего многообразия ритмов. Известны примеры, когда насекомые почти одинаково активны на протяжении двух, а то и всех трех этих периодов. С другой стороны, при изучении ритмов активности, например, дневных насекомых, выявляются существенные различия в их поведении: одни активны только в начале и конце дня, другие – в середине дня.

Это деление тем более приблизительно потому, что каждому виду активности может быть свойствен свой ритм. Следовательно, при изучении ритмики одного насекомого можно получить целый набор нередко самых разнообразных, хотя и характерных для данного вида ритмов. Наконец, в зависимости от физиологического состояния, погоды или сезона ритмика насекомых может существенно и закономерно изменяться. Традиционного деления для подобного анализа ритмов явно недостаточно.

В основу классификации ритмов положены следующие признаки: наличие или отсутствие строгого подразделения периода ритма на время активности и время покоя, а также распределения максимумов: в середине дня, в начале и конце дня, в вечерние сумерки и перед рассветом, в середине ночи. В соответствии с этим можно выделить 12 типов распределения активности в течение суток (рис.6). Они охватывают большинство наблюдаемых ритмов, полный же их охват невозможен по следующим причинам. Во – первых, регистрируемые ритмы, особенно ритм подвижности, нередко представляют собой комплекс из нескольких ритмов. Так, ритм подвижности может отразить одновременно ритмы и поиска пищи, и миграционной активности, и поиска полового партнера, и т.д. В этом случае количество максимумов подвижности может быть больше двух.

Во-вторых, разграничение времени суток, например, рассвета и начала дня, конца дня и сумерек, очень условно. Часто активность, начинающаяся до захода солнца в конце дня, продолжается как сумеречная. Такие ритмы можно описать как переходные между двумя типами. В-третьих, строгой симметрии двух пиков активности в течение суток в природе обычно не бывает. Часто рассветный или утренний максимумы смещаются на более поздние часы и активность насекомого протекает при более высокой освещенности, чем вечером.

Наиболее важно в системе суточных ритмов противопоставление круглосуточной активности и активности, ограниченной определенным временем суток. Приведем крайние примеры, показывающие принцип такого подразделения. Пример круглосуточной активности дают личинки синантропных мух. Они копошатся в субстрате круглые сутки, хотя ночью при более низкой температуре их движения могут наблюдаться реже и быть не столь энергичными, как в середине жаркого дня. Бабочки–траурницы летают днем. Ночью, какова бы ни была температура, бабочки сидят неподвижно. Это пример активности, ограниченной определенным временем суток.

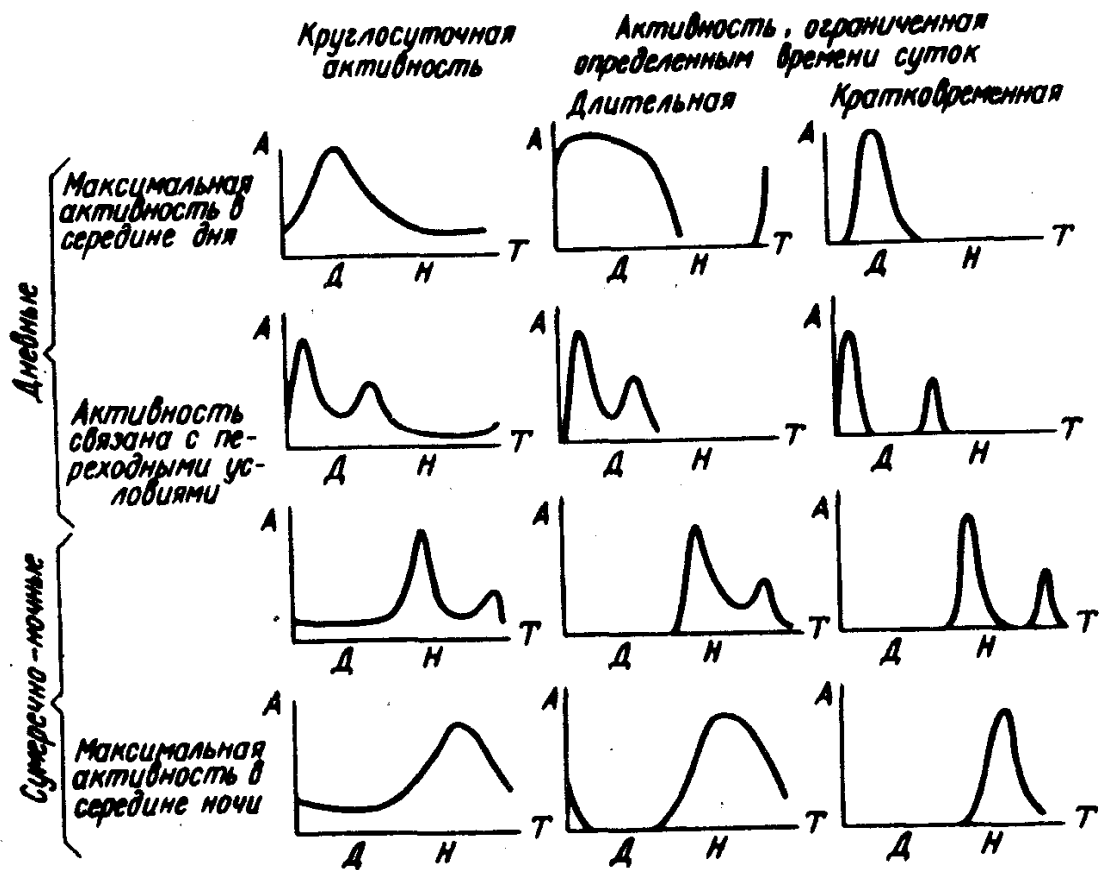


Рис.6. Типы суточных ритмов активности насекомых (по В.Б.Чернышеву, 1984): Т – время суток, А – уровень общей или частной активности, Д – день, Н – ночь. Первый столбец сверху вниз: круглосуточная активность (преимущественно дневная, утренне-вечерняя, сумеречно-рассветная и ночная); второй столбец: длительная активность (дневная, утренне-вечерняя, сумеречно-рассветная и ночная); третий столбец: строго дневная, утренне-вечерняя, сумеречно-рассветная и ночная.

Итак, круглосуточная активность может наблюдаться в любое время суток, хотя возможны более или менее длительные нерегулярные паузы. Некоторые круглосуточно активные насекомые могут вообще не обладать суточным ритмом (насекомые, живущие в гниющей древесине, обитатели глубоких слоев почвы и пещер). Однако гораздо чаще максимальная активность приурочена к определенному времени суток.

Круглосуточной активностью обладает большинство личинок насекомых. Активность в любое время суток возможна также у имаго большинства тараканов, термитов, прямокрылых и рабочих муравьев. Эта группа насекомых биологически очень разнородна, однако у всех ее представителей полет, как правило, не является основным средством передвижения, или же они совсем не способны к полету. Свет обычно влияет на активность этих насекомых, но световые пределы, ограничивающие активность, отсутствуют. Их зрение обычно аппозиционное, часто слабо развито. Для данной категории насекомых очень типично или постоянное обитание в укрытиях, где минимальны суточные колебания условий, или непосредственное обитание на пищевой среде (в древесине, на кормовых растениях, трупах, в навозе, в запасах продуктов). Температура тела этих насекомых всегда близка к температуре окружающей среды.

Отметим, что сказанное относится лишь к общей активности и подвижности, частные же виды активности или подвижности имаго этих насекомых могут быть довольно точно ограничены определенным временем суток. Таково, например, пение кузнечиков и саранчовых, лет тараканов, клопов и жуков. Вообще лет насекомых, за редчайшими исключениями, ограничен определенным временем суток. В число таких исключений входит, например, круглосуточный лет самцов непарного шелкопряда. Однако во время

полярного дня, когда солнце совсем не заходит, круглосуточно могут летать насекомые многих видов: пчелы, мошки, комары.

Активность, ограниченная определенным временем суток, особенно типична для имаго высокоорганизованных насекомых, таких как двукрылые, перепончатокрылые и бабочки, а также для имаго поденок и стрекоз. Эти насекомые передвигаются в основном или только с помощью полета. Ритм их активности обусловлен ходом освещенности, и световые пределы активности хорошо выражены. Зрение у этих насекомых хорошо развито и относится к разным типам. В целом насекомые, активные лишь в определенное время суток, также биологически очень разнообразны. Для них типично обитание на открытых местах и редкое использование укрытий. Температура их тела благодаря высокой энергии обмена (а у дневных видов также благодаря солнечной радиации) во время активности довольно стабильна и заметно превышает температуру окружающей среды.

Теперь обратимся к другому параметру ритма – приуроченности максимума активности к определенному времени суток. Связь между биологией насекомого и временем его максимальной активности хорошо иллюстрирует таблица 1, составленная Т.Льюисом и Л.Тейлором на основе обширных сборов летающих насекомых в умеренной зоне с помощью всасывающих воздух ловушек.

Таблица 1

Связь между типом питания и временем максимальной активности летающих насекомых
(T.Lewis, L.R.Taylor, 1965)

Тип питания	Процент видов насекомых, летающих		
	днем	в сумерки	ночью
Хищники	69	22	9
Листогрызущие	96	4	0
Питающиеся на цветах	70	19	11
Обитающие на разлагающихся субстратах	46	52	2
Афаги	24	0	76

Из этой таблицы следует, что общее разнообразие форм, летающих днем, гораздо выше, чем сумеречных и ночных. Очевидно, что именно зрение играет основную роль в поисках питания у хищников, фитофагов и насекомых, питающихся нектаром и пыльцой, т.е. у насекомых с основными типами питания. Ночной полет выполняется прежде всего не для поисков пищи, а как миграция, не требующая столь совершенной зрительной ориентации. Формы, питающиеся разлагающимся субстратом, находят его преимущественно по запаху. Отметим, что вечером снижается турбулентность воздуха и повышается его влажность, что более благоприятно для распространения запаха. Большой процент ночных афагов объясняется летом комаров–долгоножек. Как известно, у этих комаров зрение развито относительно слабо и ориентация в полете достигается в значительной степени при помощи осязания. Такой способ ориентации позволяет им летать в любое время суток и даже проникать глубоко в пещеры, где полностью отсутствует свет.

Сравнение ритмов разных видов подвижности и активности

Подвижность является основой практически всех видов активности, поэтому, если подвижность не является круглосуточной, то не будет круглосуточной и активность. Но при

типичной для нелетающих насекомых круглосуточной подвижности многие виды их активности могут быть некруглосуточными.

Частный вид подвижности – полет, за редкими исключениями, не бывает круглосуточным. Если насекомое и ползает, и летает, то время лета, как правило, совпадает с наиболее высоким уровнем подвижности. Лет всегда более ограничен освещенностью и температурой, чем ползание.

Питание может быть круглосуточным, особенно при избытке пищи, возникающем при жизни на/ или в пищевом субстрате. Выход из яиц, линьки и особенно вылупление из куколок также часто являются круглосуточными, хотя их максимумы, особенно максимум выхода из куколок, обычно выражены более четко, чем максимум ритма подвижности. В ряде случаев ритм выхода из куколок отличается удивительной четкостью. Резко ограничены во времени спаривание и откладка яиц, что, по-видимому, связано с возможностями работы рецепторов, участвующих в поиске партнера или отыскании подходящего субстрата.

Сравним вкратце распределение максимумов подвижности и разных видов активности в течение суток. Ясно, что ритм подвижности является основой всех прочих ритмов. Ритмы разных видов активности, как правило, соответствуют ритму подвижности, составляя как бы его фрагменты. Только в редких случаях ритм какого-либо вида активности оказывается противоположным по фазе ритму подвижности, как, например, ритмы питания ряда гусениц. Максимумы спаривания чаще имеют место в начале или в конце периода подвижности, максимумы откладки яиц обычно приурочены к вечеру как у дневных, так и у сумеречных форм, но иногда возможны и утром. Максимум выхода личинок из яиц обычно совпадает со временем начала активности этих личинок. Аналогичным образом, максимум вылупления из куколок совпадает с началом времени активности имаго. Соответственно, дневные насекомые выходят из куколок утром, а ночные – вечером. Максимумы лета на свет наблюдаются несколько позже, чем максимумы активности в садках. Питание, как правило, предваряет: и миграционную активность, и лет на свет.

Вариации ритмов активности

Было бы биологически неоправданным, если бы ритмы активности, подобно жесткой программе автомата, повторялись всегда в одном и том же варианте, независимо от состояния насекомого, его потребностей и конкретных условий. В природе картина ритма активности каждого дня во многом похожа одна на другую и в то же время бесконечно изменяется. Причины вариаций заключаются в изменении или самого насекомого, или условий среды. Эти вариации распространяются и на уровень четкости (степень выраженности) ритма, и на положение пиков активности во времени.

Отметим, что индивидуальная изменчивость ритма может быть обусловлена генетически. Так ритмы подвижности разных особей жука *Trogoderma glabrum* Herbst. в общем довольно сходны. Однако, у одной самки был обнаружен совершенно необычный ритм. Если все жуки становились активными в 6–8 ч утра, то эта самка начинала бегать с 2 ч ночи. Настолько же раньше прекращалась ее активность в вечернее время. Широко известно, что люди по предпочитаемому ими времени работы могут быть разделены на "жаворонков", "голубей" и "сов". По-видимому, то же наблюдается у некоторых стрекоз, одни особи которых предпочитают летать в первой половине дня, а другие – во второй. Впрочем, подобная дифференциация может быть связана с возрастом имаго. Так, у многих дневных насекомых зрелые имаго летают ближе к середине дня, а молодые, недавно выведшиеся из куколок – больше в начале и конце, что, скорее всего, связано с их меньшей устойчивостью к сухости воздуха и ультрафиолетовому излучению. У жуков-кожеедов *Trogoderma glabrum* уровень подвижности молодых, еще недостаточно окрепших имаго очень низок, ритм же старых особей нечеток и размыт во времени. Такая картина изменений ритма с возрастом типична для многих насекомых.

Естественно, что ритмы меняются в зависимости от стадии развития. Ритмы у личинок, как правило, выражены менее четко, чем у имаго, даже если образ жизни тех и других

сходен. Ритм может меняться на протяжении личиночного развития, вплоть до смены дневной активности на ночную, как отмечается у гусениц некоторых волнянок.

Ритмы активности самцов и самок многих видов могут значительно различаться. Часто такие различия легко объяснимы несовпадением ритмов разных видов активности – спаривания или откладки яиц. В других случаях это связано с малой подвижностью самок. Различия в ритмике вилупления из куколок могут служить изоляционным барьером, предотвращающим близкородственные скрещивания. Правда, например, у трихограммы самцы выходят из куколок несколько раньше самок, но остаются тут же на зараженных кладках и поджидают самок.

При недостатке пищи и воды существенно повышается уровень подвижности насекомых, хотя в основном ритмика при этом почти не нарушается: не происходит сдвига фазы и максимумы остаются в том же положении. Однако активность из ограниченной во времени суток может стать даже круглосуточной. Такие изменения ритма легко пронаблюдать, например, у сверчков, ряда жуков, комаров и мух при голодании и жажде.

Конечно, вариации ритмов возникают не только из-за изменений состояния насекомого, но также и под воздействием внешних факторов. Например, в пасмурную погоду или в тени леса максимумы активности приближаются к середине дня. Под влиянием лунного света максимумы активности ночных насекомых сдвигаются к середине ночи. Низкая температура чаще всего сказывается на активности, протекающей перед рассветом и в ранние утренние часы. У дневных форм чрезмерно высокая температура приводит к появлению и дальнейшему углублению минимума активности в середине дня вплоть до полной потери активности в это время.

Ритмы изменяются также и в зависимости от сезона, географической широты и высоты над уровнем моря. Принцип изменения ритмов здесь один и тот же: при холоде активность концентрируется в середине дня, а в жару сдвигается на вечерние и ранние утренние часы. На большой высоте над уровнем моря активность в середине дня может снижаться также и в связи с высоким уровнем ультрафиолетовой радиации (В.И.Чикатунов, 1979).

Очень интересный опыт, поясняющий в какой-то мере один из возможных механизмов сезонного изменения ритма был поставлен Дж. Труменом (J.Truman, 1973). В его опытах куколки дубового шелкопряда были выращены при температурах 25° и 12° С. Затем наблюдали поведение бабочек при одинаковой температуре 25° . Оказалось, что, несмотря на одинаковую температуру, самцы, выращенные при 25°, становились подвижными примерно через 5 ч после выключения света, т.е. в середине ночи. Самцы же, выращенные при низкой температуре, имели очень нечеткий ритм и начинали летать уже через 1,3 ч после выключения света, т.е. в начале ночи. Самки этой же бабочки в обеих сериях показали одинаковый ритм, однако время выделения ими феромона точно соответствовало времени активности самцов своей серии. Таким образом, сдвиг фазы ритма может зависеть не только от тех конкретных условий, в которых находится в данный момент насекомое, но и от тех, в которых протекало его развитие. Наблюдавшийся сдвиг фазы ритма у шелкопряда явно носил адаптивный характер. Более раннюю активность самцов, выросших в холоде, и размытый ритм можно рассматривать как приспособление к холодным весенним или осенним ночам.

Подчеркнем, что исходно сумеречные и ночные виды нередко бывают активными и в дневное время, исходно же дневные виды, за редчайшими исключениями, никогда не летают ночью (кроме ночного времени в течение полярного дня). Это, по-видимому, связано с большими возможностями типичного для ночных форм суперпозиционного зрения. У нелетающих насекомых зрение обычно играет меньшую роль, поэтому сдвиги фазы ритма возможны в любых направлениях.

3. ЭНДОГЕННЫЙ СУТОЧНЫЙ РИТМ

Проявления эндогенного ритма в природе и лаборатории

Внешние факторы резко влияют на уровень активности насекомых и могут быть непосредственной причиной наблюдаемого ритма. Однако далеко не всегда ритм активности можно объяснить только воздействием внешних факторов. Легко понять причины синхронности лета открыто живущих насекомых, явно реагирующих на уровень освещенности. Если же насекомые во время покоя пользуются укрытиями или зарываются глубоко в почву, объяснить одновременность их вылета гораздо сложнее.

Так, в Туркмении, при сборе нами насекомых на свет, прилетавшие тысячами мелкие жуки–чернотелки зарывались в землю около ловушки. Весь день на поверхности не было ни одного жука. Вечером же, когда наступало время их лета, поверхность земли шевелилась и через несколько минут становилась черной от полчищ жуков. Эти жуки могли зарываться на глубину до 1 м. Следовательно, трудно предположить, что их выход на поверхность был вызван определенной температурой или освещенностью, тем более, что поверхность земли около ловушки была дополнительно освещена кварцевой лампой.

Крупные нелетающие жуки–чернотелки *Trigonoscelis gigas* Rtt. выходят на поверхность песка в пустыне только утром и вечером. Нагрев поверхности песка в середине дня доходит до 70°, что для них смертельно опасно. Как в середине дня, так и ночью жуки находятся на глубине до 25–30 см, где температура почти постоянна и обычно не превышает 30°. Поэтому их выход на поверхность навряд ли может быть связан с изменениями температуры или освещенности. Более того, утром жуки вынуждены проходить сквозь остывший за ночь слой песка, чтобы попасть на только что начавшую нагреваться поверхность. Перед вечерним же максимумом активности, наоборот, они проходят сквозь исключительно горячий слой, в то время как поверхность становится прохладнее. Если бы жуки реагировали на едва доходящую в глубину волну тепла или охлаждения, они опаздывали бы с выходом на несколько часов и погибали. Наиболее приемлемое здесь объяснение – это наличие у жуков эндогенного ритма, т.е. спонтанно работающих внутри организма биологических часов.

Итак, эти и многие другие наблюдения показывают, что ритмическое поведение насекомых далеко не во всех случаях может быть объяснено только непосредственной реакцией на изменения таких факторов, как освещенность, температура, влажность и т.д. Доказать же существование эндогенного суточного ритма было возможно только в лаборатории при контролируемых и стабильных внешних условиях. Первые такие эксперименты были проведены еще в начале XVIII в. с растениями мимозы. Эти растения, находившиеся в постоянной и полной темноте, поднимали и опускали листья соответственно времени суток. Спустя более чем 100 лет, было показано, что период такого ритма у растений, находящихся в постоянных условиях, несколько отличается от 24 ч, а, следовательно, ритм растения постепенно расходится по фазе с местным временем. Это было первым сообщением о *циркадианных* (околосуточных) ритмах. Наличие такого ритма, не совпадающего с местным временем, является наиболее веским доказательством его эндогенности и полной независимости от суточного хода каких-либо неконтролируемых внешних факторов, которые могли бы проникнуть в лабораторию.

Впервые среди животных, по-видимому, именно у насекомых были обнаружены суточные эндогенные ритмы. Первое наблюдение было проведено на жуках–шелкунах, которые, находясь в плотно закрытой коробке, не двигались днем, но были подвижны ночью (E.Perris, 1853). Эта работа не привлекла особого внимания и только в 1896 году Р.Дюбуа (R.Dubois, 1896) описал у привезенных из Вест-Индии шелкунов–кукухо четкий суточный ритм свечения в темноте при постоянной температуре. На два года ранее была опубликована работа А.Кизеля (A.Kiesel, 1894), изучавшего движение пигмента в глазах совки–гамма *Plusia gamma* L. Известно, что при освещении ночью глаз ночной бабочки ярко блестит, а днем имеет более тусклую окраску. В опытах Кизеля при содержании бабочек в постоянной темноте окраска их глаз менялась в течение суток, причем этот ритм сохранялся на протяжении нескольких недель.

В начале XX в. были обнаружены суточные изменения окраски одного из видов палочников, а также опубликовано первое сообщение о способности пчел в результате дрессировки прилетать за кормом в определенное время суток. Стало ясно, что у пчел имеется "чувство времени", которое они используют при посещении цветов, выделяющих нектар в определенное время суток. В 1914 году были сконструированы первые актографы-приборы, позволяющие вести длительную автоматическую запись подвижности различных животных (J.S.Szymanski, 1914). С этого момента стало известно о сохранении ритма в постоянных условиях у десятков видов насекомых.

До настоящего времени высказываются сомнения, что наблюдающаяся ритмичность поведения в постоянных условиях температуры и освещения всегда основана на эндогенном ритме. Сквозь стены лаборатории может проникать много факторов, имеющих суточную периодичность. Как отмечалось выше, насекомые могут реагировать на такие факторы как атмосферное давление, геомагнитные поля, инфразвуки, электромагнитные колебания.

Основным доказательством существования эндогенного ритма, как отмечалось выше, считается обычно наблюдающееся превращение суточного (24-часового) ритма в циркадианный, который не может быть синхронизирован со временем суток, а следовательно, и циклами геофизических факторов. Здесь просматривается аналогия с часами, сделанными человеком, которые практически всегда спешат или отстают и, таким образом, постепенно расходятся с местным временем, если их ход не корректируется внешними сигналами. Другими подтверждениями этому служат сохранение суточной ритмики у дрозофил при наблюдении в лаборатории на Южном полюсе, где почти все факторы не могут иметь суточной периодичности, а также отсутствие подстройки ритма насекомых находящихся в постоянных условиях освещения и температуры, после их перевозки по широте в зону другого часового пояса.

В пользу явной эндогенности ритма свидетельствует и то, что при регулярной смене света и темноты в суточном режиме в лаборатории активность насекомых нередко предвещает эти изменения условий, а также определенная инерция, которая обычно наблюдается при инвертировании на 180° суточного режима условий (например, при освещении ночью и затемнении днем).

Экологическое значение эндогенного ритма

В природе ритм насекомого, как правило, складывается из двух компонентов: эндогенного ритма и непосредственных реакций на изменения среды (экзогенного ритма). Соотношение этих компонентов различно в зависимости от вида насекомого и наблюдаемого поведения. Легче всего обнаружить эндогенный ритм у такого насекомого, активность которого связана с необходимостью изменения среды обитания: выходом из укрытий, почвы, из воды в воздушную среду, из слоя ила в водную среду и т.д. Если насекомое не меняет среду на протяжении определенного длительного периода, его эндогенный ритм слабо выражен или вообще не проявляется. Кроме того, эндогенные ритмы более типичны для насекомых тропического и субтропического происхождения, чем для насекомых умеренной зоны, а, тем более, арктической, где насекомое вынуждено ловить каждый момент благоприятных для активности условий.

Приведем некоторые примеры. Эндогенные ритмы четко выражены у многих тараканов и журулиц, в период покоя использующих укрытия, и почти не проявляются у долгоносиков, все время находящихся в кронах деревьев. Лишь в редких случаях эндогенные ритмы обнаруживаются у личинок, постоянно обитающих в пищевой среде, например у личинок мух и личинок жуков-кожеедов, а также у гусениц, постоянно живущих на растениях. С другой стороны, эндогенный ритм легко выявляется в поведении гусениц подгрызающих совок, уходящих днем в почву или же у некоторых гусениц, днем скрывающихся в дуплах деревьев.

Как правило, строго ритмичен и явно подчиняется эндогенному ритму вылет имаго муравьев из муравейника, поведение же рабочих особей, по-видимому, определяется только внешними условиями. Ритм выхода насекомых из куколок почти всегда сохраняется в

постоянных условиях, а следовательно, является в своей основе эндогенным. Куколки всегда находятся в более или менее защищенных местах и выход из них насекомых можно рассматривать как смену среды обитания.

Итак, в тех случаях, когда внешние сигналы времени трудно воспринимать, насекомые пользуются эндогенным ритмом как часами, чтобы приурочить свою активность к наиболее благоприятному времени суток. Эндогенный ритм, управляя чувствительностью рецепторов и подготавливая насекомых к выходу лишь в определенное время суток, препятствует их реакции на несвоевременное и "провокационное" изменение условий.

Часто считается, что ритм помогает выходить из укрытий при наиболее благоприятной для данного насекомого влажности воздуха. Действительно, существует прямая корреляция между способностью сохранять влагу и временем активности насекомых. Неспособность сохранять влагу должна приводить к сумеречному и ночному образу жизни. Однако во влажных субтропиках ритмы активности всех насекомых принципиально не отличаются от таковых в других районах, хотя влажность здесь держится на высоком уровне круглосуточно.

Можно предположить, что эндогенный ритм позволяет насекомым "предвидеть" изменения всего комплекса условий, как абиотических, так и биотических, и оптимально их использовать. Способствуя активности разных видов в разное время, он создает экологические разграничения видов во времени.

Другой важный приспособительный момент – синхронизация вылета насекомых разного пола. Это особенно четко проявляется на примере поведения афагов, таких как поденки и бабочки–тонкопряды. Очевидно, что синхронный выход позволяет этим насекомым встретиться и оставить потомство с наименьшей потерей особей. Лет некоторых видов поденок продолжается на протяжении всего 20–30 мин. Интересно, что вылет поденок, размножающихся партеногенетически, значительно более растянут во времени, чем тех видов, у которых известны и самцы, и самки. Ту же роль играет эндогенное управление ритмом выделения полового феромона у самок бабочек.

Эндогенный ритм имеет большое значение и в пространственной ориентации насекомых. О способности насекомых вносить регулярную временную поправку на движение небесного ориентира по небосводу – астротаксисе – говорилось выше. Эндогенный ритм здесь как бы переключает в определенном порядке омматидии, фиксирующие небесный ориентир, например Солнце.

Помимо пространственной ориентации, пчелы используют эндогенный ритм, приспособляясь ко времени выделения нектара разными цветками. Пчелы способны запомнить время, когда они могут получить корм, и прилетают за ним в определенное время суток. Такое поведение называют рефлексом на время.

Наконец, эндогенный ритм имеет большое значение в сезонном фотопериодизме, о котором речь пойдет в следующих разделах. Один из возможных способов определения длины фотопериода основан на сопоставлении эндогенного ритмического процесса со световым циклом (В.П.Тыщенко, 1977).

Суточный ритм чувствительности организма насекомого

Эндогенный суточный ритм отражается на всех физиологических функциях организма насекомого. Это особенно четко проявляется на примере суточных изменений чувствительности рецепторов и способности всего организма в целом реагировать на изменения условий.

Поместив насекомых в постоянную темноту и наблюдая их реакцию на включение света в разное время суток, легко убедиться, что и скорость реакции и число реагирующих особей меняются. Так, для многих дневных насекомых в дневное время свет является резко возбуждающим фактором, но к вечеру уровень реакции снижается и остается на низком уровне до наступления утра. Эти изменения реакции на свет, несомненно, связаны с суточным ритмом чувствительности глаза насекомого. Форма электроретинограммы глаза и пороговая интенсивность света меняются в течение суток даже в постоянных условиях

лаборатории. У ночных насекомых чувствительность глаза резко возрастает к вечеру, у дневных ритм чувствительности более разнообразен (Г.А.Мазохин–Поршняков, 1965). Описаны также суточные изменения работы обонятельных рецепторов насекомых, особенно четко проявляющиеся в реакции самцов на феромон самок.

Помимо чувствительности глаза в течение суток меняется большинство физиологических и биохимических характеристик организма, поэтому чувствительность к любым воздействиям оказывается, как правило, неодинаковой в разное время суток. Чувствительность насекомого к экстремальным температурам, как высоким, так и низким, максимальна во время активности насекомого, независимо от образа его жизни. Аналогичен ритм чувствительности насекомого к рентгеновским лучам. Так, у дрозофил смертность максимальна при облучении во второй половине дня, а у яблоневого плодового жука – вечером, т.е. в то время, когда эти насекомые наиболее активны (В.П.Приставко, Н.Э.Семьянова, 1973).

На протяжении суток меняется и чувствительность насекомых к ядохимикатам. Иногда эти изменения исключительно резки. Некоторые долгоносики сразу же после включения, света утром мало чувствительны к метилпаратиону и от определенной дозы этого яда погибает не более 10% жуков. Однако спустя три часа та же доза приводит к гибели 90% жуков. Многочисленные исследования показывают, что чаще всего повышенная чувствительность к пестициду имеет место во время максимальной активности насекомого. Все же механизмы воздействия разных пестицидов различны, и время максимальной чувствительности к ним может не совпадать, а в некоторых случаях быть почти в противофазе. Совершенно очевидно, что испытание и применение пестицидов, включая аналоги гормонов и, возможно, вирусные и другие биопрепараты, должны быть приурочены к определенному времени суток. Это время суток не может быть стандартным для каждого пестицида и должно изменяться в зависимости от сезона, вида и географической популяции насекомого. Знание времени наибольшей чувствительности к пестицидам и другим воздействиям позволило бы более рационально организовать борьбу с вредными насекомыми, сократив при этом загрязнение среды.

Факторы среды – датчики времени

Эндогенный ритм не является, однако, чем-то раз навсегда данным организму. Он может подстраиваться к изменяющимся условиям среды за счет сдвига его фазы. Факторы, способные сдвигать фазу эндогенного ритма, называют *датчиками времени*. Второе обязательное свойство любого датчика времени – строго определенное и постоянное соотношение между его циклом и ритмом животного (постоянный фазовый угол).

Очевидно, что фактор среды, суточный ход которого неотчетлив и постоянно нарушается, не может служить хорошим сигналом для подстройки ритма, т.е. быть датчиком времени. Наоборот, чем точнее повторяется от суток к суткам изменение фактора, тем большую роль может играть этот фактор в синхронизации ритма организма с ритмом среды. Нерегулярно меняющийся фактор может быть только помехой для настройки ритма, поэтому биологические часы (эндогенный ритм) должны быть максимально изолированы от таких факторов. Аналогичным образом эндогенный ритм изолирован и от общих обменных процессов в организме, ход которых неустойчив и может зависеть от многих причин.

Попробуем оценить роль различных факторов среды как датчиков времени.

Свет – наиболее четко и резко меняющийся в течение суток фактор. Ежедневно освещенность в средних и низких широтах меняется в пределах от десятых долей люкса (в самую яркую лунную ночь) до тысяч люксов (в наиболее пасмурный день). В полярных широтах суточный ход освещенности выражен гораздо слабее (круглосуточно незаходящее солнце). Соответственно и ритм иногда теряет в таких условиях временные ориентиры и в середине лета у некоторых животных регистрируется уже не суточный ритм, а циркадианный, расходящийся по фазе с местным временем. Подобное же явление можно наблюдать и в термостате с постоянным освещением или постоянной темнотой.

В умеренной, а тем более в тропической зоне по уровню освещенности можно довольно точно определять время. Облачность может сдвигать ход освещенности в утреннее и вечернее время не более чем на 10–20 мин. Не случайно, что именно свет является главным фактором, синхронизирующим и настраивающим ритм. От случайных же изменений освещенности, например резкого падения освещенности в середине дня от плотной облачности, организм защищен ритмом чувствительности к свету, о котором шла речь в предыдущем разделе. Поэтому настройка ритма может осуществляться как полным световым циклом, так и двумя относительно непродолжительными световыми импульсами, один из которых соответствует началу дня, а другой – его концу (скелетный фотопериод). Для синхронизации ритма отдельных особей также нет необходимости в восприятии полного суточного светового цикла. Так, если куколки дрозофил находятся в полной темноте и в этих же условиях происходило развитие личинок, мухи из этих куколок появляются в любое время суток. Однако достаточно однократной и очень кратковременной засветки культуры, чтобы дрозофилы стали выходить синхронно в определенное время суток, соответствующее тому времени, когда они, еще будучи личинками или куколками, восприняли свет.

Другим важным датчиком времени может быть температура. Этот фактор, как правило, также четко меняется в течение суток, хотя иногда и возможны резкие нарушения его суточного хода. В отличие от освещенности, температура изо дня в день колеблется на разных уровнях. Температура может быть датчиком времени в основном для пойкилотермных животных, в том числе и для насекомых. Здесь также имеют место изменения чувствительности к колебаниям температуры в течение суток, защищающие ритм от помех.

Температура является важнейшим датчиком времени для многих, часто для нелетающих насекомых. Однако в ряде случаев, как, например, в ритме активности комнатной мухи (В.А.Зотов, С.А.Федосов, 1983) или в ритме выхода наездника–трихограммы из куколки (A.Dahyia et al. 1993), оба фактора – и свет, и температура – являются равноценными и взаимно заменяющими друг друга датчиками времени. При этом повышение температуры воспринимается так же, как увеличение уровня освещенности.

Влажность, хотя и является важнейшим фактором в жизни насекомых, обычно не регулирует эндогенные ритмы. Исключение – ритм выхода из яиц гусениц американской белой бабочки, который четко связан с повышением уровня влажности (С. А.Федосов, 1990).

Предполагалось, что некоторые насекомые способны ориентироваться во времени по суточным изменениям гравитации (F.Sneider, 1964). Несомненно, что этот фактор должен обладать четкой астрономической периодичностью. Однако поскольку гравитационное воздействие Луны больше, чем Солнца, то основная информация, которую могли бы воспринимать насекомые, касалась бы не солнечных, а лунных суток (24,8 ч). Именно такая периодичность была обнаружена в пещерах у обитающих там кузнечиков (R.Simon, 1973).

Спокойное геомагнитное поле имеет также довольно регулярные суточные вариации. В годы повышенной солнечной активности возмущения геомагнитного поля наблюдаются почти ежедневно и их амплитуда существенно больше суточных вариаций. Выше мы уже отмечали, что у жуков–кожедвов были отмечены нарушения суточного ритма подвижности, совпадающие с геомагнитными бурями. Скорее всего, здесь наблюдалось только возбуждающее действие геомагнитной бури на насекомое, но не изменения эндогенного ритма. Если бы насекомые ориентировались во времени именно по суточным вариациям геомагнитного поля, их ритм нарушался бы гораздо чаще, чем это действительно имеет место.

Четким суточным ходом обладают также электромагнитные колебания, возникающие в атмосфере, – атмосферерики. Тем не менее в наших опытах экранирующие камеры, препятствующие проникновению атмосфериков, не снижали синхронность ритма выхода дрозофил из куколок, а, наоборот, ее повышали.

Итак, по информационной ценности для эндогенного суточного ритма на первом месте оказывается суточный ход освещенности, на втором – температуры, на третьем – влажности воздуха. Участие прочих факторов в регуляции эндогенного ритма сомнительно хотя бы

потому, что их регулярный ход часто и существенно нарушается и они оказываются ненадежными источниками информации о времени.

Время потенциальной готовности

Ритм можно представить как чередование активности и покоя. Эндогенный ритм создает готовность к переходу от одного состояния к другому, которая постепенно нарастает. Одновременно резко увеличивается чувствительность к сигнальному фактору, стимулирующему ожидаемое изменение активности. Это время повышенной чувствительности к сигнальному фактору (датчику времени) называют *временем потенциальной готовности* (ВПГ).

ВПГ начинается с того момента, когда сигнальный фактор способен вызвать переход от покоя к активности (или обратно), а кончается при настолько высокой готовности, что этот переход происходит спонтанно, без внешнего стимула. В природе сигналом служит определенный уровень сигнального фактора, например освещенности. Чем ближе фактор к этому уровню, тем быстрее наступает реакция (переход от покоя к активности или обратно).

Приведем пример, показывающий наличие ВПГ в ритмике. Пустынные жуки-чернотелки *Trigonoscelis gigas* Reitt. активны дважды в сутки: утром и вечером. Середину дня и ночь они проводят под поверхностью песка. Следовательно, в их ритме имеются два периода покоя (дневной и ночной) и 4 ВПГ (при переходе к активности утром и ее прекращении перед наступлением жары, при переходе к активности вечером и при уходе в песок с наступлением темноты). Для определения положения во времени и длительности интервалов ВПГ, а также сигнальных факторов, управляющих изменениями активности, была предложена следующая методика (В. А.Зотов, 1980).

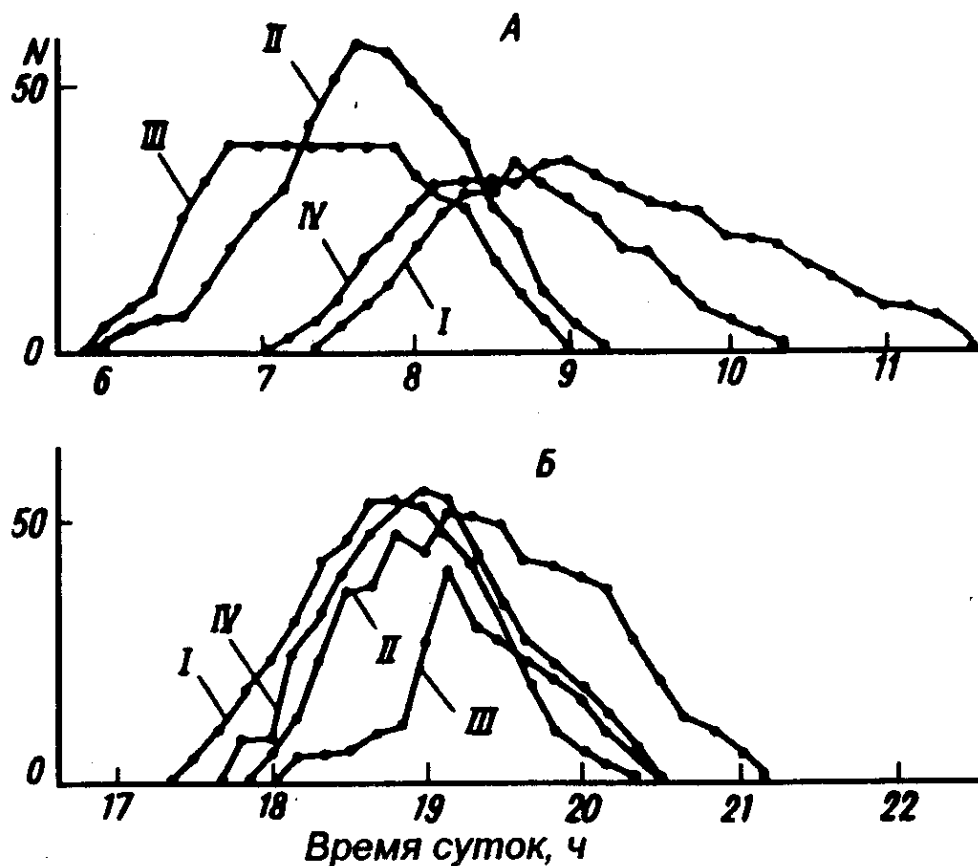


Рис.7. Число жуков *Trigonoscelis gigas* Reitt. на поверхности почвы в загонах под открытым небом в зависимости от времени суток (по В.А.Зотову, 1980) А – утренний максимум активности, Б – вечерний максимум активности; IV – контроль, дополнительные воздействия: I – затенение, II – освещение, III – нагрев

На первом этапе исследуют ритм в природных условиях: определяют положение максимумов активности во времени и приблизительно намечают положение ВПГ. На втором этапе в искусственных загонах или в садках создают с помощью ламп, нагревателей или затемнения преждевременное или запаздывающее наступление условий, при которых начинается или кончается активность насекомых в природе.

Результаты такого эксперимента, проводившегося под открытым небом с жуками-чернотелками, показаны на рис.7. Можно видеть, что позже всего утром вышли на поверхность песка жуки, не подвергавшиеся никаким дополнительным воздействиям (контроль). Чуть раньше появились жуки в варианте с затенением поверхности песка (под затеняющей поверхностью песка черной материей нагрев сначала был даже несколько больше, чем в контроле). Зато почти на полтора часа раньше начиналась активность жуков в вариантах с подогревом песка и дополнительным освещением. Подчеркнем, что осветительные лампы тоже заметно нагревали песок, хотя и в меньшей степени, чем обогреватель.

Следовательно, в течение первого ВПГ основным сигналом является температура. Свет здесь не играет большой роли, так как затенение не задерживает выход жуков по сравнению с контролем.

Рассмотрим, как разворачивается поведение жуков в течение второго ВПГ. Раньше всего ушли в песок жуки в вариантах "нагрев" и "свет", позже всего – в варианте "затенение", где нарастание температуры в дальнейшем отставало по сравнению с открытой поверхностью песка в контроле. Следовательно, сигналом в течение ВПГ² служит скорее всего температура (может быть, и свет). Аналогичные рассуждения приводят к выводу, что сигналом в течение ВПГ³ служит снижение температуры, однако ВПГ³ короче, чем ВПГ¹ в течение утреннего пика активности, и различия во времени начала активности здесь не более, чем 40 мин. Во время заката солнца активность прекращается во всех вариантах, за исключением варианта "освещение". Поэтому есть основания предположить, что основной сигнальный фактор в течение ВПГ⁴ – свет.

Сигнал, поданный преждевременно, не приводит к изменению активности, пока не наступит ВПГ. Так, в тех же опытах нагрев и свет включали в 3 ч ночи. Выход же жуков наблюдался примерно в то же время, как и в предыдущих опытах, т.е. около 5 ч 30 мин.

Может возникнуть сомнение, не связано ли отсутствие реакции во время покоя с их уходом глубоко в песок. Но в опытах, поставленных по аналогичной схеме с комнатными мухами, практически не использующими во время покоя укрытия, были получены очень похожие результаты (В.А.Зотов, С.А.Федосов, 1983). Правда, продолжительность ВПГ у мух гораздо больше, чем у чернотелок, поэтому ритм их активности гораздо лабильнее. В принципе, сумма продолжительностей ВПГ в течение суточного цикла может быть мерой эндогенности ритма – чем больше эта сумма, тем большую роль играют в ритме экзогенные воздействия, т.е. внешние факторы.

Рассматривая суточные ритмы самых различных насекомых, легко обнаружить, что реакция на сигнальный фактор у них также ограничена определенным временем суток. Чаще всего таким сигналом является определенный уровень освещенности, но иногда имеет значение и направление ее изменения. Так, в лаборатории можно вызвать роение комаров-дергунов утром только при повышении освещенности, а вечером – только при ее понижении. В другое время суток вызвать роение оказывается невозможным (J.Syrjamaki, 1968).

В начале интервала ВПГ сигнал вызывает относительно слабую и растянутую во времени реакцию. Ближе к концу ВПГ готовность высока и реакция отличается высоким уровнем и резкостью. ВПГ, очевидно, имеет большое экологическое значение. С одной стороны, благодаря нему организм сопротивляется случайному изменению условий, провоцирующему несвоевременную активность. С другой стороны, ВПГ позволяет организму подстроить ритм к конкретным условиям текущего дня (погоде, сезону)

Циркадианные ритмы

Если насекомое находится в термостате в постоянной темноте или при слабом постоянном освещении, его активность часто остается ритмичной как и при естественных условиях. Однако период такого ритма обычно несколько отклоняется от 24 ч. Такие проявляющиеся в постоянных условиях ритмы, период которых меняется в диапазоне примерно от 22 до 27 ч, называют *циркадианными* (околосуточными). Период циркадианного ритма индивидуален, но, как правило, закономерно изменяется в зависимости от уровня постоянной освещенности в опыте.

Попытаемся представить, как должны меняться параметры ритма в постоянных условиях, исходя из того, что сдвиги фазы ритма возможны только в течение ВПГ (В.Б.Чернышев, 1984).

Период ритма τ делится на два интервала: время активности α и время покоя ρ , т.е. $\alpha + \rho = \tau$. В конце каждого из этих интервалов времени возникает готовность к переходу в альтернативное состояние. Назовем интервал готовности в конце времени покоя – ВПГ1 и в конце времени активности – ВПГ2. Сигналы, стимулирующие начало активности и начало покоя, противоположны (так, для дневного насекомого стимул перехода к активности – свет, к покою – темнота).

Примем как аксиому, что интервалы времени от реального начала активности до наступления готовности к покою (только готовности, но не обязательно самого перехода!), а также от реального начала покоя до готовности к активности – постоянные величины. Назовем первый интервал времени – временем обязательной активности – ВОА, а второй – временем обязательного покоя – ВОП. Очевидно, что активность может продлеваться за счет запаздывания перехода к покою, т.е. за счет ВПГ2, а покой – за счет прибавления к ВОП времени ВПГ1. Таким образом, если α и ρ – реально наблюдаемые продолжительности активности и покоя, то:

$$\text{ВОА} < \alpha < \text{ВОА} + \text{ВПГ2}$$

$$\text{ВОП} < \rho < \text{ВОП} + \text{ВПГ1}.$$

Соответственно максимальный и минимальный периоды ритма, которые возможны на основе этой схемы, следующие:

$$\tau_{\max} = \text{ВОА} + \text{ВОП} + \text{ВПГ1} + \text{ВПГ2},$$

$$\tau_{\min} = \text{ВОА} + \text{ВОП}.$$

Если эта схема верна, то ритм не имеет какого-либо определенного собственного периода, а есть только строго определенный диапазон, в котором этот период может меняться в зависимости от условий. В таком случае ритм всегда является продуктом взаимодействия внутренних эндогенных процессов со средой и всегда включает в себя элемент реакции на среду, даже если она не меняется во времени. Эндогенный ритм без экзогенного компонента невозможен, как невозможно существование животного вне какой бы то ни было среды.

Представим себе, как должен меняться ритм в постоянных условиях в зависимости от уровня освещенности. Рассмотрим только контрастные ситуации: свет и темнота.

Если насекомое ведет дневной образ жизни, то свет будет способствовать его активности, а темнота – покою, т.е. свет будет стимулировать переход от покоя к активности в течение ВПГ1, а темнота – переход к покою в течение ВПГ2. Тогда при постоянном освещении после окончания времени обязательного покоя сразу же с наступлением ВПГ1 начнется активность. В конце же активности свет будет тормозить переход к покою вплоть до окончания ВПГ2. В итоге период ритма дневного насекомого в постоянном освещении равен:

$$\tau_{\text{пост.свет}} = \text{ВОП} + \text{ВОА} + \text{ВПГ2}.$$

Рассуждая подобным же образом, приходим к выводу, что период ритма в постоянной темноте равен:

$$\tau_{\text{пост.темн.}} = \text{ВОП} + \text{ВПГ1} + \text{ВОА}.$$

Если продолжительность ВПГ1 и ВПГ2 одинакова, то период циркадианного ритма не будет зависеть от уровня освещенности в опыте, хотя и не обязательно будет равен 24 ч. Обычно же эти ВПГ различны, соответственно период циркадианного ритма зависит от уровня постоянной освещенности. Чаще ВПГ1 больше ВПГ2, поэтому у дневных насекомых с повышением уровня постоянной освещенности в опыте период циркадианного ритма обычно укорачивается.

Для ночного насекомого будут справедливы те же рассуждения, но так как для его активности более благоприятна темнота, необходимо время активности и время покоя поменять местами. Сигналом, регулирующим ритм, может, конечно, служить не только свет, но и температура.

При рассмотрении изменений ритма реальных насекомых в постоянных условиях картина может усложняться за счет взаимодействия пиков активности в течение суток. Так, у упомянутых выше жуков–чернотелок имеются два пика активности – утренний и вечерний (В.А.Зотов, 1983), которые влияют друг на друга.

4. СЕЗОННЫЕ РИТМЫ

Согласование жизнедеятельности насекомых с сезоном

В умеренной зоне в зимнее время активность насекомых, за редкими исключениями, оказывается невозможной из-за низких температур, опасности замерзнуть. Кроме того, зимой большинство насекомых–фитофагов и хищников не может найти себе пищу. Но и в тропических и субтропических районах сезонность может быть тоже резко выражена. Здесь неблагоприятно для насекомых сухое и жаркое время года.

Сезонность в жизни насекомых часто связана с жизнью растений. Например, появление многих листогрызущих гусениц и тлей четко синхронизовано с весенним распусканием листьев. Если эти насекомые появятся раньше, они погибнут от голода, если позже, – они не смогут воспользоваться молодой и наиболее питательной листвой. Очень четко сезонность выражена у насекомых, питающихся растениями–эфемерами или на цветах в засушливой зоне, где цветение очень непродолжительно. Помимо этого, сезонность может иметь большое значение для репродуктивной изоляции близких видов и снижать межвидовую конкуренцию.

Насекомые приспосабливаются к сезонным изменениям среды разными способами. Во-первых, они могут на неблагоприятное время мигрировать в другую климатическую зону. Во-вторых, они могут зарыться глубоко в почву, где сезонные изменения условий почти отсутствуют. К зимовке или летней засухе часто приспособлена именно та стадия, которая проходит в почве (например, кубышки с яйцами саранчовых, куколки и предкуколки бабочек и других насекомых). В-третьих, насекомые могут выработать повышенную устойчивость к неблагоприятным воздействиям, прежде всего к низким температурам. Эта устойчивость может быть либо постоянной, либо приуроченной к определенной стадии развития и определенному сезону.

Наиболее наглядный способ изложения фенологии того или иного вида – это составление фонограмм (Б.В.Добровольский, 1969), в которых по графам, соответствующим декадам сезона, с помощью условных значков отображается наличие тех или иных стадий развития данного насекомого.

Сезонные миграции насекомых

Известно сравнительно немного примеров дальних миграций насекомых, связанных с сезоном. Дело в том, что насекомые мигрируют в основном с воздушными потоками, т.е. ветром. Миграции способствуют расселению насекомых, но редко бывают направленными. Возможность противостоять ветру и лететь в определенном направлении может быть только у крупных и хорошо летающих насекомых. Мелкие же и плохо летающие могут перемещаться в нужном направлении только небольшими перелетами и непосредственно над покровом растительности, где ветер слабее. Такое перемещение относительно мало эффективно и не дает им возможности мигрировать на большие расстояния.

Увеличение миграционной активности часто связано с недостатком пищи, а также витамина "Е" в питании, который необходим для созревания половых продуктов. Отметим, что даже при случайном направлении перелетов такая миграция, если она достаточно продолжительна, может обеспечить выживание вида с последовательным ежегодным заселением новыми поколениями тех районов, где переживание в неблагоприятный сезон невозможно.

Существенно облегчает миграцию наличие зрительных ориентиров, например темной полосы края леса или очертаний гор. Так, относительно небольшие сезонные перелеты совершают некоторые божьи коровки, которые откочевывают осенью в горные или возвышенные участки местности, где иногда образуют большие скопления. Даже высотное здание Московского университета, по-видимому, может служить центром притяжения для таких миграций. В Калифорнии коровки *Hippodamia convergens*, обитающие весной в долинах, где в это время много корма, с июня улетают в каньоны Сьерра-Невады, где прохладнее, сохраняется летом много растительности и можно найти тлей (К.С.Нэген, 1962).

Наиболее поразительны сезонные тысячекилометровые миграции бабочки-монарха *Danaus plexippus* L. Летом этих бабочек можно найти на американском континенте вплоть до Южной Канады, где они успешно размножаются, давая за лето ряд поколений. Однако эти бабочки не могут пережить холодную зиму. Каждую осень громадные стаи бабочек, подобно птицам, летят на юг до Мексики или еще дальше, где в количестве от нескольких тысяч до миллионов особей скапливаются на отдельных деревьях. В это время имеет место задержка развития половых продуктов (репродуктивная диапауза). Однако уже в феврале бабочки спариваются и начинают обратный перелет на север (М.Д.Таубер et al., 1986). Осенняя миграция в южном направлении, но не столь дальняя, наблюдалась и у ряда других бабочек и даже клопов.

Сезонный покой

Во время неблагоприятного сезона насекомые прекращают свою активность и, как правило, не размножаются. Это происходит не только потому, что при низкой температуре насекомые не могут двигаться, так как состояние покоя может быть и летним. Насекомому необходимо дожить до конца неблагоприятного сезона, что невозможно без экономии энергетических ресурсов и воды. Соответственно жизненные циклы насекомых помимо активной жизнедеятельности (роста, развития, питания, размножения, миграций) могут включать в себя при необходимости и временное состояние сезонного покоя.

Сезонный покой может быть двух типов: экзогенный и эндогенный (криптобиоз) (Р.С.Ушатинская, 1990). В первом случае насекомое прекращает свою активность под непосредственным воздействием высоких или низких температур, а также, например при пересыхании водоема, в котором оно обитает. Во втором – насекомое на основе восприятия сигнальных изменений внешней среды заранее приспосабливается к неблагоприятным условиям, подгоняя к этому времени определенную стадию развития и осуществляя определенную физиологическую перестройку организма.

Экзогенный покой типичен для насекомых южного происхождения, таких, как, например, луговая (*Mythimna unipuncta* Нв.) и малая наземная (*Laphygma exigua* Нв.) совки. Обитание этих бабочек в умеренной зоне, по-видимому, связано с их высокой миграционной способностью. Экзогенный покой имеет место также у ряда тлей, способных перезимовывать на любой стадии развития. Он возможен и у некоторых арктических насекомых, где низкие температуры могут быть в любое время года и устойчивость к ним должна быть "хронической". В случае экзогенного покоя насекомые приходят в активное состояние сразу же после окончания неблагоприятного воздействия, что особенно важно в арктической обстановке.

Гораздо чаще у насекомых наблюдается предварительная подготовка к неблагоприятным условиям и соответственно эндогенный покой. В этом случае насекомому необходимо прежде всего согласовать свое развитие с сезонностью таким образом, чтобы на неблагоприятный сезон пришлась стадия с наибольшей устойчивостью. Это достигается при

помощи так называемых количественных реакций, прежде всего ускорения или замедления развития отдельных стадий. Насекомое должно также уловить изменения внешней среды, предшествующие неблагоприятному сезону, и, восприняв эти сигналы, изменить свое поведение так, чтобы заранее найти место, где легче всего перенести неблагоприятные условия, накопить запас резервных веществ в теле и, наконец, перестроить свои физиологические процессы таким образом, чтобы организм был максимально устойчив к неблагоприятным воздействиям.

Диapaуза

Как уже отмечалось выше, ряд насекомых, особенно примитивных, способен переносить замораживание или высушивание и сохранять при этом жизнеспособность. Большинство же насекомых приурочивает к неблагоприятному сезону особое физиологическое состояние – *диapaузу*. Насекомые в состоянии *диapaузы* устойчивы не только к холоду, но и ко многим другим неблагоприятным воздействиям (С.И.Черныш, 1990). *Диapaуза* – не обязательно является приспособлением к сезонности, но может возникать, например, при повышенной плотности популяции.

Наиболее характерной для любой *диapaузы* является приостановка или существенное замедление развития либо самого насекомого, либо его гонад, если *диapaузирует* имаго. *Диapaузирующие* насекомые не питаются или питаются очень редко, их спаривание никогда не наблюдается. Отметим, что остановка морфогенеза и снижение уровня обменных процессов не означают, что во время *диapaузы* не происходит вообще никаких физиологических процессов. Иногда говорят даже о *диapaузном* развитии или о процессе изживания *диapaузы*.

Очевидно, что у тропических и некоторых субтропических видов *диapaуза* может вообще отсутствовать. Если растение пригодно для питания фитофагов не круглогодично, насекомые на неблагоприятное время переходят на другие, иногда менее подходящие для них растения. Даже на севере Англии развитие и размножение некоторых видов дрозофил может проходить круглогодично, хотя зимой развитие замедлено и увеличивается объем жирового тела.

Тем не менее *диapaуза* нередко наблюдается и у тропических видов. В этом случае задержка развития может быть довольно кратковременной по сравнению с умеренными широтами. Не ясен вопрос о сезонности у арктических насекомых. Активная жизнь насекомых в Арктике может длиться немногим более одного месяца, но и там наблюдается чередование видов насекомых в течение сезона. Большинство арктических насекомых на протяжении своей жизни зимуют неоднократно, но неизвестно, всегда ли зимующая стадия находится в состоянии *диapaузы*.

Диapaуза может быть эмбриональной, личиночной, пронимфальной, куколочной или имагинальной. Нет определенной связи между стадией развития, на которой наблюдается *диapaуза*, и систематическим положением насекомого. Так, эмбриональная *диapaуза* часто встречается у саранчовых и некоторых бабочек, в том числе у тутового *Bombyx mori* L. и японского (*Antheraea jamamai*) шелкопрядов. Однако у дубового шелкопряда *Antheraea pernyi* *диapaузируют* куколки.

Личиночная *диapaуза* типична для многих бабочек (боярышница, златогузка, сосновый шелкопряд), а также для многих мух. Пронимфальная *диapaуза* возможна у бабочек (кукурузный мотылек) и у многих пилильщиков. Имагинальная *диapaуза* типична для многих жуков, комаров, например малярийного, некоторых бабочек, особенно булавоусых. Есть и такие виды, у которых в зависимости от конкретных условий и прежде всего климата *диapaуза* может быть приурочена к разным стадиям развития.

В принципе насекомое *диapaузирует* именно на той стадии, которая по своему образу жизни или плотности покровов наиболее защищена от внешних воздействий. Так, очень распространена *диapaуза* яиц и куколок, особенно если они находятся в почве или подстилке. *Диapaуза* личинок наблюдается обычно в том случае, если они обитают в почве,

или же внутри животных или растительных тканей. Имаго жуков с их жесткими покровами диапаузируют в связи со своей способностью уходить в глубокие укрытия.

У моновольтинных видов диапауза включается как необходимый этап развития, у поливольтинных же диапауза имеет место только у тех генераций, которые попадают на неблагоприятное время года. Правда, многие виды, моновольтинные в северной части своего ареала, становятся поливольтинными в южной.

В случае же длительного развития диапауза неоднократно включается в жизненный цикл. Так, у таракана *Ectobius lapponicus* L. в первую зиму диапаузирует яйцо, а во вторую – обычно личинка IV возраста (V.K.Brown, 1973). Довольно часто диапауза наблюдается в пределах одного цикла и зимой, и летом. Например, у одного из видов комаров *Aedes* летом диапаузируют яйца, а зимой личинки (R.G.Jordan, 1980). У некоторых бабочек–парусников летняя диапауза переходит в зимнюю и активное развитие имеет место только весной. Долгоживущие имаго могут диапаузировать многократно на протяжении своей жизни.

Ряд примеров, показывающих разнообразное включение диапаузы в жизненные циклы, приводит в своей монографии В. А.Заславский (1984). Самый простой здесь случай – когда диапауза развивается у поливольтинного вида, в поколении, приходящемся на конец лета или начало осени. Иногда же диапауза наблюдается и зимой, и летом, причем соответственно развитие одного поколения происходит весной, а другого – осенью. У моновольтинных видов диапауза может включаться как обязательный этап или только в зимнее время, или дважды на протяжении цикла развития – зимой и летом.

Индукция диапаузы внешними факторами

Наиболее распространенный случай – факультативная диапауза, возникающая перед наступлением неблагоприятного сезона. Лишь у некоторых моновольтинных видов диапауза становится облигатной и ее наступление не зависит от условий. Устойчивость к неблагоприятным условиям различна на разных стадиях развития, поэтому виду с факультативной диапаузой необходимо подогнать свое развитие к сезону таким образом, чтобы диапаузирующая стадия совпала во времени с неблагоприятными условиями.

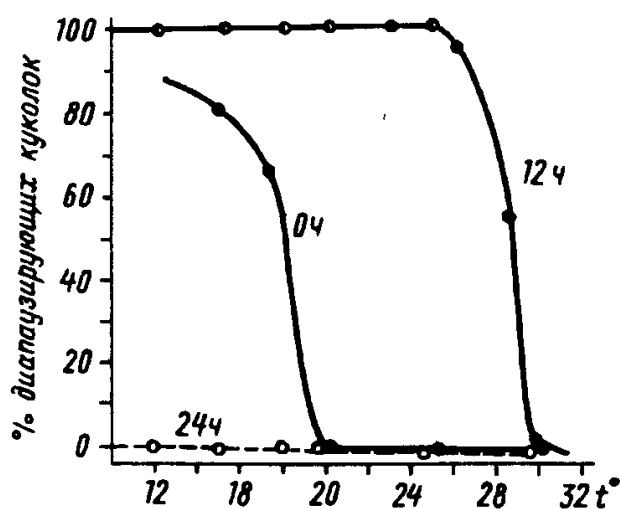
Вполне логично было бы предположить, что основным фактором, контролирующим наступление диапаузы, является температура. Действительно, каждый сезон характеризуется своим уровнем температуры, а экспериментальные данные показывают, что есть определенная связь между уровнем температуры и наступлением диапаузы. Заметим, однако, что из года в год сезонный ход температуры несколько различен, а за теплой погодой может последовать резкое похолодание.

Другой возможный фактор, индуцирующий диапаузу, – это качество пищи. Так, мальвовая моль *Gelechia malvella* Hb. при питании молодыми завязями, цветами и листьями развивается без диапаузы, если же употребляет в пищу зрелые семена растений – всегда диапаузирует. Однако, диапауза имеет место в жизни очень многих насекомых, в том числе и тех, которые не питаются растительной пищей.

В 1920 г. американцы – химик В.Гарнер и физиолог растений Х.Аллард – опубликовали статью, ставшую важнейшим этапом в истории биологии. Они впервые показали, что организм способен реагировать на длину светового дня, изменяя в зависимости от нее характер своего развития. Перед исследователями была поставлена задача, которую мы назвали бы сейчас узко прикладной: почему один перспективный сорт табака, независимо от срока его посева, на севере США зацветает настолько поздно, что наступающие морозы убивают его семена. Исследователи перебрали все возможные варианты экспериментов, среди которых, конечно, температура стояла на первом месте, а длина светового дня – на одном из последних. Однако, оказалось, что если эти растения, выращиваемые при длинном летнем световом дне севера США, затенять, начиная с–16 ч дня, то они рано цветут и дают семена в летнее время, даже если стоит холодная погода. Гарнер и Аллард провели подобные эксперименты и с другими растениями и четко показали, что этапы развития растения определяются длиной светового дня.

Спустя три года вышла работа (S.Marcovitch, 1923), показавшая, что формообразование у тлей также определяется фотопериодом. Позже было обнаружено (М.Когуре, 1933), что эмбриональная диапауза у тутового шелкопряда определяется длиной светового дня, при которой развиваются яйца родительского поколения. В 1941 г. доцент кафедры энтомологии Московского университета Н.С.Андреанова нашла, что куколочная диапауза у китайского дубового шелкопряда *Antheraea pernyi* Guer. диктуется длиной светового дня, при которой выращиваются гусеницы.

И только, начиная с 50-х гг. нашего века, стало лавинообразно увеличиваться количество работ, описывающих фотопериодическую реакцию самых разнообразных насекомых. Здесь немалую роль сыграла школа, созданная заведующим кафедрой Ленинградского университета А.С.Данилевским (1961). В принципе, такого влияния светового дня на насекомых и следовало ожидать, поскольку длина светового дня зависит от астрономических причин и является самым точным и надежным сигналом, показывающим наступление того или иного сезона.



Влияние же других факторов обычно накладывается на фотопериодическую реакцию и ее модифицирует. Так, на рис.8 показана зависимость доли диапаузирующих куколок бабочки капустницы от температуры при разной длине светового дня. Можно видеть, что постоянный свет препятствует диапаузе при любой температуре. При 12-часовом световом дне низкая температура стимулирует появление диапаузы, высокая же полностью ее устраняет. В постоянной же темноте (фотопериод равен нулю) кривая почти такая же, как при 12-часовом фотопериоде, но существенно смещенная в сторону более низких температур.

Рис.8. Зависимость доли куколок белянки *Pieris brassicae* L. в состоянии диапаузы от температуры и длины светового дня (по А. С.Данилевскому, 1961): 24 ч – постоянное освещение, 12 ч – короткий фотопериод, 0 ч – постоянная темнота

Таким образом, температура – важный фактор в индукции диапаузы, проявляющийся на фоне фотопериодизма. Возможны и случаи, как, например, у наездника-яйцеда *Trichogramma pintoii* Voegelé., когда реакция на температуру более выражена, чем на фотопериод. Особенно важную роль играет температура в становлении диапаузы у таких объектов, которые обитают глубоко в почве или в древесине, куда практически не проникает свет.

Питание также существенно сказывается на становлении диапаузы, модифицируя влияние фотопериода. Так, у златоглазки *Chrysopa cornea* St. короткий световой день индуцирует диапаузу. Однако даже и при длинном световом дне недостаток тлей, которыми они питаются, приводит к проявлению диапаузы у 60–80% особей (M.J.Tauber et al., 1984). Аналогичным образом недостаток тлей в летнее время индуцирует диапаузу (эстивацию) у божьих коровок. Перед наступлением эстивации, как и перед зимней диапаузой, резко возрастает стремление этих жуков к миграциям (В.П.Семьянов, 1986). Как отмечалось выше, у фитофагов диапауза очень часто связана с изменениями биохимического состава растений в течение сезона (рис.9). В целом изменение пищи или ее недостаток чаще влияют на субтропических и тропических насекомых, где сезонные изменения светового дня не столь значительны.

Большую роль в регуляции диапаузы может играть содержание влаги в пище и в окружающем субстрате. Так, диапауза яиц многих саранчовых продолжается до тех пор, пока не выпадет дождь. Подобная регуляция синхронизует выход личинок с появлением свежей растительности. Для начала эмбриогенеза у комаров *Aedes* также необходимо увлажнение. Известно, что самки этих комаров откладывают яйца по краям пересыхающих луж. Иногда наличием влаги определяется не диапауза, которая индуцируется фотопериодом, а возможность развития после диапаузы, как имеет место у лугового мотылька *Loxostege sticticalis* L.

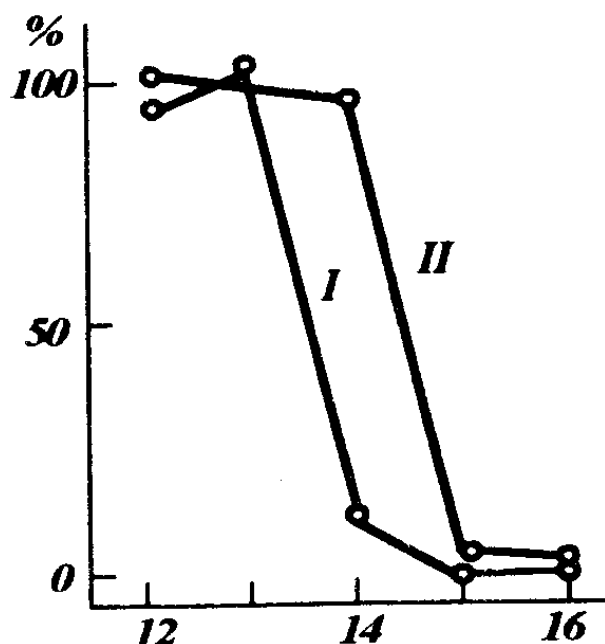


Рис.9. Фотопериодическая реакция хлопковой совки

Helicoverpa armigera (Hubner) при питании гусениц разным кормом: / – коробочками хлопчатника, // – листьями хлопчатника. Ось абсцисс – фотопериод в ч, ось ординат – доля куколок в состоянии диапаузы (по Н.И.Горышину, 1958)

Еще один важный фактор, способный сам по себе вызвать диапаузу, – это плотность популяции. Обычно высокая плотность способствует появлению диапаузы. Так, у насекомых – вредителей запасов (*Ephestia cautella* Wlk., *Plodia interpunctella* Hb.) скопление личинок, обычно возникающее при недостатке питания, приводит к их диапаузе, а в результате – к длительному сохранению популяции (Н.Тсуji, 1963). Интересно, что у жуков–кожеедов *Trogoderma variabile* Ball, имеет место противоположный эффект. Личинки этого вида могут развиваться только в группах, у одиночных же личинок возникает диапауза (А.Еlbert, 1979). Эффекты, связанные с плотностью популяции, а также с влажностью, далеко не всегда совпадают с определенным сезоном. Следовательно, диапауза – приспособление к любым неблагоприятным условиям, а не только к их сезонной смене.

Сигналы, индуцирующие диапаузу, могут быть различными даже у разных географических популяций одного и того же вида. Так, хлопковая моль *Pectinophora gossypiella* Saund., живущая в северной части своего ареала, реагирует на фотопериод, а в более южных районах – на температуру и качество пищи. Однако слабая реакция на фотопериод сохраняется и у популяций, обитающих около экватора (А.К.Райна and oth., 1981).

Фотопериодическая реакция (ФПР)

Фотопериодическая реакция – это реакция организма на длину светового дня в суточном цикле. Длина светового дня равна интервалу времени между моментами, когда освещенность становится выше пороговой и когда она падает ниже этого порога. Пороговая освещенность очень невелика, около 0,1 лк, что является типично сумеречной освещенностью. Наступление этого уровня строго приурочено к определенному времени и очень мало изменяется из-за облачности. Таким образом, для насекомого длина светового дня почти не зависит от погоды. Очень важно для точного измерения времени также и то, что ФПР, за редкими исключениями, не связана с реальным уровнем освещенности в течение светового дня. Помимо реакции на абсолютную длину светового дня во многих случаях имеет значение также и возрастание или уменьшение длины дня, на чем мы остановимся несколько позже.

Кривые ФПР показывают процент диапаузирующих особей в зависимости от длины фотопериода. Обычно рассматривается альтернатива: диапауза индуцирована – диапауза отсутствует. Оговорим, однако, что во многих случаях фотопериод влияет не только на саму

индукцию, но и на длительность диапаузы (златоглазка *Chrysopa cornea* St., бабочка-медведица *Spilarctia imparilis*, муха *Calliphora vicina* R.D.). Чаще всего переход от фотопериодов, индуцирующих диапаузу, к не индуцирующим довольно резок – в пределах одного часа. В отдельных же случаях, как у некоторых малярийных комаров рода *Anopheles* этот переход является очень постепенным (Е.Б.Виноградова, 1960). Такая генетическая изменчивость ФПР приводит к своеобразному расслоению популяции, т.е. к появлению дополнительных поколений. В случае благоприятной осени эти дополнительные поколения увеличивают численность популяции, в неблагоприятные же годы эти комары погибают, но остаются, как основа, диапаузирующие линии с меньшим числом поколений за год. Итак, ширина переходной зоны кривой ФПР отражает неоднородность в реакциях насекомых одной популяции на фотопериод. Фотопериод, индуцирующий диапаузу у 50% особей называют *критической длиной светового дня*.

Возможны два типа ФПР: *длиннодневная* реакция и *короткодневная* (рис. 10 и 11). В первом случае при длинном световом дне имеет место развитие, а при коротком оно сменяется диапаузой. Длиннодневная ФПР типична для многих поливольтинных видов, имеющих факультативную диапаузу, например, колорадского жука, бабочки-капустницы, щавелевой совки. Этот тип реакции кажется наиболее логичным: сокращение длины светового дня – предупреждение о приближении осенних и зимних холодов. Но диапауза жизненно необходима насекомому и при летнем покое (эстивации). В этом случае именно длинные фотопериоды должны стимулировать ее наступление.

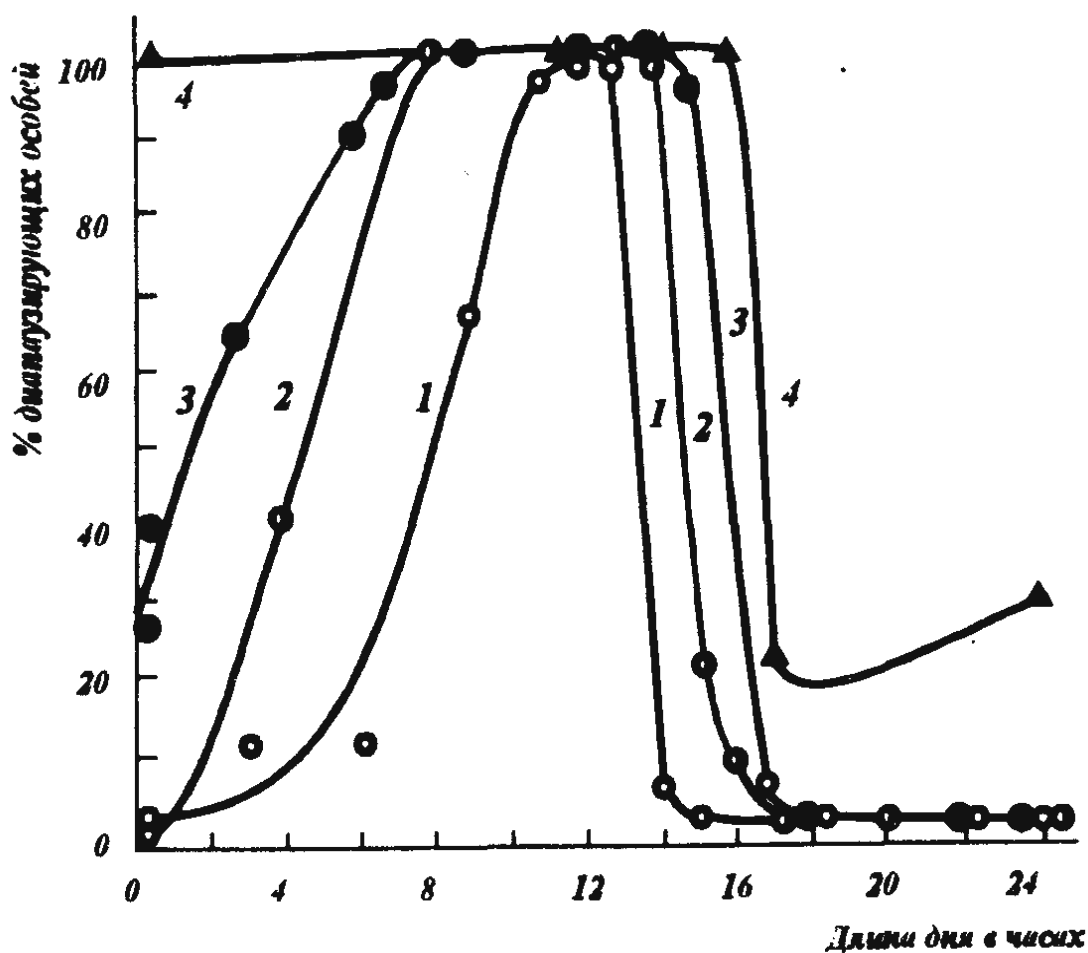


Рис.10. Длиннодневная фотопериодическая реакция насекомых. 1 – листовертка *Laspeyresia molesta* Busck. при 24° С; 2 – белянка *Fieris brassicae* L. при 24° С; 3 – щавелевая совка *Acronycta rumicis* L. при 26° С; 4 – колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say. при 24° С (по А.С.Данилевскому, 1961)

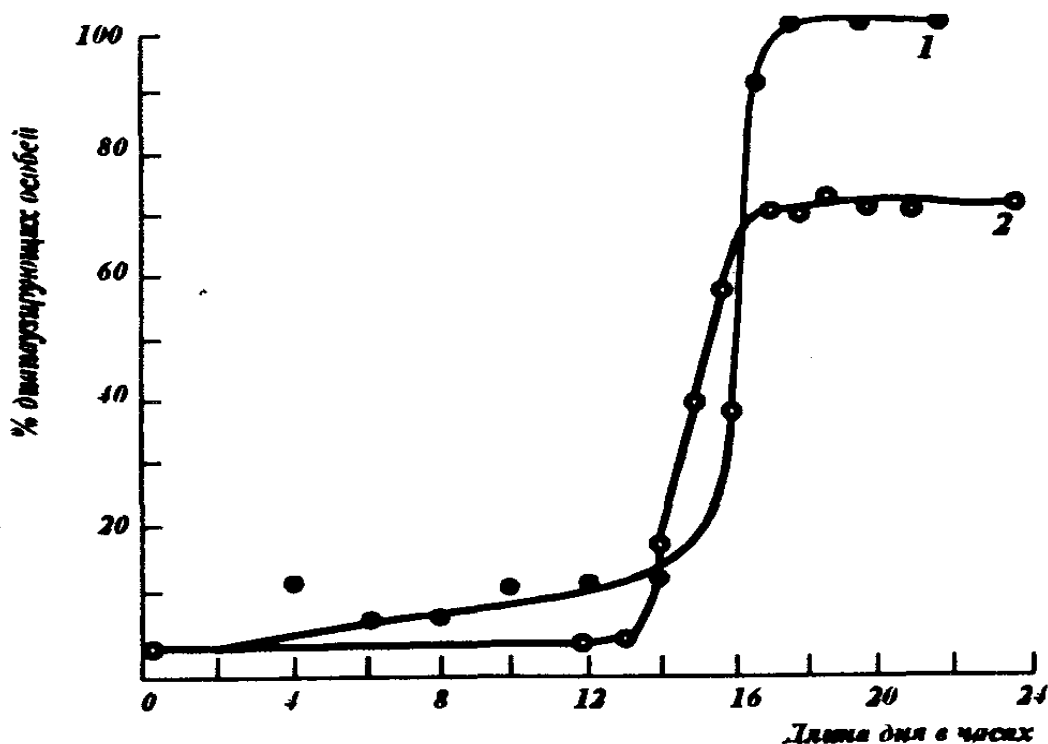


Рис.11. Короткодневная фотопериодическая реакция насекомых 1—цикадка *Stenocranus minutes* F. при 20°C, 2 – тутовый шелкопряд *Bombyx mori* L. при 15° С (А.С. Данилевскому, 1961)

Кроме того, реакция на фотопериод совсем не обязательно должна проявляться на следующей стадии и может быть оттянута до следующего поколения. В таких случаях у насекомых наблюдается короткодневный тип реакции, когда короткий световой день стимулирует развитие, а длинный – индуцирует диапаузу. Он более типичен для видов, обитающих к югу от умеренной зоны.

Возможно и сочетание длинно– и короткодневной реакции, так называемый промежуточный тип ФПР, когда развитие может протекать лишь в сравнительно узком диапазоне фотопериодов. Такая ФПР наблюдается, например, у бабочки–желтогузки *Euproctis similis* Fuessly.

Описанные выше кривые фотопериодической реакции были получены в лаборатории при не меняющихся на протяжении развития насекомого фотопериодах. Искусственность таких опытов очевидна, так как в природе длина светового дня никогда не бывает стабильной, но всегда либо увеличивается, либо уменьшается. Показано, однако, что у многих насекомых эти постепенные изменения фотопериода, пока они не доходят до критической длины, не играют никакой роли в индукции диапаузы (Т.А.Волкович, 1986). Но у ряда насекомых ФПР существенно меняется в зависимости от направления изменений фотопериода. Такую реакцию на изменение длины дня называют *ступенчатой*. Наиболее распространен короткодневно–длиннодневный тип этой реакции, когда увеличение длины светового дня способствует развитию, а уменьшение – диапаузе. Такая ступенчатая реакция обычно совпадает с длиннодневной реакцией на: константный фотопериод и возможна у активных летом насекомых.

В некоторых случаях реакция на константный фотопериод вообще практически отсутствует. Яркий пример подобной реакции дают божьи коровки *Chilocorus bipustulatus* L. (В.А.Заславский, 1984). При константных фотопериодах у этих жуков обнаруживается лишь очень слабо выраженная промежуточная реакция (рис.12). Жуки диапаузируют практически при любой длине светового дня. Если же этих жуков поместить в камеру с коротким световым днем (9 ч), а затем переносить в разные тоже константные световые режимы, то окажется, что при фотопериодах меньше 16 ч диапауза будет продолжаться, а при фотопериодах больше 16 ч она будет устранена (рис. 13).

Длиннодневнo–короткодневный тип ступенчатой реакции характеризуется активным развитием при уменьшении длины светового дня. Такой тип реакции встречается у насекомых с летней диапаузой и осенним развитием.

У одного и того же насекомого возможно сочетание обоих типов ступенчатых реакций. Так, капустная совка *Mamestra brassicae* L. в Японии имеет и зимнюю, и летнюю диапаузу. При переносе гусениц из камеры с 12–часовым фотопериодом в 16–часовой возникает летняя куколочная диапауза, а при обратном изменении от 16 ч к 12 имеет место зимняя диапауза (S.Yagi, 1975). В отличие от коровки *Chilocorus*, у которой при стабильном фотопериоде практически все особи диапаузируют, у японской популяции капустной совки при 14–часовом стабильном фотопериоде развитие протекает без диапаузы.

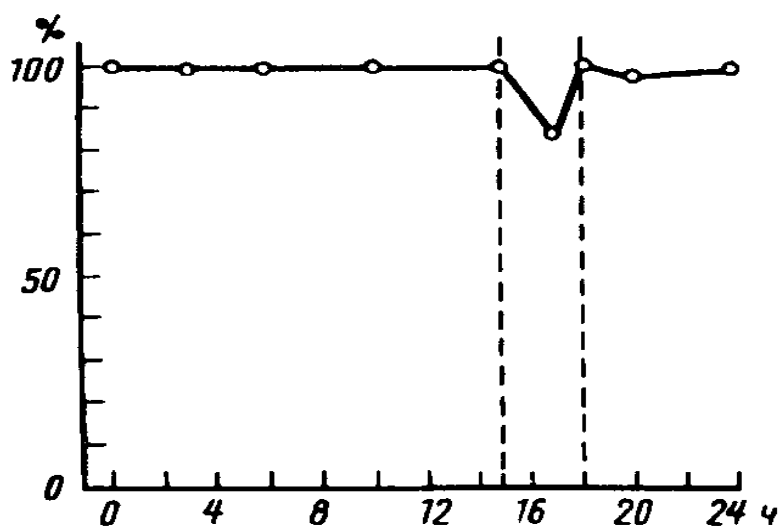


Рис.12. Фотопериодическая реакция божьей коровки *Chilocorus bipustulatus* L. на константные фотопериоды. Ось ординат – процент особей в состоянии диапаузы (по В.А.Заславскому, 1984)

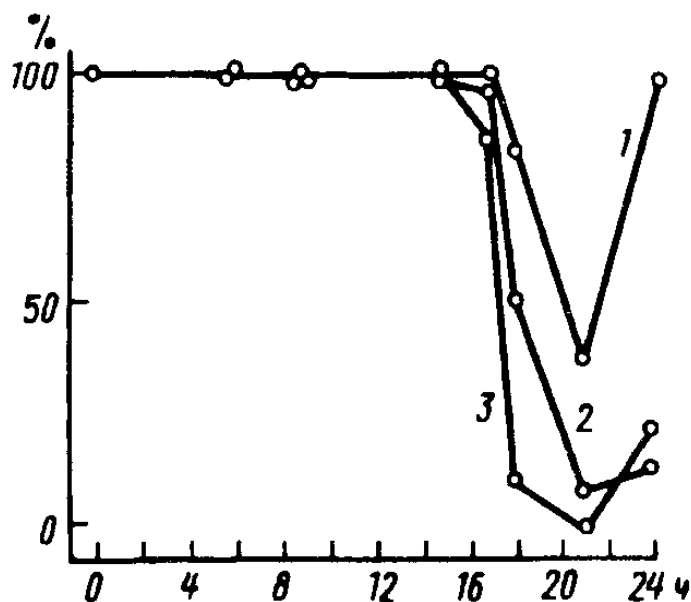


Рис.13. Двухступенчатая фотопериодическая реакция божьей коровки *Chilocorus bipustulatus* L. Ось ординат – процент особей в состоянии диапаузы 1– предварительное нахождение жуков в постоянной темноте, 2 – то же при предварительном фотопериоде 6 ч, 3 – то же при предварительном фотопериоде 9 ч (по В.А.Заславскому, 1984)

Как уже отмечалось выше, ступенчатые реакции могут влиять на наступление диапаузы даже при изменении фотопериода в пределах зон выше или ниже критического порога. Так,

у златоглазки *Chrysopa cornea* St. фотопериоды 14 и 18 ч – выше порога. Однако резкий переход от 18–часового фотопериода к 14–часовому индуцирует диапаузу у 29% особей (М.И.Таубер et al., 1984). Обратная картина наблюдается у луковой мухи *Hylemia antiqua* Mg. Здесь увеличение фотопериода в зоне ниже критической снижает процент диапаузирующих особей, укорочение же фотопериода в зоне выше критической не влияет на уровень диапаузы (Е.Б.Виноградова, 1978).

Стадия развития, чувствительная к фотопериоду

Чувствительность к фотопериоду чаще всего проявляется на стадии, предшествующей диапаузе. Так, диапауза на стадии куколки обычно индуцируется в зависимости от режима, в котором были выращены гусеницы. Диапауза у имаго часто определяется фотопериодическими условиями, в которых находилась куколка, но иногда условиями содержания личинок. Чувствительность к фотопериоду может долго сохраняться у имаго насекомых, живущих несколько лет, например у жужелиц, и диапауза у них может повторяться многократно.

Сложнее вопрос об индукции эмбриональной диапаузы. У тутового шелкопряда, например, яйца диапаузируют в том случае, если яйца и гусеницы первых возрастов родительского поколения развивались при длинном световом дне. У тлей диапауза яиц может определяться теми фотопериодическими условиями, в которых находилось поколение "бабушек".

В тех случаях, когда фотопериодические и температурные воздействия не отражаются на развитии самой особи, но изменяют реакцию дочернего поколения, такой эффект называют *материнским влиянием*. При этом возможны все варианты: от жесткой зависимости от условий, в которых содержалось родительское поколение, как у тутового шелкопряда, до сравнительно небольшой модификации ФПР дочернего поколения.

Материнское влияние возможно и при температурном управлении диапаузой. Так, у трихограммы *Trichogramma pinto* Voegelé, чем выше температура, при которой развивалось родительское поколение, тем ниже склонность к диапаузе у дочернего. У *Trichogramma evanescens* Westw., наоборот, высокая температура способствует появлению диапаузы в дочернем поколении.

Конечно, не всегда можно отличить материнское влияние от воздействия фактора на развивающийся эмбрион яйца, которое еще находится в теле матери. Если у мясных мух Calliphoridae имеет место материнское влияние (Т.П.Богданова и др., 1978; Е.Б.Виноградова, 1984,1991), то у мух семейства Sarcophagidae удается показать восприятие фотопериодической информации сквозь покровы тела матери непосредственно самим эмбрионом (Е.Б.Виноградова, 1978).

Продолжительность времени, в течение которого организм насекомого чувствителен к факторам, индуцирующим диапаузу, различна у разных насекомых и меняется от нескольких дней в течение жизненного цикла (комары рода *Aedes*) до всего цикла развития (муравьиный лев *Myrmeleon formicarius* L.). В ряде случаев чувствительность к фотопериоду сохраняется и после наступления диапаузы и увеличивает ее длительность. Так, чувствительность гусениц *Ostrinia nubilalis* Hb. к фотопериоду исчезает только к середине декабря, т.е. к тому времени, когда наступает устойчивое похолодание. Известны также факты длительного поддержания летней диапаузы длинным световым днем. Подробнее на вопросах о поддержании и прекращении диапаузы мы остановимся в следующих разделах.

Для получения определенного фотопериодического эффекта совсем не обязательно, чтобы насекомое воспринимало один и тот же фотопериод в течение всего интервала времени, когда оно к нему чувствительно. Так, для индукции диапаузы у капустной совки *Mamestra brassicae* L. достаточно воспринять всего 14–15 коротких фотопериодов (критический пакет фотопериодической информации – В.П.Тищенко, 1977). Остальные же фотопериоды могут быть как угодно длинными. Однако, например, у щавелевой совки *Acronycta rumicis* L. наступление диапаузы определяется конечным режимом, в котором находились гусеницы этого вида, чувствительные к фотопериоду.

Фотопериодическая реакция и температура

В предыдущих разделах мы уже останавливались на некоторых примерах взаимодействия ФПР и температуры. У большинства насекомых с длиннодневным типом фотопериодической реакции повышение температуры приводит к уменьшению критического фотопериода и устранению диапаузы (рис. 14). На каждые 5° критический фотопериод сдвигается на 1–1,5 ч, что соответствует естественным изменениям фотопериода за 2–4 недели. В результате увеличивается срок, в течение которого возможно развитие насекомого. При температурах, близких к сублетальным, развитие идет практически всегда без диапаузы. Такая зависимая от температуры лабильность ФПР дает возможность некоторым видам проникать из умеренной зоны в субтропическую, где фотопериод всегда непродолжителен. Наоборот, "усиление" ФПР при низкой температуре способствует сохранению вида при необычно раннем наступлении осени.

У видов с короткодневной ФПР, как и следует ожидать, реакция на температуру противоположна и высокая температура способствует наступлению диапаузы.

Возможны и другие варианты воздействия температуры на ФПР. Так, у восточной плодожорки *Grapholitha molesta* Busck. и хлопковой совки *Helicoverpa armigera* (Hubner) диапауза может быть вызвана коротким фотопериодом только в диапазоне температур 20 – 25° . Такая связь индукции диапаузы с довольно высокой температурой скорее всего объясняется южным происхождением этих видов. Наоборот, у бабочки-медведицы *Spirosoma menthastri* Esp. развитие без диапаузы, зависящее также от ФПР, возможно только в пределах температур 20 – 27° .

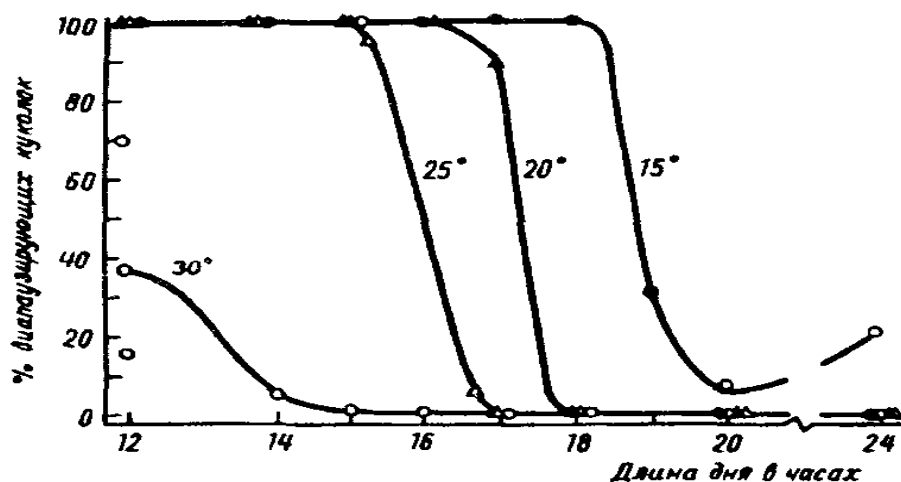


Рис.14. Зависимость критической длины светового дня у щавелевой совки *Acronycta rumicis* L. от температуры, при которой происходило развитие гусениц (по А.С.Данилевскому, 1961)

Итак, ФПР обычно имеет место в диапазоне температур, оптимальных для роста и развития. В некоторых случаях, однако, ФПР представляется совсем не связанной с уровнем температуры. С другой стороны, известен ряд видов, у которых наступление диапаузы определяется прежде всего температурой. Подобное влияние температуры четко выражено у таких объектов, как, например, живущие в почве личинки некоторых пластинчатоусых жуков, у находящихся в почве яиц саранчовых. К числу таких насекомых относятся также обитающие в древесине или под корой личинки жуков, некоторые вредители запасов, например гусеницы бабочки *Plodia interpunctella* Нб., а также ряд тропических видов насекомых.

Как и в случае с фотопериодом, на развитие может влиять не только сам уровень температуры, но и направление ее изменений. Так, повышение температуры уменьшает процент диапаузирующих личинок мух *Sarcophaga* и *Calliphora*. Понижение температуры в сочетании с уменьшением длины светового дня резко увеличивает склонность куколок бабочки *Heliothis zea* к диапаузе.

Суточный ход температуры может также влиять на сезонное развитие. Так, стеблевой кукурузный мотылек *Ostrinia nubilalis* Нб. на 100% диапаузирует при коротком фотопериоде и постоянной температуре, а также при температурном цикле 31° днем и 21° ночью. Если же

цикл температуры инвертирован (31° ночью и 21° днем), то доля диапаузирующих особей резко падает, при любом фотопериоде (S.Beck, 1962). Следовательно, индукция диапаузы зависит от уровня температуры в ночное время.

При содержании насекомых в постоянной темноте продолжительность теплого периода в течение суток может играть роль, аналогичную фотопериоду. Здесь кривая индукции диапаузы в зависимости от продолжительности термопериода очень сходна с кривой ФПР.

Географическая изменчивость ФПР

У видов, имеющих большой ареал, фотопериодическая реакция различна в разных его частях. На рис.15 показаны результаты изучения ФПР у разных географических популяций широко распространенной совки *Acronycta rumicis* L. (А.С.Данилевский, 1961). Сравнивали ФПР популяций из Сухуми (43° с.ш.), Белгорода (51° с.ш.), Витебска (55° с.ш.) и Петербурга (60° с.ш.). Чем севернее происхождение популяции, тем больше критическая длина светового дня. Здесь очевидно четкое соответствие индукции диапаузы реальной длине светового дня на данной широте в конце лета и начале осени. У самой северной петербургской популяции значительная часть особей диапаузирует и в условиях длинного дня, т.е. эта популяция имеет четкую тенденцию к моноультинизму и формированию облигатной диапаузы.

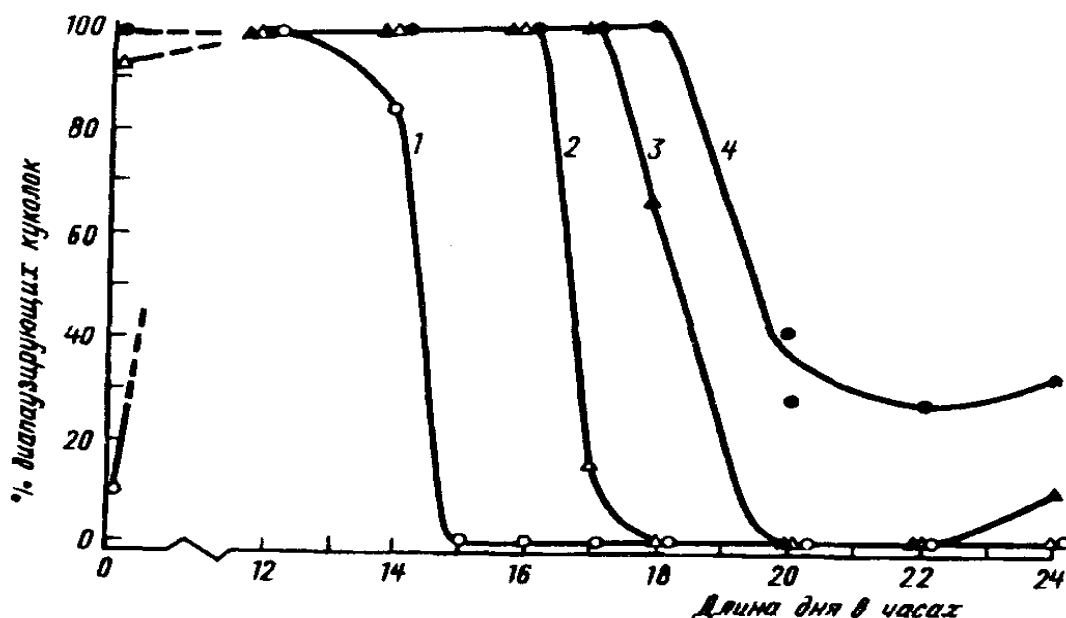


Рис.15. Географическая изменчивость фотопериодической реакции щавелевой совки *Acronycta rumicis* L. 1 – сухумская, 2 – белгородская, 3 – витебская и 4 – петербургская популяции (по А.С.Данилевскому, 1961)

При воспитании этих гусениц в открытых вольерах на широте Петербурга выявилось следующее. Все куколки петербургской популяции диапаузируют, начиная с конца июля. Диапаузирующие гусеницы белгородской популяции появляются в сентябре, а сухумской – только в октябре. Следовательно, потомство южных по происхождению бабочек, случайно попавших в более северные районы, будет запаздывать с наступлением диапаузы и, скорее всего, погибнет. Бабочки же северных популяций, попавшие на юг с его коротким днем, должны будут диапаузировать практически круглогодично и не смогут развиваться. Кроме того, длительная диапауза при высокой температуре всегда приводит к гибели от высыхания и истощения жировых запасов.

Подобная же изменчивость ФПР проявляется при сравнении популяций, обитающих на одной географической широте, но в районах с разным климатом. Владивосток и Сухуми расположены на одной широте, однако климат Владивостока значительно суровее. Соответственно, у белянки *Pieris rapae* L. в Сухуми критическая длина светового дня равна 12 ч, а во Владивостоке – 15ч, т.е. в более суровом климате диапауза наступает значительно раньше (А.С.Данилевский, 1961).

Можно было ожидать, что сходные закономерности должны выявляться при анализе ФПР популяций одного вида, обитающих на разной высоте над уровнем моря. Однако, если у кавказского подвида белянки *Pieris rapae meridionalis*, живущего в долинах у морского побережья, имеет место четкая длиннодневная ФПР, то у горного подвида *Pieris rapae bryoniae* имеется тенденция к моновольтинизму, ФПР почти не выражена, а при 18° диапаузируют все куколки независимо от фотопериода (А.С.Данилевский, И.А.Кузнецова, 1968).

Таким образом, географическая изменчивость ФПР значительно затрудняет переселения вида внутри ареала. Особенности ФПР необходимо учитывать при попытках интродукции и акклиматизации новых для фауны видов, специально подбирая при этом определенные исходные популяции. Кроме того, особенности ФПР существенно тормозят распространение карантинных видов.

Реактивация

Переход от диапаузы к активному развитию называют реактивацией. Реактивация, так же как и начало диапаузы, должна быть приурочена к строго определенному сезону. Например, зимняя диапауза у большинства видов умеренной зоны индуцируется коротким световым днем и холодом. Она начинается в конце лета или осенью. Очевидно, что развитие таких насекомых может возобновиться не раньше, чем весной, с наступлением устойчивого потепления. Температура в укрытиях в зимнее время в умеренной зоне всегда ниже порога развития, и зимних оттепелей недостаточно, чтобы провоцировать несвоевременное развитие насекомых и, соответственно, их выход из состояния зимовки. Однако если насекомых уже в начале декабря перенести в тепло, у многих из них возобновляется нормальное развитие (например, щавелевая к хлопковая совки). У ряда видов такая реактивация все же возможна не раньше чем весной или даже в начале лета.

Отметим, что иногда подобное состояние диапаузы затягивается на большой срок (супердиапауза). Так, до 20% особей свекловичного долгоносика *Bothynoderes punctiventris* Germ, остается на повторную зимовку в почве, а 10% популяции зимует 3 года. У хлебных пилильщиков и колорадского жука диапауза может также длиться 2–3 года. Рекорд длительности диапаузы зарегистрирован у одной бабочки–сатурнии – 8 лет! Супердиапауза возможна на разных стадиях развития и чаще всего может наблюдаться у куколок и имаго. У бабочки–монашенки *Porthetria monacha* L. отмечена длительная диапауза яиц, до 2–3 лет (В.А.Марков, 1989), связанная, однако, со значительной их гибелью. Стимулом к формированию супердиапаузы в этом случае является повышенная плотность популяции. Такое генетически обусловленное разнообразие длительности диапаузы способствует выживанию популяции насекомого даже в очень суровых условиях и сохраняет ее генофонд (Н. А.Харченко, 1976). Генофонд может обогащаться в этом случае, по-видимому, и за счет мутаций, появляющихся в течение длительной супердиапаузы (С.И.Машкин, 1990).

Супердиапауза имеет также большое значение для обитателей шишек хвойных деревьев, урожай которых очень сильно колеблется от года к году. Так, в год, когда не намечается урожай новых шишек ели, до 98% гусениц бабочки *Laspeyresia strobiliella* L. и до 60% личинок двукрылого *Kaltenbachiola strobi* Winn. не окукливаются весной этого года и, оставаясь в старых шишках, диапаузируют в течение 2–3 лет. Взрослые личинки галлицы–семееда *Plemeliella abietina* Seitner. остаются в семенах на протяжении трех лет. Их цикл развития, соответственно, примерно равен половине срока повторяемости обильных урожаев шишек ели (каждые 5–7 лет) (Г.В.Сгадницкий, 1971).

Продолжительность диапаузы может изменяться также в зависимости от условий в течение всего жизненного цикла. Так, у видов с длиннодневной ФПР состояние диапаузы удлиняется, если на протяжении всей жизни насекомого происходит уменьшение длины светового дня.

В целом продолжительность диапаузы ограничивается количеством резервных веществ в теле насекомого и потерей влаги. Поэтому во время диапаузы наименьшая смертность наблюдается при температуре ниже 10°C, а иногда и при отрицательных

температурах. В течение диапаузы в теле насекомого происходят определенные процессы, которые называют "изживанием диапаузы". После окончания этих процессов наступает готовность к дальнейшему развитию, реализуемая лишь в благоприятных для этого условиях. Так, если переносить клопов-солдатиков *Pyrrhocoris apterus* L. осенью и зимой из природы в теплое помещение, у них прекращается имагинальная диапауза и начинается развитие яичников, затем откладка яиц. В начале осени это происходит в среднем довольно быстро, что свидетельствует о том, что далеко не у всех особей наступила пауза. Позже срок развития после переноса существенно удлиняется (наступление диапаузы). Но начиная с декабря и до весны этот срок постепенно укорачивается, что доказывает окончание диапаузы и увеличение готовности к восприятию сигнала – в данном случае повышения температуры (J.Hodek, 1978).

Скорость изживания диапаузы четко зависит от температуры, при которой находятся диапаузирующие насекомые. Так, у китайского дубового шелкопряда *Antheraea pernyi* Guer. диапаузируют куколки. В опыте эти куколки содержались при разных уровнях низких температур от +15 до +3° С. Регулярно проверяли готовность этих куколок к реактивации, перенося их в камеру с высокой температурой. При этом оказалось, что диапауза изживалась быстрее всего при температуре около 8°, как более низкие температуры, так и более высокие задерживали развитие. Подобная же зависимость реактивации от температуры, при которой находятся диапаузирующие насекомые, была описана и для многих других зимующих насекомых. Отметим, что при летней диапаузе, наоборот, наиболее высокие температуры способствуют ее скорейшему окончанию.

Самое простое объяснение этим особенностям зимней диапаузы – специфическая температурная зависимость процесса ее изживания. Оптимум этого процесса оказывается значительно ниже оптимумов других физиологических процессов (А.С.Данилевский, 1961; В.П.Тыщенко, 1977). Согласно другой точке зрения (В.А.Заславский, 1978; J.Hodek, 1978), здесь имеют место два последовательных процесса: процесс изживания диапаузы как таковой и процесс активации организма под воздействием повышения температуры. По мнению этих авторов, процесс изживания диапаузы имеет столь же высокий температурный оптимум, как и другие физиологические процессы, поэтому чем ниже температура, тем медленнее протекает изживание. К концу диапаузы возникает готовность к восприятию сигнала – повышения температуры. Однако действие этого сигнала и, соответственно, скорость реактивации прямо пропорциональны повышению температуры. Следовательно, чем ниже была температура во время диапаузы, тем резче температурный скачок и тем быстрее протекает реактивация. В итоге оптимум изживания диапаузы сдвигается в область умеренно низких температур, порядка 8–9° С.

В принципе, диапауза может начаться, протекать и кончиться при одной и той же температуре, достаточно высокой для нормального развития. Такое явление можно наблюдать в основном у видов южного происхождения, например у сатурнии *Philosamia cynthia*, хлопковой совки *Helicoverpa armigera* (Hubner). Такая же спонтанная реактивация, по-видимому, возможна и у других видов после окончания времени готовности к восприятию сигнала (аналогично времени потенциальной готовности – ВПГ – в суточном цикле). Однако, наблюдать такую спонтанную реактивацию очень трудно из-за большой смертности диапаузирующих насекомых даже при относительно высоких температурах.

Итак, при индукции зимней диапаузы основным сигнальным фактором обычно является фотопериод, при окончании же диапаузы и реактивации сигнальную роль чаще всего играет температура. Причина такой смены сигнальных факторов заключается, по – видимому, в том, что зимующие насекомые находятся в укрытиях, куда свет совсем или почти не проникает. Кроме того, весной определенный фотопериод всегда совпадает с более низкой температурой, чем осенью. Тем не менее в ряде случаев удалось продемонстрировать зависимость реактивации от длины светового дня, т.е. фотопериодическую реактивацию (рис. 16).

Наблюдать фотопериодическую реактивацию довольно трудно, так как любая ФПР имеет температурный оптимум, совпадающий с температурным оптимумом развития. Соответственно, необходимо содержать диапаузирующих насекомых при высокой температуре, что приводит к их высокой смертности. Если же повышать температуру только в конце диапаузы, то само это повышение будет мощным сигналом, стимулирующим реактивацию при любом фотопериоде.

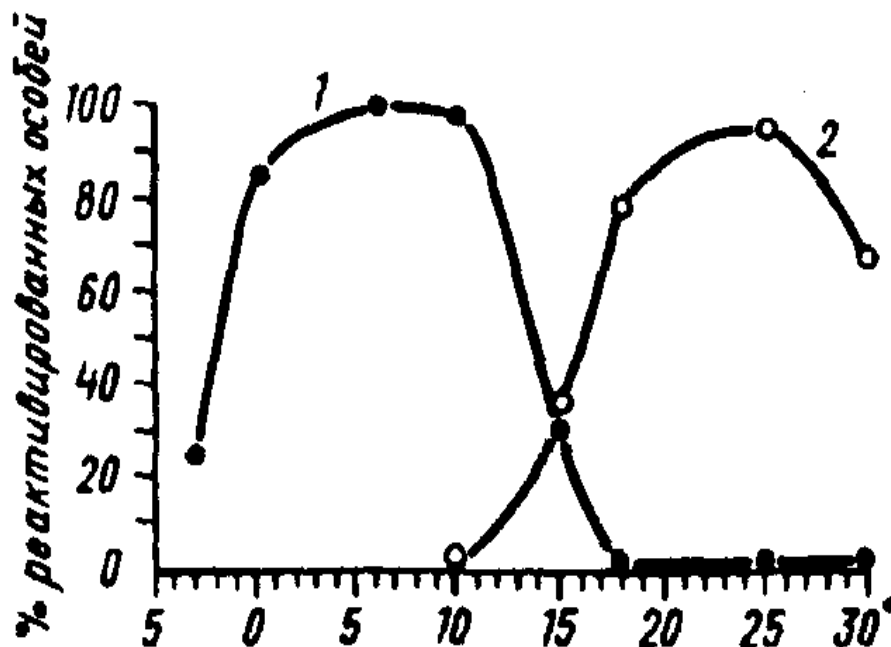


Рис. 16. Реактивация гусениц яблонной плодовой яблони *Laspeyresia pomonella* L. в зависимости от температуры. 1 – после 4,5 месяца пребывания в заданной температуре при коротком (12-часовом) дне; 2 – то же при длинном (18-часовом) дне (по А.С.Данилевскому, Г.Г.Шельдешовой, 1968)

Кривая такой фотопериодической реактивации может быть зеркальным отображением кривой ФПР при индукции диапаузы. В этом случае критические значения фотопериода для обеих реакций совпадают. Возможны и случаи, когда критическая длина фотопериода, индуцирующего диапаузу, оказывается значительно ниже, чем при реактивации (некоторые златоглазки). При летней диапаузе ФПР является основой реактивации, хотя и обычно сопровождается другими сигнальными факторами, такими как увлажнение или появление определенной пищи.

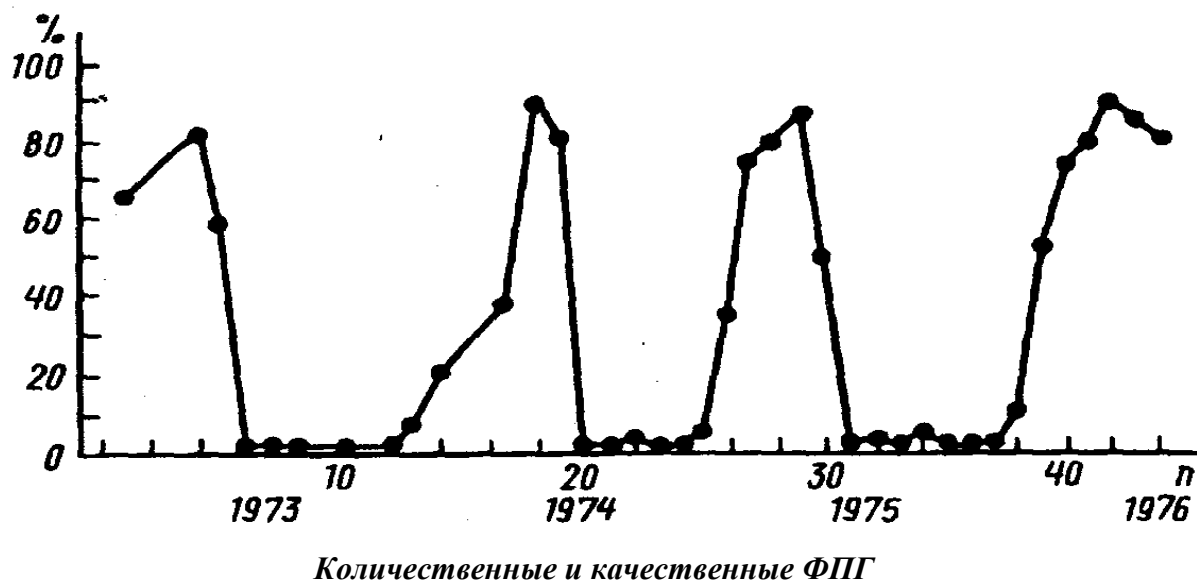
Сезонные изменения чувствительности к фотопериоду

У большинства насекомых чувствительность к фотопериоду не зависит от сезона. Однако в последовательных поколениях некоторых быстро размножающихся видов, например тлей, наблюдается постепенное увеличение склонности к диапаузе от весны к осени. Так, у ряда тлей, а также у паутиных клещей особи первых поколений в течение сезона не реагируют на длину дня и только в последующих поколениях проявляется чувствительность к фотопериоду. Благодаря этому весенний короткий день не оказывает на них влияния, но тот же фотопериод осенью вызывает четкую ФПР. Таким образом, в этом случае измерение времени начинается с первого весеннего поколения и продолжается весь сезон.

Известны также случаи, когда при круглогодичном и многолетнем содержании культуры членистоногих при, казалось бы, совершенно стабильных условиях чувствительность к фотопериоду ритмически менялась соответственно сезону (дрозофилы, боярышниковый паутиный клещ). У него объекта были выявлены удивительно четкие изменения чувствительности на протяжении целых 7 лет (рис. 17 – А.П.Разумова, 1978). Сходные эндогенные ритмы чувствительности к фотопериоду были описаны у позвоночных. Но, в отличие от позвоночных здесь период ритма значительно превышал длительность

жизни отдельного поколения и фаза ритма как бы передавалась от поколения к поколению. Отметим, однако, что период ритма у паутиных клещей был точно равен году и фазы ритма точно соответствовали сезонам. Поэтому не исключено, что ритм был навязан культуре каким-то неконтролируемым фактором, имеющим сезонную периодичность.

Рис. 17. Фотопериодическая реакция паутинового клеща *Tetranychus crataegi* Hirst, последовательных поколениях (по А.П.Разумовой, 1978)



Большинство примеров ФПР, приведенных выше, могут рассматриваться как качественная реакция (качественная ФПР): в зависимости от длины фотопериода диапауза или имела место, или отсутствовала. Лишь в некоторых случаях в этой реакции проявлялись такие количественные элементы (количественная ФПР), как зависимость от фотопериода длительности диапаузы, ее "глубины". По-видимому, нельзя провести четкую грань между небольшим торможением развития и истинной диапаузой с ее сложными физиологическими процессами. Качественные реакции обнаруживаются не только при индукции диапаузы, например, появление крылатых тлей вызывается определенным фотопериодом, но появление тлей с крыльями в половину нормальной длины, полностью исключено.

Качественные реакции на фотопериод обычно дополняются количественными, заключающимися в изменениях каких-либо количественных признаков и направленными на "подгонку" цикла развития к сезону или же на увеличение устойчивости диапаузирующей стадии к неблагоприятным условиям. Так, скорость роста гусениц волнянки *Dasychira pudibunda* L. четко зависит от длины фотопериода (рис. 18 – К.Ф.Гейспец, А.И.Заранкина, 1963). Благодаря этой реакции рост гусениц при длинном фотопериоде в конце июня замедляется, а ближе к концу лета ускоряется. Наоборот, рост гусениц совки *Hadena sordida* Vkh. с укорочением фотопериода замедляется (С.Т.Бобинская, 1966).

Иногда качественные и количественные ФПР более тесно связаны друг с другом. Так, у капустной совки *Mamestra brassicae* L. качественная ФПР, определяющая индукцию диапаузы, и количественная ФПР, от которой зависит масса куколок, почти совпадают (рис. 19). В результате диапаузирующие куколки в среднем имеют большую массу накопленных резервных веществ, что способствует их выживанию в течение длительного зимнего покоя.

Количественные ФПР очень слабо изучены, хотя могут представить и большой практический интерес. С помощью таких реакций, по-видимому, управлять развитием насекомых в культурах.

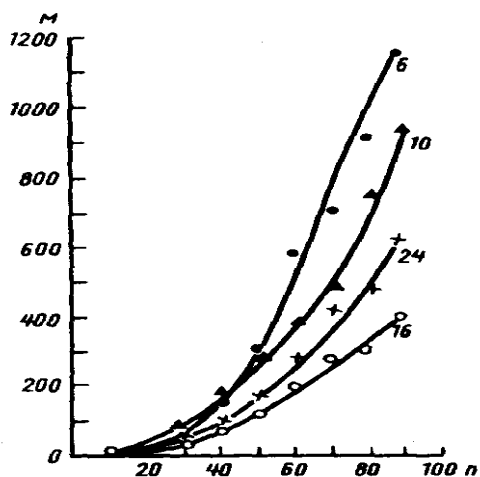


Рис. 18. Нарастание массы гусениц волнянки *Dasychira pudibunda* L. в зависимости от фотопериодических условий. Ось абсцисс – дни развития, ось ординат – масса гусениц в мг, цифрами возле кривых обозначена длина дня в ч (по К.Ф.Гейспиз, А.И.Заранкиной, 1963)

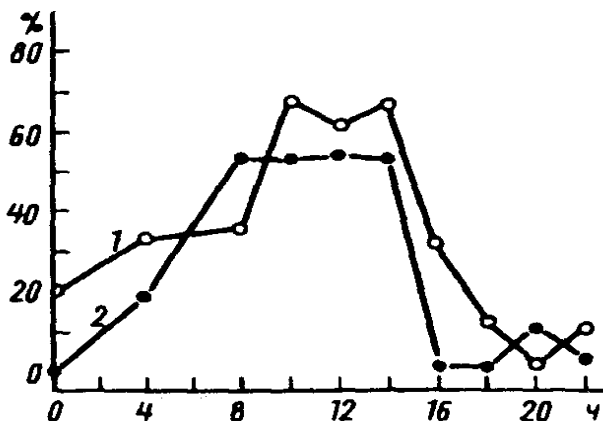


Рис.19. Зависимость массы куколок капустной совки *Mamestra brassicae* L. (1) и процента особей в состоянии диапаузы (2) от фотопериода. Ось абсцисс – длина светового дня, ось ординат – процент куколок с массой более 400 мг и процент куколок в состоянии диапаузы (по В.П.Тыщенко, 1977)

Другие проявления сезонности у насекомых

Помимо изменений скорости развития и возникновения диапаузы у насекомых в зависимости от сезона могут изменяться жизненные циклы, морфология (размеры и пропорции тела и его придатков), окраска и поведение. Большинство этих изменений также находится под контролем фотопериода. Так, короткий фотопериод индуцирует появление крылатых партеногенетических самок у тлей. Процент крылатых тлей, однако, существенно увеличивается и при пониженной температуре. Отметим, что в летнее время крылатые тли могут появляться и при длинном фотопериоде, и высокой температуре под влиянием либо большой плотности колонии, либо неблагоприятного состояния кормового растения (А.А.Абдинбекова, Б.А.Ахмедов, 1980).

Другой широко известный аспект влияния короткого фотопериода на тлей – отрождение партеногенетически размножающихся самок тлей-полоносок, которые в свою очередь производят самцов и яйцекладущих самок.

ФПР вызывает изменения длины крыльев у клопов-водомеров, а также изменения окраски крыльев бабочки-многоцветницы *Araschnia levana-prorsa* L. У этой бабочки вышедшая после диапаузы весенняя форма имеет желтый фон крыльев, а летняя – черный. Аналогичные изменения цвета, находящиеся под фотопериодическим контролем, отмечены у одного из видов листоблошек. Эти изменения окраски связаны с питанием разными кормовыми растениями. В ряде случаев сезонный полиморфизм четко связан с диапаузой. Так, диапаузирующие куколки имеют обычно большую массу, а коконы при диапаузе отличаются большей плотностью, а иногда особой окраской.

В течение сезона может возникать и повышенное стремление к миграции. Сигналами здесь также служат фотопериод и температура. Сезонные миграции не обязательно связаны с наступлением неблагоприятного сезона или поисками укрытия. Так, тли и листоблошки мигрируют при сезонной смене кормовых растений.

Сезонные адаптации паразитов и общественных насекомых

Особые случаи сезонных адаптации имеют место у паразитических и общественных насекомых. Здесь возникает необходимость согласовать свой жизненный цикл с циклом хозяина (в первом случае) или друг с другом (во втором).

Развитие паразитов должно быть синхронным с развитием их хозяев. Лишь в редких случаях паразиты могут использовать разных хозяев в зависимости от сезона

(В.А.Масленникова, 1968). Если яйцо паразита находится внутри тела хозяина, выведшаяся личинка паразита задерживает свое развитие до достижения хозяином определенного возраста. Если хозяин диапаузирует, то соответственно задерживается и развитие паразита. По-видимому, эту задержку, обусловленную физиологическим состоянием хозяина, тоже можно назвать диапаузой. Правда, у некоторых наездников-ихневмонид помимо этой задержки на первом личиночном возрасте имеет место и фотопериодически регулируемая диапауза на втором-третьем возрасте. Задержка развития определяется как гормонами хозяина, так и общим биохимическим составом жидкостей его тела. Здесь прослеживается прямая аналогия с воздействием на развитие фитофагов физиологического состояния растений, которыми они питаются.

Как отмечалось выше, наступление диапаузы у паразита может быть и не связано с состоянием хозяина и независимо регулироваться светом и температурой. Интересно, что личинки наездника *Pimpla instigator* F. особенно чувствительны к красному свету. Оказывается, что именно такой свет проникает сквозь плотную кутикулу хозяина. Напомним, что у некоторых паразитов (трихограмма) наступление диапаузы может зависеть также от условий, в которых развивалось родительское поколение.

У общественных насекомых к определенным сезонам должны быть приурочены как рост и развитие колонии, так и вылет репродуктивных особей. Конечно, у колоний, существующих не более года, сезонные приспособления мало чем отличаются от обычных, причем зимуют только самки – основательницы будущих колоний.

Гораздо сложнее влияние сезонности на социальное поведение насекомых в длительно сохраняющихся гнездах, в которых зимуют имаго вместе с рабочими особями, а иногда с личинками и куколками. Доказано, что высокоразвитые общественные насекомые муравьи способны передавать фотопериодическую и другую сезонную информацию особям, находящимся в гнезде (В.Е.Кипятков, 1972, 1993).

Сезонная периодичность–практические приложения

Адаптация насекомого к определенным фотопериодическим условиям является серьезным препятствием для расширения ареала как карантинных, так и специально интродуцируемых видов. При этом может наблюдаться лишь постепенное расширение ареала в результате изменения исходной ФПР. Однако не отмечено ни одного случая, где диапауза возникла бы вновь у вида, ранее ее лишенного.

При расселении колорадского жука в Европе разность между критическими фотопериодами в наиболее северной и наиболее южной части его нового ареала составила около 1,5 ч. В Северной же Америке в пределах его сходного ареала эта разность оказывается немногим более 2 ч. Различия в делах ФПР могут быть связаны с разным питанием колорадского жука, который в Европе поедает в основном культурный картофель, а в Америке заселяет ряд диких пасленовых.

Для расселения большое значение имеет также внутривидовая изменчивость продолжительности диапаузы. Так, по наблюдениям ряда авторов в бывшем СССР, половина самок этого жука откладывает яйца в первый же сезон и погибает, 20% самок откладывают яйца только после диапаузы. Некоторое же количество жуков остается в почве до 2 и более лет. Такая изменчивость создает дополнительную возможность для широкого распространения этого вида даже в относительно неблагоприятные для него географические районы.

При использовании паразитов и хищников в биологическом методе защиты растений практикуется либо их массовый выпуск без расчета на длительное сохранение в агроценозе, либо внедрение паразита или хищника с тем, чтобы они прочно вошли в защищаемые агроценозы. В первом случае надо предотвратить диапаузу или же завершить ее к моменту выпуска, а сам выпуск приурочить к тому времени, когда в поле имеется доступная стадия вредителя.

Во втором же случае необходим тщательный подбор исходной популяции по фенологии, иначе вид не приживется на новом месте. Следует также знать уровень

генетической изменчивости интродуцируемого вида. Возможно и изменить сезонные и климатические приспособления паразита или хищника с помощью искусственного отбора. Так, на протяжении более чем 100 поколений удалось получить линию паразита щитовок *Aphitis lingnanensis*, устойчивого к высоким температурам (E.V.White et al., 1970). Для этого использовали тщательный подбор исходной географической популяции, а далее соответствующий искусственный отбор.

Выше было показано, что можно ориентировочно предсказать количество поколений в год и возможность развития насекомого в данном географическом районе, опираясь на сумму эффективных температур. Более точный результат может быть получен при учете также и критических величин фотопериода (M.J.Tauber et al., 1986).

Другое практическое приложение знаний о сезонности имеет отношение к промышленной энтомологии. Как известно, для биометода, а также для ряда других целей необходимо в массе разводить тех или иных насекомых. С помощью искусственного отбора удается существенно повысить или понизить критический фотопериод, индуцирующий диапаузу, и даже вообще резко снизить склонность к диапаузе, в том числе и такой, которая индуцируется повышенной плотностью популяции, неизбежной при разведении насекомых. Отметим, что сами условия искусственного разведения часто приводят к снижению способности диапаузировать, хотя создать культуру, полностью не способную к диапаузе, почти никогда не удается. С другой стороны, как было показано А.Л.Монастырским и В.В.Горбатовским (1991) на примере чистой линии капустной совки, искусственное индуцирование диапаузы через каждые несколько поколений заметно повышает жизнеспособность всей культуры в целом.

Знание фенологии вредных насекомых позволяет предложить некоторые приемы, существенно снижающие приносимый ими вред. Так, в Японии до внедрения в практику фосфорорганических инсектицидов удавалось значительно снизить вред, приносимый бабочкой–огневкой *Scirpophaga incertulus*, с помощью более позднего посева. Время посева может также заметно отражаться на вредоносности таких насекомых как гессенская муха, кукурузный мотылек, мальвовая моль. Разрыв между фенологией растения и насекомого может быть достигнут и при введении новых рано или поздно созревающих сортов. Однако нередко наблюдается постепенное приспособление насекомых к новым срокам посева и созревания растений.

Известен способ защиты растений от вредных насекомых, в основе которого лежит одновременная смена сельскохозяйственных культур сразу на большой территории, что приводит к гибели некоторых специфических вредителей из-за отсутствия корма. Однако и в этом случае эффект может быть значительно ослаблен, если имеет место многолетняя диапауза части особей, как у колорадского жука.

Применение химических способов защиты растений также должно быть четко согласовано с фенологией вредных насекомых, так как устойчивость последних существенно меняется на разных стадиях развития. Особенно устойчивы к любым воздействиям насекомые во время диапаузы.

Интересны попытки нарушить сезонную циклику насекомых и воспрепятствовать своевременному наступлению диапаузы с помощью искусственного удлинения светового дня. Для этого либо освещают растения в течение нескольких часов вечером, либо прерывают ночь в определенное время относительно кратковременным освещением (D.K.Nayes and oth., 1970). Исследователям удалось добиться запаздывания в наступлении диапаузы у кукурузного мотылька *Pyrausta-nubilalis* Нб., яблонной плодовой гусеницы *Laspeyresia pomonella* L., некоторых комаров и других видов насекомых и клещей. К сожалению, этот метод борьбы довольно дорог и, в значительной степени сводится на нет потому, что растительность сильно затеняет свет. Кроме того, реальная температура в поле может существенно влиять на ФПР. Другой исследуемый способ искусственного прерывания диапаузы – использование аналогов ювенильного гормона.

Предлагалось также использовать в генетической борьбе с насекомыми массовый выпуск самцов с искаженной программой сезонного цикла или специально разведенных самцов южных популяций этого же вида.

5. Лунные и приливные ритмы

Полная смена всех лунных фаз происходит приблизительно за 29,5 дня. Соответственно, в определенные ночи возрастает уровень освещенности, в результате чего может продлеваться активность некоторых сумеречных насекомых. По-видимому, с лунным освещением, а может быть, с определенной степенью поляризованности лунного света связаны максимумы летной активности ряда ночных насекомых, обнаруживаемые с помощью всасывающих воздух ловушек. Эти максимумы приурочены к определенным фазам лунного цикла (W.Danthanarayana, 1986). Кроме того, изменения интенсивности лунного света могут быть использованы насекомыми для синхронизации их вылета. Так, поденки *Povilla adusta*, обитающие в африканском озере Виктория, вылетают практически только в течение одной ночи лунного месяца – после полнолуния (А.Тjonneland, 1961).

Помимо изменений освещенности Луна оказывает значительное гравитационное воздействие на Землю. Наиболее ярко это проявляется в морских приливах и отливах. Благодаря движению Луны вокруг Земли возникает двойная приливная волна. Соответственно, приливы повторяются каждые 12,4 ч, а в некоторых районах – каждые 24,8 ч (продолжительность лунного дня, т.е. периода вращения Луны вокруг Земли равна 24,8 ч). Особенно высокие приливы и низкие отливы наблюдаются примерно через каждые 15 дней.

Насекомых, живущих в морской воде, очень немного. У одного из видов комаров–дергунов *Clunio marinus*, личинки которого живут в прибрежной зоне, проявляется четко связанный с лунными циклами вылет имаго, причем время вылета комаров совпадает с максимальным обнажением дна во время отлива (D.Neumann, 1968). В постоянно затопленной зоне Балтийского моря, где приливы и отливы отсутствуют, в вылете этих комаров проявляется только суточный ритм. В арктических морях отмечается четкий приливный ритм выхода комаров с периодом 12,4 ч. На средиземноморском побережье Франции и Испании на период 12,4 ч накладывается цикл с периодом около 15 дней, причем максимум вылета совпадает с наиболее низким отливом.

Сигналы, регулирующие эти ритмы, различны в зависимости от географической популяции. Этим же автором показано, что в южных районах основным сигналом является лунное освещение ночью, а в более северных – изменения давления слоя воды. В арктической же зоне основную сигнальную роль играет изменение температуры поверхности дна после ухода воды.

Приливные ритмы у этого комара имеют эндогенную основу. При содержании комаров южной популяции в темноте ритм их вылета не синхронизован. Однако достаточно однократной непродолжительной засветки, чтобы возникли четко повторяющиеся максимумы вылета (Д.Нейман, 1984).

Необъяснимы с экологической точки зрения лунные ритмы в поведении наземных личинок муравьиного льва *Myrmeleon obscurus* (G.J.Youthed, V.C.Moran, 1969). Объем ловчих ямок у этих личинок закономерно увеличивается во время полнолуния. Тем не менее не наблюдается какой-либо связи между объемом ямок и уровнем активности жертв этих личинок. Замечательно, что этот лунный ритм поведения личинок сохраняется в постоянной темноте и, по-видимому, является эндогенным.

В наших наблюдениях находящиеся в лаборатории совки нескольких видов подсемейства *Heliethinae* значительно повышали уровень своей активности перед полнолунием и новолунием. Эти изменения активности коррелировали с временем максимального гравитационного воздействия Луны. С гравитационным же воздействием Р.Симон (R.Simon, 1973) связывает наблюдавшиеся им лунно–суточные ритмы пещерных кузнечиков при записи их активности в пещере.

ГЛАВА 3. 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*.

Итак, популяция – это совокупность особей одного вида, населяющих определенную территорию. В неизменных и достаточно благоприятных условиях популяция способна сохраняться неопределенно долго благодаря самовоспроизводимости. 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. Этот обмен может быть в той или иной степени затруднен избирательностью при спаривании или по другим причинам.

Таким образом, 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 так называемых динамических характеристик. Их неустойчивый 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.

Итак, популяция обладает свойствами, повторяющимися на новом уровне свойства особи. Подобно отдельному организму, популяция возникает, растет, дифференцируется, обладает определенной устойчивостью к внешним воздействиям. Популяция, в отличие от организма, может существовать – неопределенно долго, хотя может и погибнуть при неблагоприятных условиях.

Свойства популяции определяются свойствами входящих в нее особей и их генофондом. Зная процент особей определенных возрастов, пола физиологического состояния, мы можем 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.

1. ПОПУЛЯЦИИ В ПРЕДЕЛАХ АРЕАЛА, ИХ ПОЛИМОРФИЗМ И ГЕНОФОНД

Границы между популяциями, иерархия популяций

Согласно определению мы вправе относить к одной популяции всех особей данного вида, обитающих в данном поле 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, как навряд 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. Такую 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 *микрораспределения*, т.е. населения одного или нескольких находящихся рядом деревьев или даже одного пня. Такое разграничение обычно не оправдано и возможно только при малой подвижности насекомых. Если же насекомые 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, насекомые, 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) – микрораспределение (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 насекомых 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 насекомых, взятых из географических пунктов, отдаленных друг от друга на сотни километров, принято говорить о *географических популяциях*.

Итак, благодаря "эффекту основателя", возникающему при отсутствии обмена генетической информацией, 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 – паранатрическая 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 лессовых 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, однако, 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 насекомых. 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. Если такая специализация имеет место, необходимо разводить для выпуска на поля не любых, случайно паразитов, а совершенно определенную биологическую расу, приспособленную к данному хозяину. Так, наездники-яйцееды каждого вида *Trichogramma* способны заражать яйца многих хозяев, преимущественно бабочек. Кладки бабочек обычно не встречаются в массе, и в природе их трудно найти, тем более, что исключительно малые размеры этих наездников (длина тела около 0,5–0,7 мм), а также относительно слабо развитые органы чувств затрудняют поиск хозяина. Кроме того, цикл развития трихограммы гораздо короче, чем циклы развития бабочек – ее хозяев. Поэтому чрезмерно узкая специализация трихограммы по отношению к определенным видам хозяев привела бы этого паразита к вымиранию. И тем не менее у трихограмм одного и того же вида обнаруживается врожденное и различное предпочтение определенных хозяев (Пала Рам, 1990). В любом случае, однако, крупные яйца охотнее заражаются, чем мелкие а наиболее привлекательными для большинства видов трихограмм оказываются яйца бабочек-совок (А.П.Сорокина, 1987).

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 лет.

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 чисто 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 половой 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 (А.Г.Креславский, 1987).

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

Основание культуры насекомых

Очевидно, что каждая культура насекомых в лаборатории или на биофабрике, полностью соответствует определению популяции. При основании культуры насекомых, как правило, мы имеем дело с относительно небольшим количеством насекомых–основателей. Поэтому исключительно важно выбрать наиболее подходящую для поставленной задачи географическую популяцию, а в пределах этой популяции найти биологическую расу с необходимой специализацией. Вероятность удачного выбора исходного материала значительно повышается в начале вспышек численности насекомых, если таковые имеют место.

Ограниченность исходной выборки не позволяет исчерпать весь генофонд популяции, поэтому желательно иметь, возможно, больше отдельных экспериментальных "линий", чтобы выбрать из них лучшие. Обычно такие линии представляют собой потомство наиболее перспективных по своим признакам самок с введением на некоторое время инбридинга. Отметим, что инбридинг далеко не всегда отрицательно влияет на свойства культуры.

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. Механизм этого явления достаточно четко описан в "Курсе общей энтомологии" Ю. А. Захватами (1986). Приведем здесь отрывок из этой книги.

"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 шаром (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 – В.Ч.), 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, или любых других защитных мероприятий. 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

Другая причина вырождения лабораторной культуры – это лабораторные условия, как правило, обеспечивающие сохранение и размножение ослабленных особей с неблагоприятным генотипом, которые неминуемо погибли бы в природе. Более того, эти ослабленные особи получают преимущество в размножении, так как они обычно менее агрессивны и лучше переносят высокую плотность популяции, которая в лаборатории обычно на несколько порядков выше, чем в природе,

Тем не менее известно много случаев, когда лабораторная культура стабилизируется и может существовать на протяжении неопределенного числа поколений. Как мы отмечали выше, здесь многое зависит от того, насколько удачно взят исходный материал. Во многих же случаях после 3–4 поколений культура насекомых погибает и приходится брать новый материал.

Популяции насекомых при смене корма

В природе иногда возникает необходимость замены одного корма другим. Так, случайно упавшие с ольхи на землю личинки листоэда *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 насекомого в новый для него 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 малоприспособленные 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. В частности, такая картина проявляется во многих случаях при использовании искусственных питательных сред (А.З.Злотин, 1989).

Трихограмма в природе преимущественно заражает яйца бабочек совок. В ряде стран (Россия, Украина, США) в качестве лабораторного хозяина используют зерновую моль – вид, с которым трихограмма никого не встречается в природе. В принципе, трихограмма может развиваться на этом хозяине сколь угодно число поколений. Правда, начиная с первого поколения на ситотроге, размеры трихограммы уменьшаются (по-видимому, из-за малых размеров этого хозяина), но дальше остаются стабильными.

Однако, такая трихограмма пригодна для выпуска в поле только не более чем на протяжении первых трех поколений, далее же эффективность этого энтомофага резко снижается. Наблюдения показывают, что с первого и до четвертого поколения происходит резкое снижение способности трихограммы к прыжкам и полету. Начиная с пятого поколения на ситотроге эти способы передвижения можно наблюдать только при очень

высокой освещенности и высокой температуре. Обратный перевод трихограммы с ситотроги на естественного хозяина – капустную совку в первом же поколении восстанавливает способность передвигаться прыжками. При выращивании на ситотроге также пропадает способность самок реагировать на *кайромоны* – вещества, сохраняющие запах естественного хозяина на его кладке яиц и поблизости от нее, которые помогают наезднику обнаружить эту кладку (Л.М.Салманова и др.,1992).

Скорее всего, такие изменения связаны не с отбором особей, наиболее приспособленных к новому хозяину, а с так называемыми *длительными модификациями*. Механизм этого явления здесь может заключаться в постепенном обеднении питательными веществами яиц, откладываемых самками яйцееда последовательных поколений.

2. ХАРАКТЕР РАЗМЕЩЕНИЯ НАСЕКОМЫХ НА МЕСТНОСТИ

Размещение особей одного вида может быть трех типов: равномерное, случайное и агрегированное (рис.20). 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 насекомого – характеристики популяции, имеющей большое практическое значение.

При изучении размещения насекомых 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.

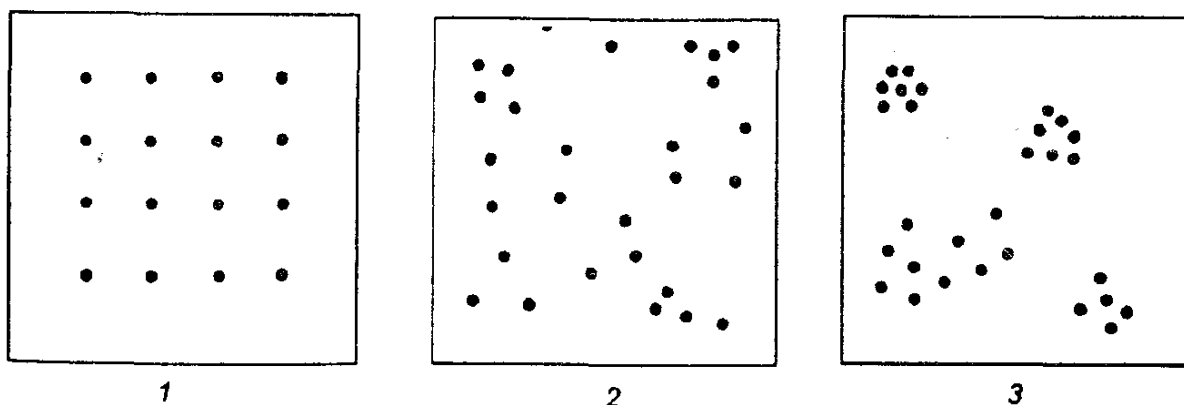


Рис.20. Основные типы размещения особей: 1 – равномерное или регулярное, 2 – случайное, 3 – агрегированное или пятнистое (по А.В.Смурову, 1975)

Ориентировочно характер размещения может быть определен по коэффициенту вариации числа особей в пробах δ^2 / \bar{m} , где δ^2 – дисперсия, а \bar{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 насекомых с четко выраженной К-стратегией, т.е. таких насекомых, 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, например, в лабораторных культурах. Однако такое размещение возникает только в том случае, если механическое раздражение, запах или вид другой особи отталкивают их друг от друга. Как мы отмечали выше, именно так распределены в субстрате личинки малого мучного хрущака при большой плотности популяции.

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:

$$\bar{m} = \frac{S}{r^2}$$

где S -площадь пробы, а r -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 же проб меньше средней площади, занимаемой особью, анализ покажет случайное распределение, соответствующее формуле Пуассона, которое описано в следующем разделе.

Равномерное размещение на местности хорошо описывается теоретическим биномиальным распределением (А.В.Смуров, Л.В.Полищук, 1989). 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 наших 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 далее 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 n_x с количеством особей x равно:

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

где N – общее количество всех взятых проб, \bar{m} – среднее число особей на одну пробу, e – основание натуральных логарифмов ($e \cong 2,71828$), $x!$ – икс-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. Насекомые скапливаются на участках, где для них особенно благоприятен микроклимат, имеются их кормовые растения или жертвы. Кроме того, многие насекомые привлекают друг друга благодаря наличию так называемых агрегационных феромонов (М.Барбье, 1978). Степень агрегированности может зависеть от погоды, сезона и времени суток. Насекомые в малоактивном состоянии чаще образуют скопления в благоприятных для переживания местах. Последнее в первую очередь относится к хищным насекомым.

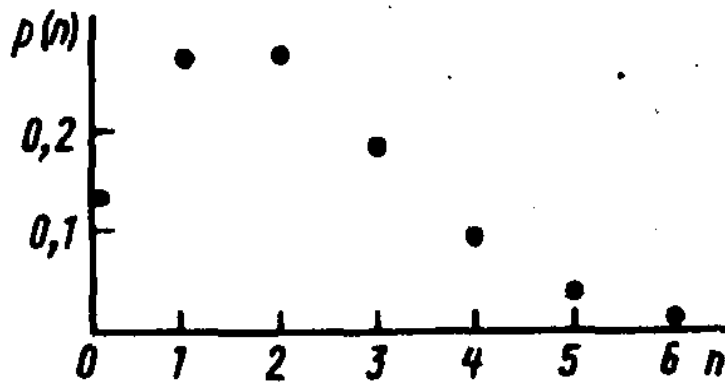


Рис.21. Пуассоновское распределение вероятности (по А.А. Шарову, 1984)

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, однако, 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.

Как уже отмечалось выше, уровень агрегированности популяции насекомых 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 (А.В.Смуров, 1975). Для каждой из серий необходимо определить среднеарифметическую величину сбора данных насекомых на одну пробу (\bar{m}) и дисперсию (δ^2).

По виду зависимости дисперсии от средней можно выбрать индекс агрегированности и теоретическое распределение для описания размещения насекомых. 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 насекомых 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 Томаса (M.Thomas, 1949). Эти распределения имеют место, когда размер пробы значительно больше скопления насекомых. В общем такие случаи редки в энтомологической 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:

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

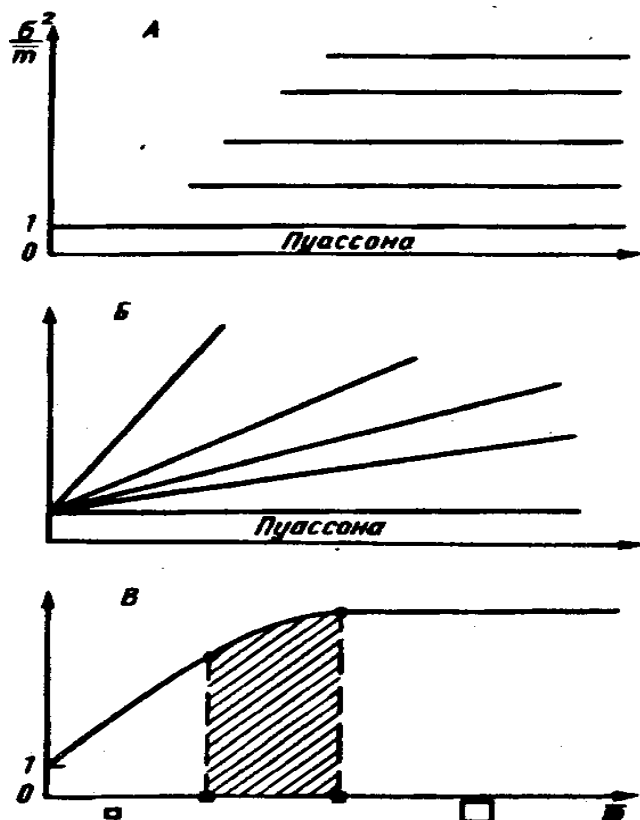


Рис.22. Зависимость коэффициента дисперсии от средней для ряда реальных размещений, описываемых различными теоретическими распределениями: А – Неймана и Томас; Б – отрицательным биномиальным и трехпараметрическим; В – гипотетическим реальным при непрерывном увеличении размера пробы и соответственном увеличении средней. Квадратами разного размера под осью абсцисс показаны относительные размеры проб. При малом размере проб здесь возможно использовать отрицательное биномиальное и трехпараметрическое распределения, при большом – распределения Неймана и Томас. При средних размерах пробы теоретическое распределение не может быть подобрано (заштрихованная область) (по А.В. Смурову, 1975)

40

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, x_i – 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 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.Смуров (1975) предложил в качестве индекса агрегированности K_A следующую формулу:

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

где \bar{m} – средняя плотность популяции в пределах всей занимаемой ею территории, включая незаселенные пространства, \dot{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.Смурова имеет наглядный биологический смысл, так как показывает, какая часть общей площади не занята скоплениями. Связь между этим индексом и предыдущими можно выразить следующим образом:

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

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 (С. 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. Смурова 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:

$$\Gamma(x) = \sqrt{2\pi(x-1)} \cdot (x-1)^{(x-1)} \cdot e^{-x+1}.$$

Конкретный пример расчета отрицательного биномиального распределения дан А.А.Захаровым и др. (1987) (На стр.204 цитируемой книги допущена опечатка – вместо $m = (x\bar{p})/(1-p)$ следует читать $m = (\bar{x}p)/(1-p)$). Как уже отмечалось выше, 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.

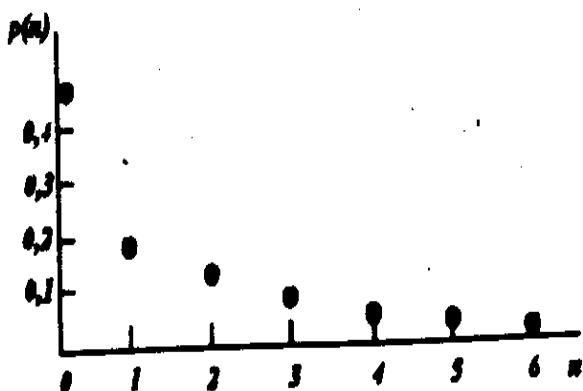


Рис.23 Отрицательное биномиальное распределение вероятности (по А.А.Шарову, 1984)

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 (А.В. Голубев, Г.Э. Инсаров, В.В. Страхов, 1980), являющееся наиболее универсальным.

3. УЧЕТ ЧИСЛЕННОСТИ НАСЕКОМЫХ

Определение численности насекомых исключительно важно не только в теоретическом отношении, но и в практических целях. Современная защита растений основана на управлении естественными популяциями фитофагов и энтомофагов при минимальном вмешательстве человека в их естественный баланс. Истребительные мероприятия, в первую очередь использование специально разведенных энтомофагов, а также возбудителей вирусных, бактериальных и грибковых заболеваний и, в последнюю – химических средств защиты растений, должны проводиться только в том случае, если природный баланс настолько сильно нарушен, что без вмешательства пропадет существенная часть урожая. Подобный контроль за состоянием агроценоза невозможен без регулярных учетов численности насекомых. Однако необходимо подчеркнуть, что, в отличие от крупных животных, например зубров или амурских тигров, полностью учесть численность насекомых, входящих в данную популяцию, за редчайшими исключениями, невозможно. Поэтому при учетах численности насекомых всегда используют косвенные методы, позволяющие сделать лишь приближенное заключение о численности их популяции.

Строго говоря, значение насекомых данного вида в жизни биоценоза определяется не его суммарной численностью, а количеством насекомых на единицу площади биотопа, т.е. плотностью популяции. В практике защиты растений 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 в сельскохозяйственных угодьях на одно растение приходится определенная площадь. В лесной энтомологии как показатель плотности обычно используют процент деревьев, заселенных данным фитофагом.

В последнее время аналогичный показатель, требующий меньше усилий для учета, – процент растений, на которых обнаружен фитофаг – используют и в сельскохозяйственной практике. Для каждого вида можно установить определенную связь между процентом заселенных деревьев и средним числом особей на дерево (А.И.Воронцов, А.В.Голубев, Е.Г. Мозолевская, 1983).

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 насекомых на любых стадиях их развития (С.П. Расницын, 1978). Но некоторые методы позволяют все же учитывать представителей многих видов и даже отрядов насекомых (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 насекомых светоловушкой повреждается значительная часть насекомых.

Подробное обоснование и описание разных методов учета численности насекомых дано в книге Саузвуда (Т.Р.Е. Southwood, 1966).

Простейшие методы учета численности

Мы уже отмечали нереальность определения абсолютной численности насекомых в пределах того или иного биотопа. Можно учесть, например, в одной роще число поющих самцов какого-либо вида кузнечиков, но мы не узнаем таким образом, сколько еще тех самцов, которые по тем или иным причинам не пели во время учета. Аналогично учет всех летающих на поляне бабочек не может быть принят за полный. Он не является даже и относительным, так как на следующий день мы обнаружим в зависимости от погоды и физиологического состояния бабочек на той же поляне другое их количество, даже если их численность сохранилась прежней и не было ни эмиграции, ни иммиграции.

В энтомологии иногда применяют учет на линейных маршрутах (*маршрутный учет*). Очевидно, что данный метод применим только для учета крупных и хорошо заметных насекомых. Мы использовали этот метод, наблюдая крупных чернотелок в песчаной пустыне с небольшим количеством растений, где практически гарантирован учет на поверхности всех жуков данного вида на расстоянии до 5 м от наблюдателя. Тогда общая плотность популяции чернотелок, находящихся на поверхности, может быть определена по формуле:

$$P = \frac{N}{SR},$$

где P – плотность популяции в расчете на 1 м^2 , N – суммарное число насекомых, обнаруженных на обследуемой поверхности вдоль маршрута (только по одной стороне – слева или справа от наблюдателя), S – длина маршрута, R – ширина обследуемой поверхности – в нашем случае 5 м.

Маршрутный учет может оказаться полезным при изучении населения бабочек, летающих днем. Однако, как отмечалось выше, 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 насекомыми, либо при искусственных препятствиях для перемещения, например, постанковке загоронок, которые не могут перейти нелетающие насекомые. Кроме того, исходно предполагается, что эффективность метода сбора примерно одинакова при разных уровнях численности популяции. Предположим, что в первый улов насекомых на обследуемой территории мы выловили долю их 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 $pa(1 - p)^{x-1}$ 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 жужелиц. Этот автор огораживал участок, заселенный жужелицами, 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 издали по блеску. На неопушенных надкрыльях некоторых жуков метки почти не держатся, поэтому их метят, прокалывая надкрылья специальным пробойником или ампутируя 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. Рекомендуется 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 $0,5 \text{ м}^2$, при длине около 10 мм – $0,25 \text{ м}^2$. Если же длина тела меньше 10 мм, то можно ограничиться пробами площадью $0,125 \text{ м}^2$. Для учета же, например ногохвосток, могут быть использованы мелкие пробы $5 \times 5 \text{ см}$.

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 использована следующая формула:

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

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. Отметим, что 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:

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

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, \bar{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:

$$n = \frac{t_2 \left(\frac{1}{\bar{m}} + \frac{1}{K} \right)}{\epsilon^2}.$$

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

$$X_{\text{общ}} = \frac{\sum_1^i N_i X_i}{N},$$

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:

$$\delta_{\text{общ}}^2 = \frac{\sum_1^i N_i \delta_i^2}{N},$$

где δ_i – 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. Как мы отмечали выше, 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.

Здесь нет возможности останавливаться на особенностях учета различных насекомых, описанных в специальной литературе. Так, 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.Мозолева (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. Как мы уже отмечали, 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.

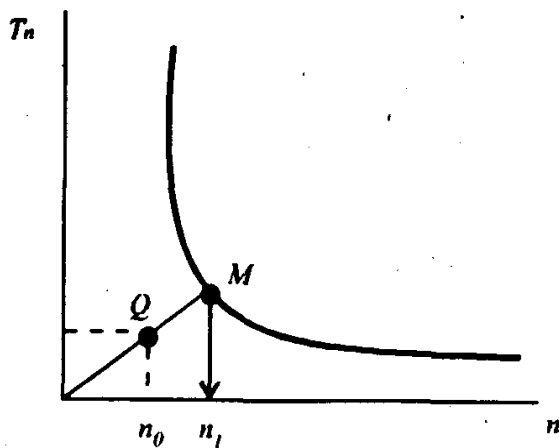


Рис.24. График последовательного учета численности насекомых с фиксированным уровнем точности. Ось абсцисс – число последовательно берущихся проб, ось ординат – суммарное число всех учтенных насекомых, n – число реально выполненных учетов, Q – число обнаруженных во время этих учетов насекомых, p – число 1 учетов, необходимое для определения численности с заданной точностью, M – ожидаемое число обнаруженных насекомых в n пробах (по А.И.Воронцову и др., 1983)

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 n_1 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.

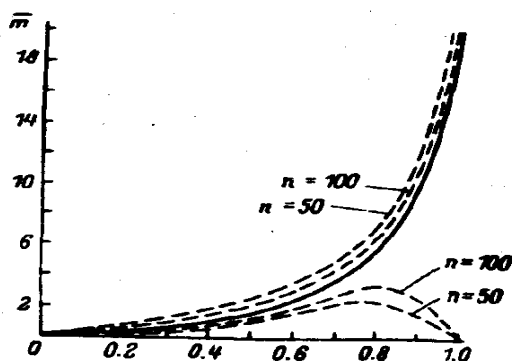


Рис.25. Линии отрицательного биномиального выбора 90%-ного доверительного интервала при обследовании 50 или 100 деревьев (растений). Ось абсцисс – доля заселенных деревьев, ось ординат – среднее число кладок на одно дерево (по А.И.Воронцову и др., 1983)

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 завесить или занизить 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.

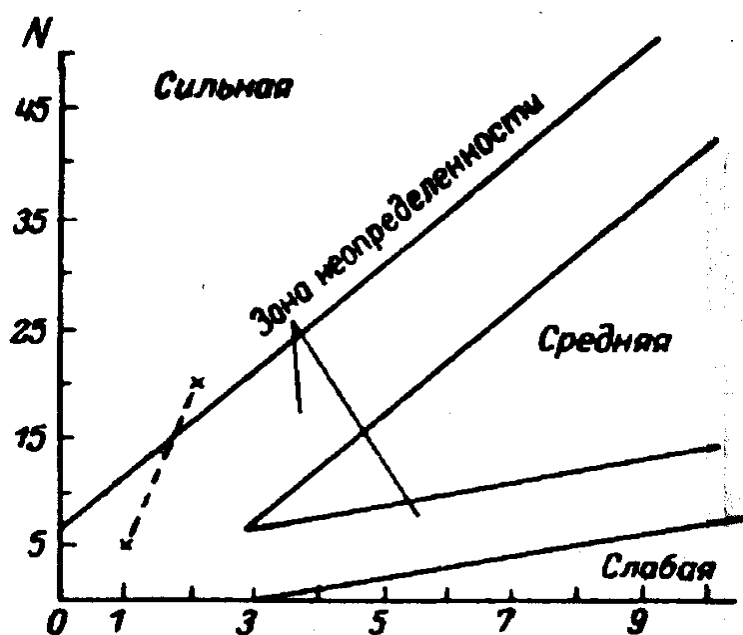


Рис.26. План последовательного учета яиц шелкопряда-монашенки *Porthetria monacha* L. Ось абсцисс – число последовательно берущихся проб (по 100 г хвои), ось ординат – суммарное количество обнаруженных яиц. Пунктирной линией показаны результаты реального учета, при сильной зараженности деревьев монашенкой (по А.И.Воронцову и др., 1983)

Более подробный расчет для последовательного учета приведен в статье А.И.Воронцова и др.(1983).

Метод корреляционных функций

Регулярные обследования с целью учетов насекомых проводятся многими организациями как в сельском, так и в лесном хозяйстве. Естественная цель этих обследований – во-время заметить начинающееся массовое размножение вредного вида. Однако массовые размножения редко ограничены каким-то одним полем или лесом. Изменения метеорологических условий, благоприятные для массового размножения сразу охватывают большой географический район. Кроме того, насекомые активно мигрируют, что приводит к определенному выравниванию плотностей популяций. Поэтому во многих случаях число учетов в районе можно сократить.

Ф.Н.Семевский предложил для рационализации системы учетов так называемый метод корреляционных функций. Суть его сводится к следующему. Определяют плотность популяций какого-либо вида во многих парах равноудаленных точек, например, на расстоянии 1 км друг от друга. Вполне вероятно, что если в одной точке из такой пары наблюдается высокая зараженность, то в другой на расстоянии в 1 км она тоже не будет низкой. И, наоборот, если вредитель в одной точке совсем отсутствует, то на расстоянии в 1 км его плотность навряд ли будет высокой. Следующие шаги – определение корреляции для пар точек, удаленных друг от друга на 10, 100 км и т.д. Очевидно, что чем дальше удалены друг от друга точки, тем менее сходны плотности популяций в этих точках. Возможен и такой случай, когда корреляция плотностей исчезает даже на близком расстоянии.

Если отложить на графике коэффициенты корреляции плотностей для все более удаленных точек мы получим график корреляционной функции, который может быть взят за основу для рационализации процесса учета в пределах данного географического района.

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 личиночных шкур.

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.

4. 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 известны 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.

Остановимся сначала на основных принципах составления таблиц выживания, а затем рассмотрим их конкретные примеры. В самом простом случае мы имеем дело с моновольтинным видом и неперекрывающимися поколениями. Предположим, что плотность популяции только что отложенных яиц (a_x) равна 1000 на один m^2 . 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 m^2 . Предположим далее, что позже можно обнаружить только 10 личинок второго возраста на 1 m^2 (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 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 м^2); m_x – число погибших на данной стадии особей (на 1 м^2); d_x – смертность (доля особей, погибших на данной стадии отданной 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 м^2 , 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 м^2 . 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 м^2 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 $0,5 \text{ м}^2$. Таким образом, можно было подсчитать число уходящих на окукливание гусениц на всем участке, а, кроме того, вскрывая пойманных гусениц, определить их зараженность мухой-тахинией *Cyzenis albicans* Fll., другими паразитами и микроорганизмами. Если на 1 м^2 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 *Syzenis* (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).

Таблица 3

Таблица выживания для мухи-тахины *Syzenis* (по Д.К.Варли, Д.Р.Градуеллу и М.П.Хасселлу 1978, с изменениями)

	a_x	$\log a_x$	k_x
Имаго – 1955 г.	0,15		
Потенциальное число яиц	300,0	2,48	
Личинки в гусеницах	6,2	0,79	1,69
Имаго – 1956 г.	0,3	-1,48	1,31

Примечание: обозначение граф те же, что и на таблице 2.

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).

Иногда наблюдаются и противоположные случаи. Так, в нашей лаборатории погибла культура кожеедов *Trogoderma glabrum* Herbst, которым дали в качестве дополнительного корма кусочки яблок, по-видимому, содержащие остаточные инсектициды. В результате пострадали только самцы, которые оказались чувствительнее самок, а оставшиеся самки, не будучи способными к партеногенезу, погибли, не оставив потомства.

Следовательно, 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 (тли¹) 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 аррентокия, 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 аррентокии 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 тополевый 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* Вг. 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.

¹ У тлей скорость размножения еще более увеличивается благодаря живорождению.

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. Поэтому настоящий раздел учебника может считаться переходным от экологии популяций к экологии биоценозов (экосистем).

Изучая динамику численности насекомых, мы должны проводить учеты численности (плотности популяций) одновременно всех насекомых данного вида на всех стадиях их развития или же только на какой–то одной стадии. При учете численности, особенно одной стадии, будут очень четко выражены ее сезонные изменения. Так, неблагоприятный сезон насекомое обычно переживает на какой–либо одной, чаще всего покоящейся стадии развития (яйцо, куколка). В это время численность особей на других стадиях развития, как правило, равна нулю.

В течение года пики численности проявляются соответственно числу генераций, если же этих генераций много, развитие насекомых разных поколений, как правило, перекрывается. В ряде случаев длительная жизнь насекомого на какой–либо из стадий также сглаживает пики численности. Таковы, например, многие жужелицы, имаго которых живут несколько лет.

В этой главе мы уделим основное внимание 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. Всю 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 сотне 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:

$$N_n = N(Fq)^n \quad (1)$$

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 N_0 -

$$V = \Delta N / N_0 \Delta t.$$

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

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

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:

$$\ln N_t = \ln N_0 + rt. \quad (4)$$

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_{t_1} в момент времени t_1 , и последующую численность N_{t_2} в момент t_2 , можно определить биотический потенциал по формуле:

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

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 потенциалом¹.

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.

Подчеркнем, что 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.

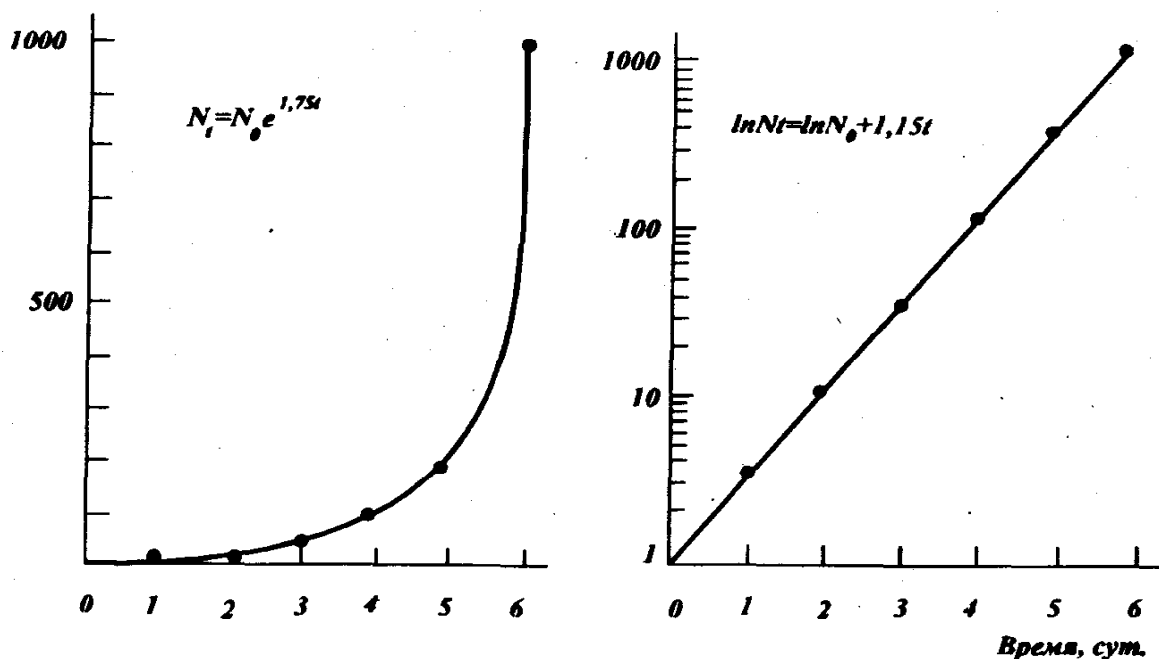


Рис.27. Рост численности популяции без ограничивающих воздействий. Показан рост численности одной и той же гипотетической популяции в арифметическом (слева) и логарифмическом (справа) масштабе (по Ю.Одуму, 1986)

Роль абиотических факторов среды.

Влияние абиотических факторов на насекомых подробно рассмотрено в предыдущих главах. Совершенно очевидно, что эти факторы, существенно изменяя уровень смертности и плодовитость насекомых, могут быть одной из основных причин изменений их численности во времени.

Остановимся отдельно на воздействии на численность насекомых некоторых наиболее важных абиотических факторов.

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.

¹Строго говоря, к сопротивлению среды здесь добавляются генетические изменения структуры популяции, которые при высокой численности снижают плодовитость, а также эмиграция.

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 затопление 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.

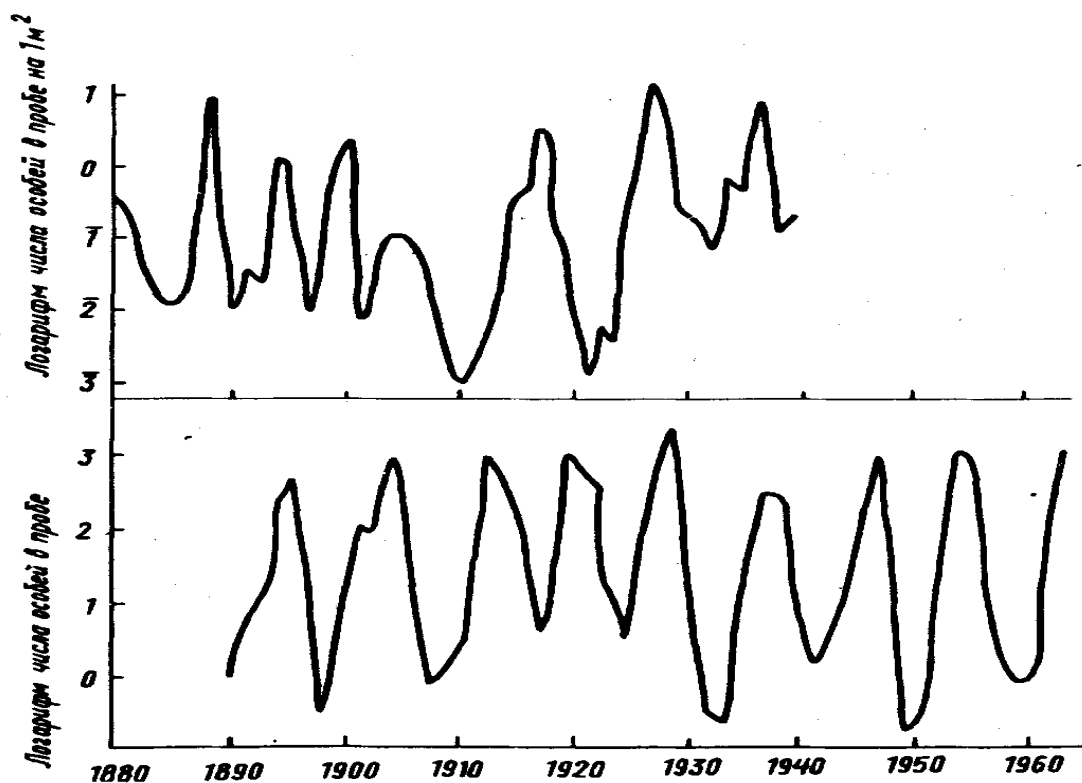


Рис.28. Многолетние колебания численности двух видов бабочек. Вверху – сосновая пяденица *Bupalus piniarius* L. в сосновом бору близ Литцлингена (Германия); внизу – лиственничная листовертка *Zeiraphera griseana* Hbn. в лиственничном лесу долины Энгадин (Швейцария) (по Ю. Одуму, 1986)

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 зависимыми от солнечной активности и, по-видимому, способными оказывать влияние на биологические объекты, являются: электромагнитное поле Земли, особенно переменное в диапазоне 10^{-3} –10 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? Мы отмечали выше, что 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.

Конечно, возможно и более косвенное воздействие электромагнитного поля на динамику численности насекомых. В опытах искусственное поле существенно ускоряет рост колонии некоторых микроорганизмов. Если это так, то повышенная солнечная активность может способствовать возникновению эпизоотии среди насекомых.

Инфразвуки могут влиять на уровень поведенческих реакций насекомых, однако их роль в динамике численности не исследовалась.

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. Как отмечалось выше, 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):

$$N = \frac{K}{1 + e^{-at}}$$

$$\text{где } a = \ln\left(\frac{K - N}{N}\right).$$

Эта кривая показана на рис.29, где также указаны точками данные эксперимента с жуками зерновыми точильщиками (*Rhyzopertha dominica* F.) (А.С.Сромби, 1945). Этих жуков разводили в небольших объемах зерна (10 г), причем корм еженедельно просеивали, удаляя все отходы и добавляя свежее зерно. Примерно через полгода каждая такая лабораторная популяция жуков достигала устойчивого уровня (около 340 жуков).

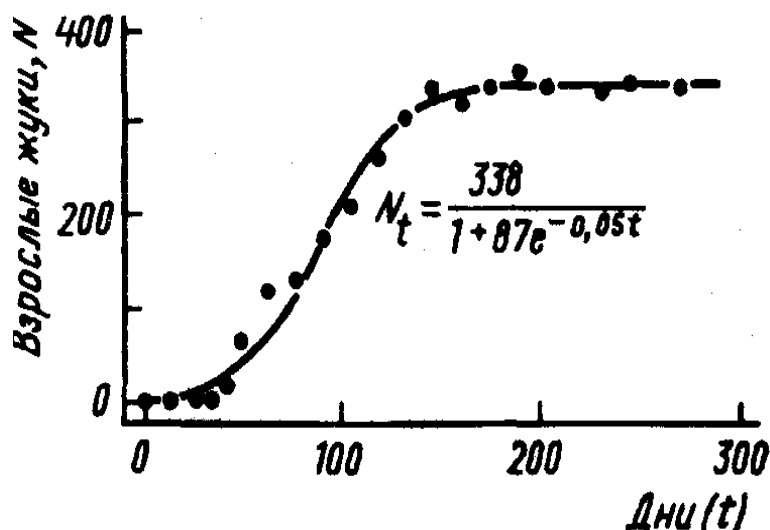


Рис.29.Нарастание численности жуков – зерновых точильщиков *Rhyzopertha dominica* F. в лабораторной культуре с ограниченным количеством корма (10 г зерен пшеницы, которые каждую неделю просеивали и дополняли до 10 г). Точками показаны результаты реальных наблюдений, кривая – расчет по формуле логистической зависимости, приведенной на рисунке (по А.Сромби, 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:

$$N_{n+1} = N_n S q F, \tag{8}$$

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 , потому 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 $\ln \lambda_n$ 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* (А.Д.Никольсон, 1950,1954).

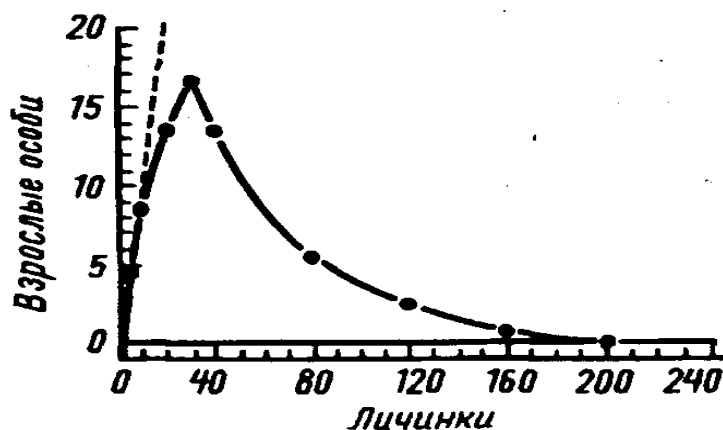


Рис.30. Зависимость между плотностью лабораторной популяции личинок и численностью имаго мух *Lucilia cuprina*. Пунктирной линией показан рост численности, который имел бы место при отсутствии внутривидовой конкуренции (по Л.Никольсону из Э.Макфедьена,1965)

В этих опытах имаго мух, находившиеся в садках, с избытком получали корм и, соответственно, откладывали много яиц. Эти яйца помещали в сосуд, где все вышедшие личинки получали одну строго ограниченную порцию пищи – 50 г мяса в день. В результате с ростом количества яиц и, соответственно, личинок, через несколько поколений наступал такой момент, когда конкуренция между личинками за пищу оказывалась настолько жесткой, что большинство из них не могло закончить развитие и погибало (рис.30). В этом поколении резко уменьшалось число взрослых мух и опять создавались благоприятные условия для развития личинок следующего поколения. Колебания численности (рис.31) возникали именно потому, что возрастание количества имаго усиливало конкуренцию не сразу же, а только в следующих поколениях. В других своих опытах этот же автор получил аналогичные колебания численности имаго, ограничивая их в пище, но при избытке корма для личинок.

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).

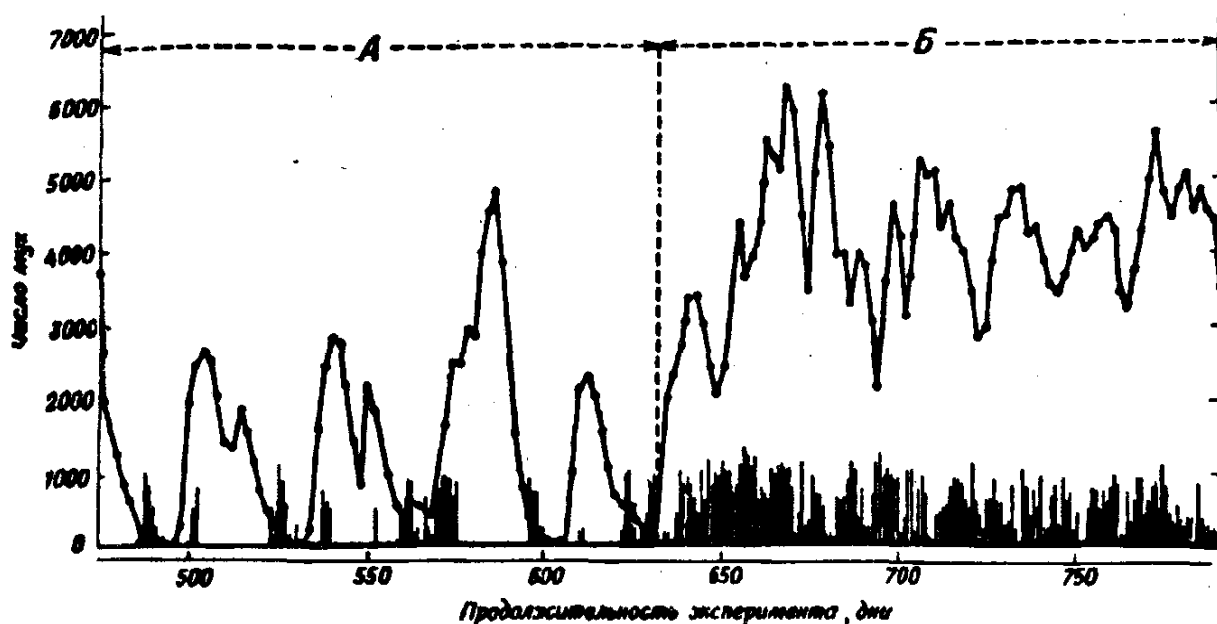


Рис.31. Развитие культуры мух *Lucilia cuprina* при избытке корма для имаго (А) и при введении строгого рациона для них (Б). Личинки получали ограниченное количество корма. Сплошная кривая – число имаго, вертикальные линии – число имаго в следующем поколении, полученных из яиц, отложенных в данный день. При избытке корма имаго откладывали настолько много яиц, что большинство личинок погибали из-за конкуренции. При этом возникали также колебания численности (по Л.Никольсону из Э.Макфедьена, 1966)

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. Повидимому, 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 хрущаки *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 паутинных 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 (6) следующим образом:

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

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

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.

Анализ этих уравнений показывает, что здесь возможны четыре ситуации: вытеснение вида 1 видом 2; вытеснение вида 2 видом 1; неустойчивое равновесие, приводящее в конце концов к гибели одного из видов и устойчивое равновесие. Последнее возможно только в том случае, если каждый вид при увеличении своей численности подавляет сам себя больше, чем другой вид. В случае вытеснения одного вида другим исход определяется уровнем биотического потенциала и способностью выживать при недостатке пищевых ресурсов.

Т.Парк (T.Park, 1948) изучал в лаборатории конкуренцию между двумя близкими видами мучных хрущаков *Tribolium castaneum* Herbst. и *T.confusum* Dur. Первый вид лучше развивается при повышенной температуре и влажности, а второй – в прохладных и более сухих условиях. Побеждал в конкуренции всегда тот вид, жизни которого больше соответствовали условия эксперимента. Однако если условия были нестабильными и менялись во времени, оба вида сосуществовали неопределенно долгое время.

В некоторых случаях насекомые способны, подобно хищникам, поедать своих конкурентов. В опытах А.Кромби (A.Crombie, 1946) вместе поселяли личинок малого мучного хрущака *Tribolium confusum* Dur. и суринамского мукоеда *Oryzaephilus surinamensis* L. Личинки мучного хрущака охотно поедали куколок мукоеда. В том случае, если все личинки и куколки находились в муке, суринамский мукоед быстро прекращал свое существование и эксперимент заканчивался. Однако в зернах пшеницы выживали оба вида, так как в узких пространствах между зернами часть куколок мукоеда оказывалась не доступной для хрущака. Того же эффекта удавалось добиться и в муке, если в нее помещали обрезки узких стеклянных трубочек, в которых личинки мукоеда могли безопасно окуклиться.

Итак, разнородность условий во времени и пространстве создает условия для сколь угодно долгого сосуществования даже близких видов. Любые два вида отличаются друг от друга не только по морфологическим и биохимическим признакам, но также и по своим экологическим возможностям. Следовательно, в естественной среде, к которой они приспособлены, всегда найдутся место и время, когда данный вид будет процветать, несмотря на присутствие мощных конкурентов.

Блестящим примером такого сосуществования являются насекомые, развивающиеся под корой деревьев: короеды и некоторые усачи. Каждый из видов предпочитает для поселения свою зону с определенным прогревом и увлажнением на определенной высоте над уровнем земли.

То, что каждый вид занимает свою экологическую нишу, не означает, однако, что нет конкурентных взаимоотношений на пограничных участках. Так, А.Понтин (A.Pontin, 1969) изучал сосуществование колоний муравьев *Lasius niger* L. и *Lasius flavus* F. Он показал, что плодовитость в колониях обоих видов увеличивается, если удалить близлежащие колонии *L.flavus*. Интересно, что колонии *L.flavus* больше угнетались своим же видом, чем чужим. Как мы указывали выше, резко выраженная внутривидовая конкуренция является основой для устойчивого сосуществования конкурирующих видов.

Вообще, в природе взаимоотношения между видами уже настолько "притерты", что заметить какую-либо конкуренцию между ними не всегда возможно. Нарастание численности видов обычно сдерживается и другими биотическими и абиотическими факторами и далеко не всегда доходит до такого уровня, когда начинает проявляться конкуренция за ресурсы. Правда, при обитании в быстро разлагающихся запасах органической пищи, таких как трупы или экскременты, конкуренция может быть очень жесткой. Здесь взаимоотношения между видами отличаются высокой напряженностью, что приводит, с одной стороны, к выработке тончайших органов чувств у взрослых насекомых, которые позволяют находить эти запасы пищи возможно раньше, с другой – в таких

кратковременных местах обитания четко выражена сукцессия, т.е. смена комплексов видов во времени.

Если же виды приспособлены приблизительно к одинаковым стадиям сукцессии, то конкуренция между ними может быть особенно суровой. Личинки мух, например, при обитании на падали или в навозе выделяют ряд химических веществ, препятствующих появлению питающихся тем же субстратом нематод и грибов.

Всем хорошо известно, что на жуках–могильщиках рода *Necrophorus* часто встречаются гамазоидные клещи *Poecilochirus necrophori*. Жуки переносят этих клещей с одного трупа на другой, обеспечивая им расселение. Но клещи оказываются исключительно полезными для могильщиков, так как уничтожают яйца падальных мух – главных конкурентов жуков–могильщиков.

Резко выражена также конкуренция за хозяина у перепончатокрылых паразитов.

Яркие примеры конкуренции дает случайная или намеренная интродукция новых видов. Так, в итоге "вторжения" рыжего таракана *Blattella germanica* L. в Восточную Европу ранее очень распространенный здесь черный таракан *Blatta orientalis* L., по-видимому, обладающий меньшим биотическим потенциалом, был вытеснен почти из всех мест своего обитания и сохранился в настоящее время преимущественно в подвальных помещениях около водопроводных труб.

Другим примером может служить интродукция на Гавайские острова паразитов для борьбы с плодовой мухой *Dacus dorsalis*. Три вида наездников–браконид, завезенные на эти острова, последовательно вытесняли друг друга (Н.А.Бесс et al., 1961).

Взаимодействия насекомого–фитофага и растения

В случае повреждения насекомыми растение способно "мобилизовать" защитные реакции и повысить свой иммунитет. При этом растение изменяет определенным образом свой химический состав, и начинает отпугивать насекомых. Вырабатываемые растением вещества могут препятствовать усвоению корма (например, при появлении в тканях растения ингибиторов протеиназы) или снижать плодовитость насекомых. В некоторых же случаях растение становится токсичным для фитофага. Широко распространены и другие способы самозащиты растения от поедающего его насекомого, например выделение смолы, в которой гибнет насекомое, или появление коркового слоя, мешающего питанию. Сложная картина механизмов, обеспечивающих устойчивость растения к насекомым подробно описана в работе И.Д.Шапиро и Н.А.Вилковой (1973). Таким образом, растение способно в определенной степени сдерживать увеличение популяции фитофага.

Однако при массовом размножении фитофага растение ослабляется и становится неспособным противостоять нападению. В этом случае возникает положительная обратная связь, приводящая в конце концов к распаду системы, т.е. к гибели растения. Интересный пример таких взаимодействий приводят А.С.Исаев и др. (1984), описывая динамику взаимодействия большого хвойного черного усача (*Monochamus urussovi* Fisch.) с его кормовым деревом – сибирской пихтой. Личинки этих жуков питаются лубом и частично древесиной, пихта же отлично защищается от них, интенсивно выделяя смолу. Но только здоровые деревья способны противостоять нападению усача. Поэтому жуки развиваются в основном за счет ветровала и отдельных старых и ослабленных деревьев, не причиняя вреда лесу. В какой-то мере жуки могут быть даже полезными, устраняя отстающие в росте деревья. Имаго же питаются, объедая кору с веток и иногда даже их окольцовывая. В норме этих жуков немного и они не наносят деревьям существенного вреда. Такая устойчивая популяция усача может существовать сколь угодно долго.

Совсем иная ситуация возникает при ослаблении и гибели части деревьев под влиянием пожаров, промышленных выбросов или после массового размножения сибирского шелкопряда, объедающего всю хвою. В этом случае жуки исходно имеют много субстрата, пригодного для развития личинок. Жуки размножаются в массе, и повреждений, наносимых имаго, становится так много, что от них ослабляются и практически здоровые деревья.

Численность популяции резко возрастает, и вспышка кончается только после гибели всех пихт в лесу.

В экологической литературе хищникам и особенно паразитам уделяется большое внимание, так как предполагается, что именно они регулируют численность популяции, увеличивая свой пресс при массовом размножении их жертв и ослабляя его в годы с низкой численностью.

Здесь мы основное внимание уделим паразитам, как влияющему на численность фактору. Модели хищничества очень близки к моделям паразитизма. Основное различие заключается в том, что у паразита число отложенных им яиц определенным образом соответствует числу найденных им хозяев, у хищника же эта связь не столь однозначна.

Простейшая модель взаимодействия популяций хозяина и паразита была представлена У.Томпсоном (W.R.Thompson, 1924). Эта модель была разработана для случая, когда плотность популяции хозяина исходно высока и поэтому паразит тратит мало времени на поиск. Предполагается также, что при каждой встрече самка паразита будет откладывать в хозяина по одному яйцу, (что не исключает возможность повторного заражения при последующей встрече). Тогда число отложенных всеми паразитами яиц N (=число встреч с хозяином) может быть определено по формуле:

$$N = PF,$$

где P – численность (плотность) паразита, а F – его средняя плодовитость. Если плотность определяется в расчете на 1 м^2 , то PF – это количество яиц, отложенных на 1 м^2 .

При случайном (пуассоновском) распределении яиц хозяина и возможности многократного заражения при повторных встречах, доля незараженных хозяев равна:

$$Q = e^{-\frac{PF}{N_t}}, \quad (10)$$

где e – основание натуральных логарифмов, P_t – плотность паразита в поколении t , N_t – плотность популяции хозяина в поколении t , F – плодовитость паразита.

Соответственно, плотность популяции хозяина в поколении $t+1$ будет:

$$N_{t+1} = N_t \lambda e^{-\frac{PF}{N_t}}, \quad (11)$$

а плотность популяции паразита в поколении $t+1$ будет:

$$P_{t+1} = N_t \left(1 - e^{-\frac{PF}{N_t}} \right). \quad (12)$$

При такой ситуации возможны два выхода: либо продуктивность паразита окажется слишком мала, чтобы существенно снизить биотический потенциал хозяина – тогда обе популяции будут увеличивать свою численность, либо паразит уничтожит всех хозяев и вымрет сам. При введении в модель верхнего уровня численности хозяина, допускаемого ресурсами, модель предсказывает полное вымирание и хозяина, и паразита. Если ввести в формулу верхний порог численности паразита, вся система может существовать неограниченно долго. Однако модель Томпсона основана на неверной предпосылке о независимости количества яиц, отложенных паразитом, от плотности популяции хозяина. Этого недостатка лишена модель Л.Никольсона и В.Бейли (A.J.Nicholson, V.A.Bailey, 1935), которые также пытались объяснить имеющее обычно место в природе длительное сосуществование паразита и хозяина.

Эти авторы исходили из следующих предположений. В течение своей жизни самка паразита в поисках хозяина обследует определенную площадь – a . Величину этой площади можно считать в среднем постоянной и характерной для вида. Можно предположить далее, что поиск беспорядочен и траектория движения самки напоминает броуновское движение. Действительно, например, у трихограммы перемещение самок в поисках яиц хозяина происходит по сложной запутанной линии (рис.32) (отметим, однако, что при попадании на участок поверхности, загрязненной кайромоном – привлекательным для паразитов веществом, оставляемым бабочкой на поверхности при откладке яиц, характеристики

движения трихограммы меняются и резко возрастает число поворотов). Другое предположение этих авторов – количество яиц, которое может отложить самка паразита, не ограничено по сравнению с числом хозяина.

Приняв эти предположения, перейдем к самой модели. Очевидно, что если плотность популяции хозяина N , а самка паразита обследует площадь a , то она встретит и соответственно заразит aN хозяев, т.е. ее плодовитость

$$F = aN.$$

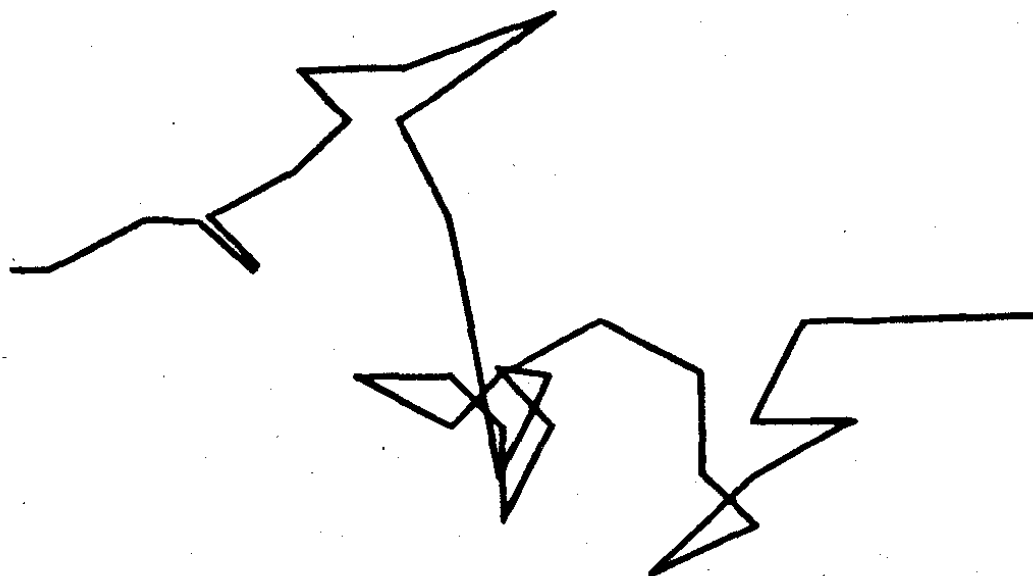


Рис.32. Пример траектории движения трихограммы на горизонтальной плоскости. Точки нахождения трихограммы через определенные интервалы времени соединены прямыми (по В.Б.Чернышеву и др., 1988)

Подставив это значение в формулу Томпсона (12), получим, что число погибших от паразита хозяев, равное числу паразитов в следующем (поколении, будет:

$$P_{t+1} = N_t (1 - e^{-aP_t}) \quad (13)$$

Если территория, обследуемая одной самкой, равна a , то группа самок P обследует площадь, меньшую произведения aP , так как траектории самок перекрещиваются друг с другом. Анализ этих случайных перекрытий обследованных территорий показывает, что имеет место следующее соотношение:

$$\ln \frac{N_t}{S_t} = aP, \quad (14)$$

где N_t – исходное число хозяев, S_t – число хозяев, оставшихся незараженными. Соответственно, зная плотности популяций паразита и хозяина, а также процент зараженных хозяев, можно определить величину территории a , обследуемой одной самкой. Если каждая выжившая особь хозяина производит в среднем F_N потомков (плодовитость хозяина), то плотность популяции хозяина в поколении $t+1$ будет равна:

$$N_{t+1} = S_t F_N.$$

Эту формулу можно переписать следующим образом:

$$N_{t+1} = N_t \frac{S_t}{N_t} F_N$$

Логарифмируя это уравнение, получаем:

$$\ln N_{t+1} = \ln N_t - \ln \frac{N_t}{S_t} + \ln F_N.$$

или, используя равенство (14):

$$\ln N_{t+1} = \ln N_t - aP + \ln F_N. \quad (15)$$

Пользуясь последней формулой, можно рассчитать плотность популяции хозяина в последующем поколении. Очевидно, что число паразитов в следующем поколении должно быть равно числу зараженных хозяев в предыдущем поколении.

Эта модель была проверена в теплице, где имелись белокрылки *Trialeurodes vaporariorum* и ее паразит *Encarsia formosa* (Т.Бернетт, 1958). Результаты этого эксперимента представлены на рис. 33. Можно видеть неплохое совпадение теоретически вычисленных и экспериментальных данных. Для подобных взаимодействий типично некоторое отставание во времени изменений популяции паразита, за счет чего и возникает колебательный процесс.

В принципе, вся система будет равновесной, если $N_t = N_{t+1} = N_{t+2}$ и т.д. Если подставить это равенство в формулу (15) мы получаем, что:

$$aP = \ln F_N$$

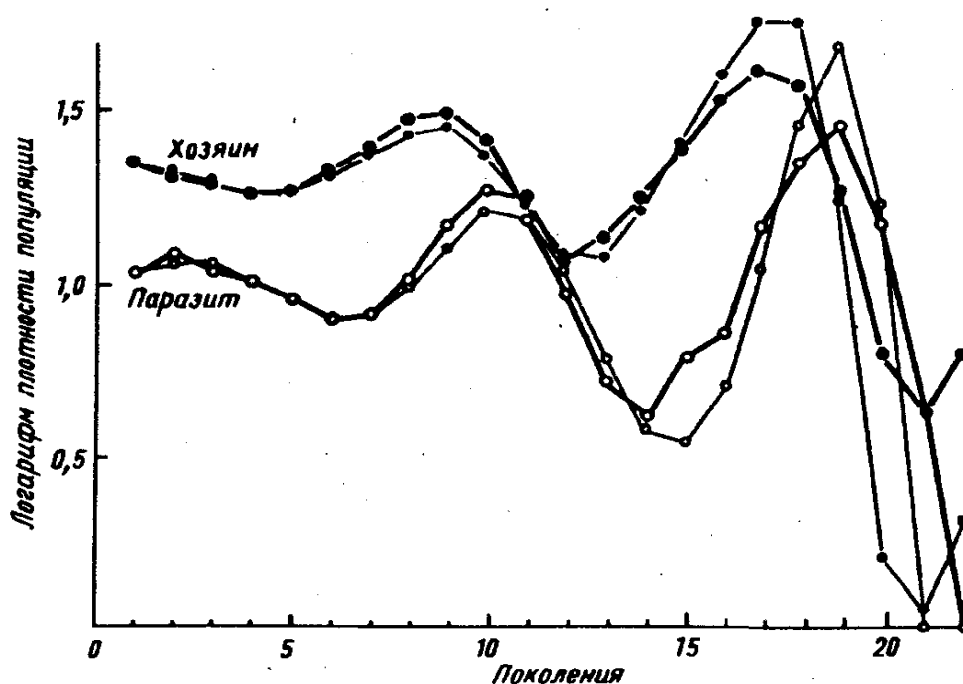


Рис.33. Взаимодействия между популяциями тепличной белокрылки *Trialeurodes* и ее паразита *Encarsia* в опытной теплице. Толстые линии – результаты наблюдений, тонкие линии – расчет по формуле (по Т.Бернетту из Дж. Варли и др., 1978)

Однако эта стабильность неустойчива и при любом выходе плотности за пределы этих величин начинаются все усиливающиеся колебания. Возрастающий размах колебаний должен привести к гибели либо паразита, либо хозяина. Действительно, если противопоставить на графике друг другу изменения плотностей популяций паразита и хозяина (рис.34), то мы получим раскручивающуюся спираль, которая при дальнейшем развитии системы должна пересечь одну из осей. Однако эти взаимодействия легко стабилизировать, если ввести в модель дополнительный регулирующий фактор – смертность, зависящую от плотности популяции. Сам же Никольсон объяснял это несоответствие модели и наблюдающихся в природе ситуаций тем, что возникающие колебания не могут быть синхронными даже в удаленных друг от друга частях одной и той же популяции. Тогда, при вымирании популяции на ограниченном участке она немедленно будет восстановлена за счет мигрантов с близлежащих участков.

Колебания численности хозяина и паразита должны возникать и, исходя из формул, предложенных А.Лоткой (А.Lotka, 1925). Для описания роста численности хозяина была предложена следующая формула:

$$\frac{dN}{dt} = rN - kNP,$$

где r – биотический потенциал хозяина, N – его численность, P – численность паразита и k – коэффициент взаимодействия, пропорциональный числу жертв паразита.

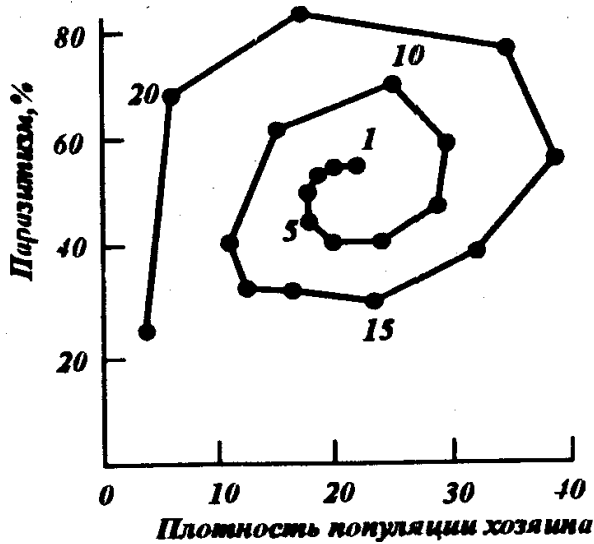


Рис.34. Данные рис.33, представленные как изменения соотношения между численностями популяций хозяина и паразита во времени. Цифры у кривой оказывают номер поколения (по Дж. Варли и др., 1978)

Тогда скорость изменений численности паразита может быть описана следующим образом:

$$\frac{dP}{dt} = kNP - DP,$$

где D – показатель смертности паразита по разным причинам. Колебания возникают в этой модели, как и в предыдущей, потому, что рост численности хозяина увеличивает численность паразита лишь с некоторым запозданием.

На рис.35 показаны такие теоретически предсказанные колебания на примере лабораторных культур двух видов клещей: растительноядного и хищника.

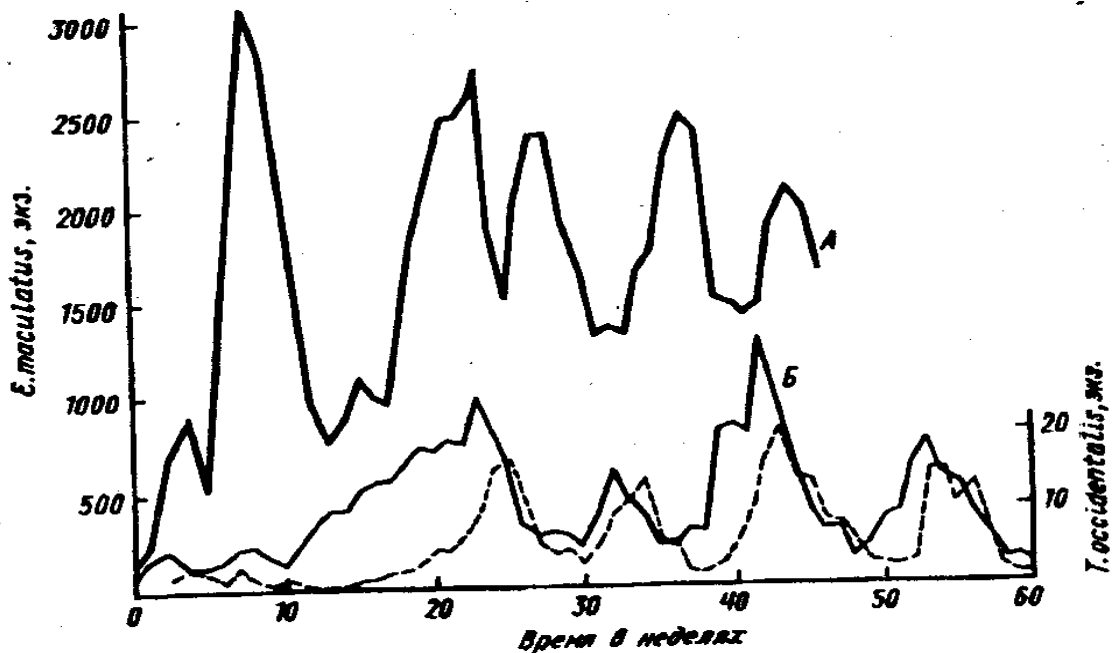


Рис.35. Колебания численности лабораторной культуры паутинового клеща *Eotetranychus maculatus* в чистой культуре (А) и при взаимодействии с хищным клещом *Typhlodromus occidentalis* (Б). Сплошная линия – жертва, пунктир – хищник (по С. Huffaker et al. из Г.А. Викторова, 1967)

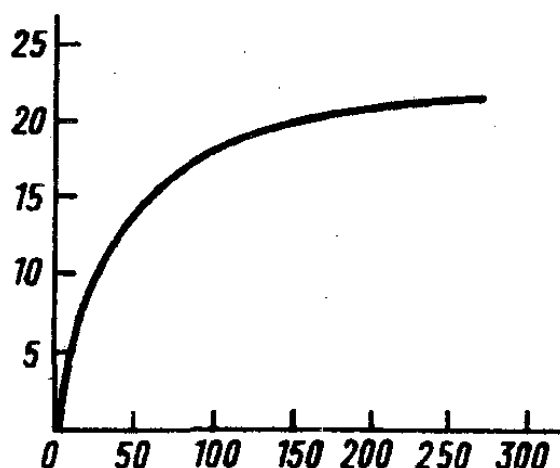
В первоначальных экспериментах хищник быстро размножался следом за жертвой и, наконец, полностью ее уничтожал. Потребовалось существенно усложнить эксперимент, облегчив перемещение к источникам корма (апельсинам) растительноядным клещам и затруднив поиск хищникам. Таким образом удалось получить всего три цикла колебаний. Однако в природных популяциях обычно не удается пронаблюдать подобных периодических изменений в системе паразит–хозяин.

Одно из наиболее рискованных допущений модели Никольсона–Бейли, что плодовитость паразита беспредельна и количество отложенных яиц увеличивается прямо пропорционально плотности популяции хозяина, независимо от ее уровня. Чаще всего с ростом численности хозяина происходит как бы "насыщение", возможности паразита исчерпываются и доля зараженных хозяев становится все меньше. Это связано с тем, что как паразит, так и хищник должны потратить на жертву определенное время – время "обработки". С ростом численности жертвы сокращается только время поиска, но не время "обработки". Остроумная модель подобной реакции была предложена К.Холлингом (C.S.Holling, 1959). На стол случайным образом выкладывали диски из наждачной бумаги диаметром 4 см каждый. Испытуемая с завязанными глазами садилась за стол и на ощупь искала диски, а находя их, откладывала в сторону. Такой поиск продолжался в течение одной минуты. Опыты повторялись многократно, причем число дисков на столе менялось от 4 до 256 на 9 квадратных футов. Итог этих экспериментов показан на рис.36. Подобные же кривые были получены ранее в экспериментах, где паразиту предоставлялось разное количество хозяев для заражения. Начиная с определенной численности хозяина, число зараженных особей оставалось практически постоянным, например для хальциды *Dahlbominus fuscipennis* (Т.Вурнетт, 1956), заражающей куколок пилильщика *Neodiprion sertifer* и для других паразитов, например *Mormoniella vitripennis*, заражающего пупарии синантропных мух (Е.С.Смирнов, М.С.Владимировой, 1934). Интересно, что кривые на графиках, полученных Е.С.Смирновым и М.С.Владимировой, переходят в линии, параллельные оси абсцисс на разных уровнях в зависимости от вида хозяина. Следовательно, "обработка" пупария, например комнатной мухи или каллифоры, занимает разное время. Кроме того, время "обработки" жертв может увеличиваться и с насыщением хищника (Н.Нарвонен, Е.Ранта, 1992).

Математическая модель, предложенная К.Холлингом, может быть выражена следующей формулой:

$$P_{t+1} = \frac{cTN_t}{1 + cT_h N_t},$$

где P_{t+1} – плотность популяции паразита в следующем поколении, что равно числу найденных и зараженных предыдущим поколением хозяев, T – длительность интервала времени, в течение которого проводится поиск, T_h – время "обработки" (handling) хозяина, N_t – плотность популяции хозяина, c – быстрота обнаружения хозяина (скорость поиска, умноженная на вероятность его нахождения). Модель Холлинга в определенной степени



обобщает модели Томпсона и Никольсона–Бейли, которые являются ее частными случаями. Однако модель Холлинга основана на предположении о бессистемном поиске жертвы, в природе же паразита часто привлекают кормовые растения хозяина или его скопления.

Рис.36. Количество дисков наждачной бумаги – "жертв", найденных за 1 мин наблюдателем – "хищником" на ощупь в зависимости от количества этих дисков, положенных перед ним на столе ("плотности популяции жертвы") (из C.S.Holling по P.Price, 1984)

Итак, очевидно, что как паразиты, так и хищники могут сдерживать кассовое размножение хозяина только до определенного его предела. Несдерживаемый рост численности хозяина выше этого предела называют *ускользанием*. Этому эффекту придают большое значение в объяснении массовых размножений насекомых.

Возможность дестабилизации естественными врагами численности хозяина является выводом практически всех моделей, описывающих эти взаимодействия (А. А. Шаров, 1986). Подчеркнем, что это не означает, что паразиты и хищники непригодны для биометода, так как обычная цель последнего не столько стабилизация численности вредителя, сколько снижение этой численности.

Эффективность подавления хозяина паразитом или хищником q – может быть определена по формуле

$$q = N_1 / N_0,$$

где N_1 – плотность популяции хозяина после выпуска искусственно заеденного паразита, а N_0 – плотность популяции до выпуска. Использование биометода можно считать удачным при значении q в пределах от 1/40 до 1/300 (M.P.Hassell, D.Wange, 1984). Однако необходимо помнить, что при очень высокой численности вредителя, способствующей конкуренция за пищу и распространению заболеваний, интродуцированный паразит, устраняя часть хозяев, может ослабить внутривидовую конкуренцию таким образом, продлить массовое размножение. Правда, использование химического метода приводит в первую очередь к уничтожению паразитов и этим создает условия для новой вспышки размножения вредителя.

Эпизоотии

Список возбудителей заболеваний насекомых довольно обширен и включает в себя вирусы, бактерии, грибы, простейших и нематод. Можно считать твердо установленным, что повышение плотности популяции увеличивает возможность передачи вирулентного начала от одной особи к другой и тем самым способствует возникновению эпизоотии. Правда, для начального развития эпизоотии достаточно высокой плотности популяции в каком-то ограниченном районе, далее резко возрастает смертность и там, где плотность была незначительной.

Возникновение эпизоотии в существенной степени зависит также от сезона и погоды. Появлению грибных эпизоотии способствует высокая влажность, благоприятная для длительного сохранения спор. Многие заболевания, особенно вирусные, чаще возникают при высокой температуре. Однако низкая температура приводит к снижению сопротивляемости организма и проявлению латентных и хронических вирусных заболеваний.

Эффект как естественной, так и искусственно вызванной эпизоотии в какой-то мере напоминает действие инсектицида. За резким снижением численности следует интервал времени, в течение которого популяция подавлена, после чего возможен новый подъем численности. Тем не менее эпизоотия не уничтожает непосредственно паразитов и хищников и, таким образом, не снижает естественную устойчивость экосистемы. Правда, численность паразитов и хищников все же снижается как за счет уменьшения кормовой базы, так и из-за гибели паразита вместе с инфицированным хозяином. Поэтому после эпизоотии численность популяции может временно установиться на более высоком уровне, чем до нее.

Спад эпизоотии возникает не только из-за вызванного ею снижения численности популяции. Эпизоотия приводит к изменению генетической структуры популяции, оставляя особей, не восприимчивых или мало восприимчивых к болезнетворному началу. Кроме того, у отдельных особей возможно появление иммунитета. Практически в каждой популяции имеются такие устойчивые к заболеванию особи, поэтому популяция от эпизоотии никогда не погибает полностью. После эпизоотии постепенно вместе с численностью восстанавливается генетическая структура популяции, близкая к прежней, и, соответственно, опять повышается восприимчивость к заболеванию.

Модифицирующее и регулирующее воздействие факторов.

В предыдущих разделах было рассмотрено воздействие различных абиотических и биотических факторов на численность популяции. Большинство экологов считало, что это воздействие может быть двояким. Указывалось, что фактор может воздействовать на численность, независимо от ее уровня (модифицирующее воздействие). Только при таких воздействиях популяция не могла бы оставаться на каком-то постоянном среднем уровне, она или безмерно бы размножилась, или погибла. Так как в природе этого обычно не происходит, предполагалось, что ряд факторов оказывает регулирующее воздействие на численность, т.е. автоматически поддерживает ее на определенном среднем уровне. Для регулирующего воздействия необходима обратная связь: не только влияние фактора на популяцию, но и обратное воздействие уровня численности популяции на фактор. Очевидно, что при такой классификации погоду и вообще все абиотические факторы следует отнести к модифицирующим, так как численность популяции не может влиять на них. Большинство же биотических факторов, в принципе, могут быть регулирующими. Например совершенно очевидно, что численность хозяина всегда будет влиять на численность специализированного паразита

Однако в природе в зависимости от обстоятельств любой фактор может быть и модифицирующим, и регулирующим. Сила воздействия любого фактора определяется не только его уровнем, но и степенью защищенности тех объектов, на которые он воздействует. Конечно, сама популяция не может влиять на погоду, но при ее большой плотности она будет использовать менее благоприятные пищевые ресурсы, что снизит физиологическую устойчивость особей. При высокой плотности будут освоены и плохие укрытия, а это, естественно, увеличит смертность насекомых во время неблагоприятной погоды или сезона. Все это приведет к тому, что воздействие абиотических факторов будет существенно зависеть от плотности популяции и, следовательно, может быть регулирующим.

Здесь необходимо строже определить условия, при которых возможно регулирование. Автоматическое поддержание определенного среднего уровня возможно лишь при отрицательной обратной связи. В данном случае отрицательное воздействие фактора должно усиливаться при увеличении численности популяции. Мы оценивали выше изменения численности популяции по ее коэффициенту размножения. Напомним, что этот коэффициент $\lambda = N_{t+1} / N_t$, т.е. равен соотношению численностей последующего и предыдущего поколений. Можно говорить об отрицательной обратной связи, если с увеличением плотности популяции коэффициент ее размножения под влиянием какого-либо фактора монотонно убывает.

Очевидно, что даже при наличии обратного воздействия численности популяции на фактор далеко не всегда будет иметь место регулирование. Приведем следующие схематические примеры.

Предположим, что на одном растении в посевах в среднем было по 10 тлей. Из них каждая десятая тля была уничтожена наездниками афидами. Во втором поколении число тлей на одно растение возросло до 100. Одновременно возросло до 10 и число зараженных тлей на одном растении. Итак, с возрастанием численности тлей увеличилось и число их энтомофагов. Оказывали ли они регулирующее или только модифицирующее действие на популяцию тлей?

Если бы не было данного энтомофага, коэффициент размножения тлей был бы равен $\lambda = 100/10 = 10$. В присутствии же энтомофага он тоже равен 10 ($\lambda = 90/9 = 10$). Следовательно, присутствие энтомофага в данном случае не меняет коэффициента размножения и оказывает лишь модифицирующее, но не регулирующее действие на популяцию тлей.

В приведенном выше примере процент зараженных тлей оставался стабильным (10%). Представим себе, что этот процент возрастает в следующем поколении до 20. Тогда, если в отсутствие энтомофага, как и в предыдущем примере, коэффициент размножения равен 10 – (100/10), то в его присутствии он будет равен: $(100-20)/(10-1) = 80/9 = 9$. Если в дальнейшем

с ростом численности тлей коэффициент их размножения под влиянием наездников будет продолжать падать (регулирующее воздействие), то в каком-то поколении он станет меньше единицы и численность тлей начнет уменьшаться.

Быстрое возрастание процента уничтоженных энтомофагом особей при увеличении численности популяции называют *функциональной реакцией*. Такая реакция возможна как в результате более легкого нахождения жертвы, так и концентрации энтомофагов в местах скопления их жертв. К тому же результату приводит *численная реакция* энтомофага, возникающая за счет увеличения численности его популяции при большом количестве корма. Естественно, что для такого увеличения численности требуется значительно больше времени. Конечно, численная реакция более типична для специализированных энтомофагов, так как у неспециализированных хищников и паразитов их численность будет зависеть от суммарной численности популяций всех их жертв.

Весьма распространен и такой случай, когда энтомофаг по тем или иным причинам не успевает за увеличением численности его жертвы. Возьмем к тому же примеру о тлях, несколько изменив его условия. Предположим, что, если в первом поколении было заражено 10% тлей, то во втором – только 5%. По абсолютной численности увеличилось и число здоровых тлей (с 9 до 95 на одно растение), и число зараженных тлей (с 1 до 5 на одно растение). Однако, в присутствии энтомофага коэффициент размножения равен $95/9 \cong 10,5$, а при его отсутствии – 10. Следовательно, энтомофаг увеличивает коэффициент размножения, вместо отрицательной обратной связи возникает положительная связь, дестабилизирующая систему.

Очевидно, что в одной и той же паре энтомофаг–хозяин при несомненном обратном влиянии численности хозяина на численность энтомофага может возникнуть любая из перечисленных выше ситуаций: или регуляция (стабилизация) численности хозяина, или отсутствие какого-либо воздействия на коэффициент размножения, или дестабилизация популяции хозяина. По-видимому, чем быстрее размножается хозяин, тем больше возможность ускользания его популяции из под контроля энтомофагов. Можно также предположить, что пороги ускользания должны быть различными для разных энтомофагов, а также зависеть от погоды и других условий.

Мы уже отмечали выше, что воздействие любого фактора на популяцию определяется не только уровнем этого фактора, но и степенью защищенности особей в популяции. Тогда описанные выше примеры, показывающие плавный переход от регулирования к дестабилизации, могут быть применены к воздействию погоды и любых других факторов. Следовательно, любой фактор, воздействующий на численность популяции, в зависимости от обстоятельств может быть и модифицирующим (дестабилизирующим), и регулирующим.

Фазовый портрет динамики численности

Динамику численности популяции любого насекомого можно представить в виде так называемого фазового портрета (рис.37 – А.С.Исаев и др., 1984). Независимая переменная x на этом графике – плотность популяции (ось абсцисс), зависимая y – коэффициент размножения (ось ординат). Очевидно, что при $y=1$ популяция стабильна, если $y>1$, то популяция возрастает, а $y<1$ – убывает. Согласно сказанному выше, коэффициент размножения обратно пропорционален плотности популяции. Поэтому мы вправе представить зависимость y от x в виде гиперболы, кривой, соответствующей обратной пропорциональности ($y=a/x$).

Проведем на графике прямую $y=1$. Точка пересечения этой прямой с гиперболой (a) покажет устойчивое состояние популяции. При вызванном какими-либо внешними обстоятельствами (для фитофага обычно ослаблением кормового растения) увеличении плотности популяции коэффициент размножения снизится и популяция автоматически вернется к прежнему устойчивому уровню. При снижении численности популяции, наоборот, будет иметь место увеличение коэффициента размножения и возврат к той же устойчивой точке.

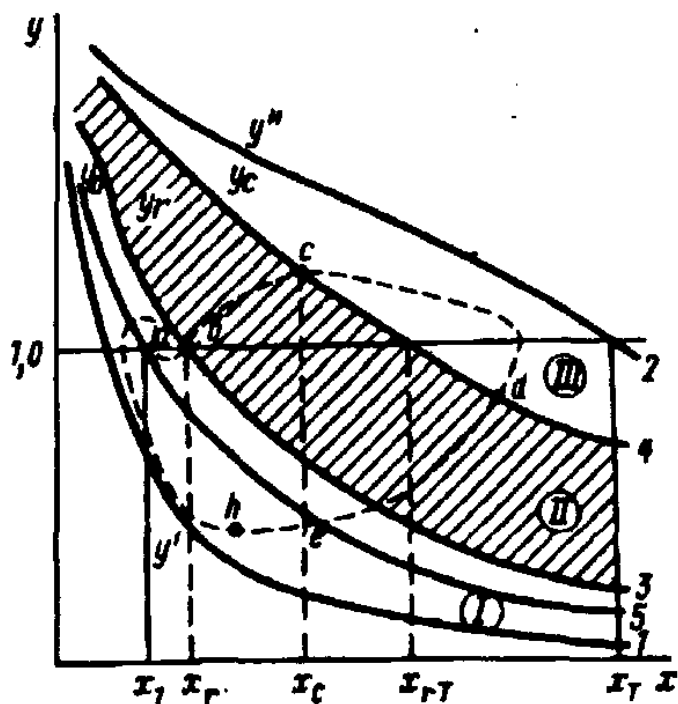


Рис.37. Фазовый портрет динамики численности популяции фитофага (схема – ось абсцисс – плотность популяции, ось ординат – коэффициент размножения): I – область действия регуляторных механизмов со слабой инерцией (ограничена кривыми y' и y_r); II – область максимальной инерционности регуляторных механизмов (ограничена кривыми y_r и y_c); III – область действия безынерционных механизмов регуляции (ограничена кривыми y_c и y'). Кривые: 1 – нижняя с граница фазового портрета y' , 2 – верхняя граница фазового портрета y'' , 3 – пороговая y_r , 4 – буферная y_c , 5 – статическая y_0 . Фазовая траектория вспышки: bc – фаза нарастания численности популяции, cd – максимума, de – разреживания, eh – депрессии, ha – фаза восстановления стабильной численности. Характерные точки: x_1 – значение стабильной плотности популяции, x_r –

пороговая плотность, x_c – оптимальная плотность, x_{rT} – минимально предельная плотность на фазе максимума вспышки, x_T – максимально предельная плотность (по А.С. Исаеву и др., 1984)

Однако сказанное справедливо, если действуют только безынерционные механизмы, регулирующие численность в пределах одного поколения. В природе же на этом уровне численности обычно основными являются запаздывающие с действием инерционные механизмы (например, численная реакция энтомофага или изменения биохимических свойств растения под влиянием интенсивного питания фитофага). Благодаря такой инерционности популяция "ускользает" от сдерживающих ее факторов и переходит к массовому размножению. Сначала увеличиваются и коэффициент размножения, и численность популяции (отрезок кривой $b - c$). Точка c соответствует предельному процветанию популяции, когда высокая плотность сочетается с максимальным коэффициентом размножения. Однако начиная с этой точки вступают в действие безынерционные механизмы (исчерпание ресурсов, эпизоотии). Поэтому коэффициент размножения постепенно снижается. Численность же продолжает нарастать до тех пор, пока этот коэффициент остается больше единицы. Далее же и численность начинает убывать. Кривая переходит в зону действия инерционных механизмов с точки d . Уже размножившиеся с начала вспышки энтомофаги еще более снижают и коэффициент размножения, и соответственно численность. Впрочем, снижение численности после вспышки может быть связано с интенсивной эмиграцией (М.Д. Корзухин, Ф.Н. Семевский, 1992).

Далее с понижением плотности пресс регулирующих факторов ослабевает. Начиная с точки L коэффициент размножения возрастает, но численность популяции продолжает снижаться, поскольку он еще меньше единицы.

Помимо уже известной нам основной параболы на график нанесены также кривые, ограничивающие пределы возможного для данного вида фазового портрета и связанные с его биологическими свойствами и возможностями биоценоза: нижняя граница фазового портрета – y' и верхняя граница – y'' . Выход системы за верхнюю границу возможен лишь на очень короткое время, которое значительно меньше времени генерации, так как мощные безынерционные процессы сразу же возвращают систему в ее пределы. Нижние пределы менее определены, популяция может вымирать и восстанавливаться заново за счет мш–

рантов. На график еще нанесены две кривые 3 и 4 (y_r и y_c), которые показывают область максимального воздействия инерционных процессов.

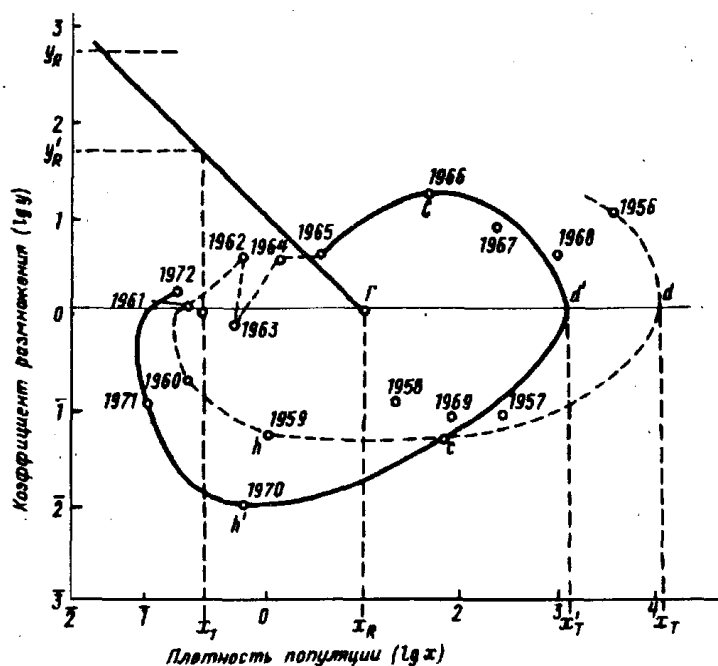


Рис. 38. Фазовый портрет динамики численности сибирского шелкопряда *Dendrolimus sibiricus* Tshtvr. Оси абсцисс и ординат представлены в логарифмах, цифры у кривых обозначают годы, наклонной прямой показаны пороговые значения соотношения плотности популяции и коэффициента ее размножения, приводящие к вспышке, y'_R – значение коэффициента размножения, приводящее к вспышке при стабильной в норме численности x_R . Прочие обозначения те же, что на рис. 37 (по А.С.Исаеву и др., 1984)

Таким образом, благодаря инерционности регулирующих популяцию факторов, вместо немедленного возврата к устойчивому состоянию возникает определенный циклический процесс, который в конце концов тоже приводит популяцию к устойчивому состоянию. Именно такие циклические процессы обнаруживаются при длительном наблюдении за численностью многих насекомых. Так, на рис.38 показан фазовый портрет динамики численности сибирского шелкопряда (А.С.Исаев и др., 1984) за срок с 1956 по 1972 г. Здесь четко выявляются два таких популяционных цикла и зона наибольшей стабильности (поскольку на этом рисунке применена логарифмическая шкала, то коэффициент размножения, равный единице, представлен как $\lg 1=0$).

Очевидно, легче всего искусственно регулировать численность на отрезке $a-b$, когда создаются благоприятные условия для фитофага и пресса природных энтомофагов оказывается еще недостаточно для сдерживания его размножения. На этом этапе выпуск небольшого количества искусственно разведенных энтомофагов может снизить еще небольшую численность фитофага до стабильного уровня. Гораздо больше усилий понадобится, чтобы стабилизировать численность на фазе $b-c$, когда равновесие уже нарушено. Начиная с точки c и далее любые меры искусственного регулирования численности, за исключением самых радикальных и опасных для биоценоза, могут привести к продлению вспышки массового размножения. К сожалению, именно на этой фазе $c-d$ при самой высокой численности массовое размножение становится очевидным, численность переходит *экономический порог вредоносности* и надо принимать срочные меры.

Весь цикл, изображенный на фазовом портрете, у лесных насекомых занимает несколько лет. В сельскохозяйственной же практике, особенно у поливольтинных насекомых, все фазы этого цикла протекают значительно быстрее. Во многих случаях из-за общей неустойчивости агроценоза популяция выходит из под контроля естественных сдерживающих факторов практически ежегодно. В некоторых же случаях пресс естественных врагов оказывается настолько слабым, что вспышка принимает перманентный характер.

Принцип ультрастабильности

Воздействие любого фактора на популяцию определяется уровнем численности последней. При этом каждый из факторов оказывает максимальное воздействие на

определенном уровне плотности, а при более высоких уровнях его значение может быть невелико. Поэтому с ростом численности популяции то одни, то другие факторы оказываются регулируемыми ее численность и являются преградой на пути массового размножения (рис.39).

Такая ступенчатая схема регуляции обеспечивает ее ультрастабильность (Г.А.Викторов, 1967). На наиболее низком уровне численности популяция сдерживается многоядными хищниками и паразитами. На более высоком уровне основным регулятором являются специализированные энтомофаги. Эпизоотии и нехватка корма реально влияют на численность при ее высоком уровне. В природе, однако, достижению такой численности препятствует массовая эмиграция или дифференциация популяции во времени, например по длительности диапаузы.

Диапазон плотности, в котором фактор может регулировать численность популяции, связан прежде всего со способностью этого фактора быстро реагировать на изменение плотности, с его инерцией. Так, увеличение численности жертвы может приводить к увеличению численности энтомофага только в его следующем поколении, т.е. инерция энтомофагов как фактора очень велика. Меньше инерционность у возбудителей заболеваний, хотя зараженность обычно возрастает не сразу, а часто на протяжении нескольких поколений. Инерция здесь может уменьшаться за счет повышения восприимчивости, связанного, например, с ухудшением или недостатком корма или со слишком холодной и сырой погодой. Внутривидовые регуляторные механизмы действуют незамедлительно, и их эффект не связан с численностью предыдущих поколений (конкуренция за пищу и пространство, каннибализм). По-видимому, прежде всего при высоких уровнях численности должно проявляться регулирующее действие абиотических факторов, которые также отличаются быстрым действием).

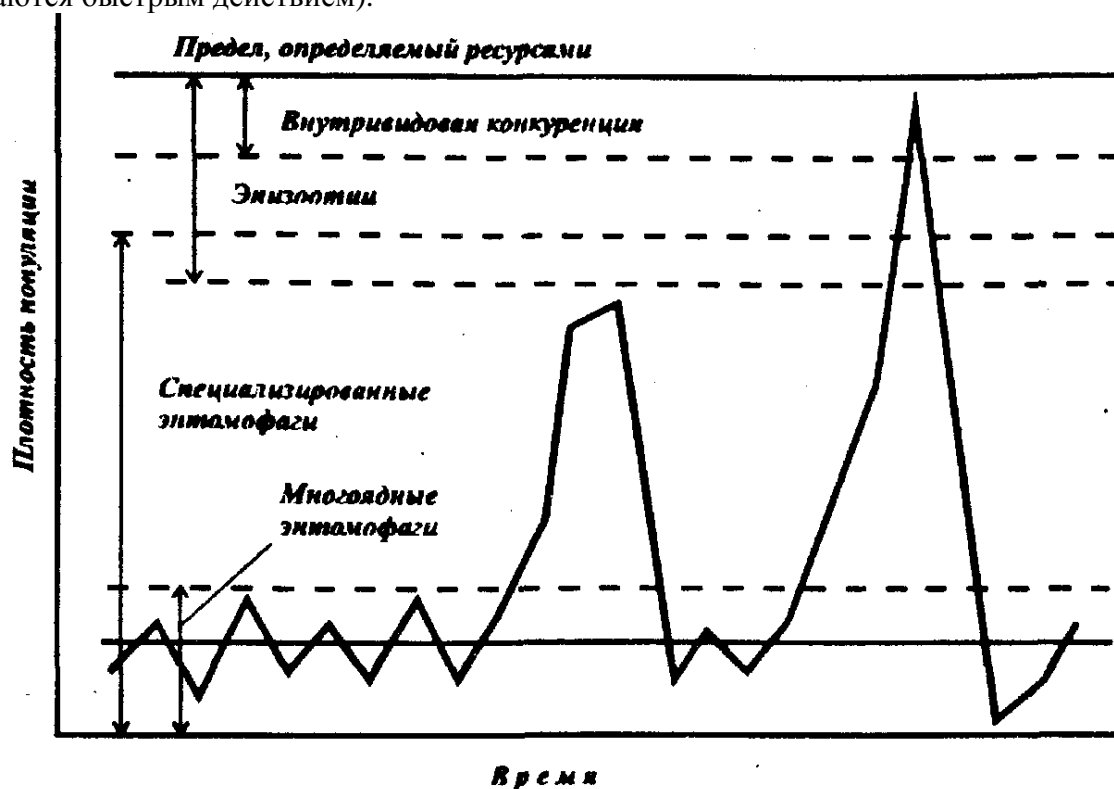


Рис.39. Схема порогов и зон активности основных механизмов регуляции численности насекомых (по Г.А.Викторову, 1967)

Таким образом, на низких уровнях численности регуляторами являются: прежде всего факторы с большой инерцией, а на высоких – быстродействующие.

Наличие инерционных механизмов делает всю систему менее жесткой. Примечательно, что у видов, способных к массовым размножениям, например у сибирского шелкопряда, безынерционные механизмы включаются только на довольно высоких уровнях численности.

Паразиты же при создавшихся благоприятных для размножения этого вида условиях часто не "успевают" за ростом численности хозяина. У видов с более устойчивым уровнем популяции инерционность в регуляции невелика, например, их специализированные паразиты способны к очень быстрому размножению.

Очевидно, что при попытках увеличить численность каких-либо полезных видов, исходно уже обитающих в данном биотопе, за счет выпуска специально разведенных в лаборатории насекомых немедленно включаются мощные регулирующие механизмы, которые быстро доводят эту численность до исходного уровня. Так, даже после многократных выпусков трихограммы ее численность в поле быстро снижается до минимума. То же самое происходит при промышленном разведении пчел-мегахил, которые при выставлении искусственных гнездовий в поле в массе заражаются паразитами (В.И. Голиков, 1989).

Наоборот, для сельскохозяйственных растений особую опасность представляют насекомые-фитофаги, лишь недавно обосновавшиеся в данном районе (адвентивные виды), поскольку их биоценотические отношения с местными видами еще не сложились и сдерживающее влияние хищников и паразитов почти отсутствует. В таких случаях оказывается особенно эффективной интродукция энтомофагов из тех районов, откуда происходит данный вид фитофага (С.С. Ижевский, 1983).

Типы динамики численности

На примере лесных насекомых можно различить три основных типа динамики численности: стабильный, продромальный и эруптивный (А.С. Исаев и др., 1984).

У видов со стабильной численностью имеют место лишь небольшие колебания численности в зоне точки устойчивости. Это типичные К-стратеги с низкой миграционной активностью и с малой плодовитостью. Фитофаги с подобным типом динамики численности никогда не наносят существенного вреда растению, на котором они питаются. Такие виды составляют около 50–60% общего видового состава данной местности.

В случае продромального типа динамики численности благоприятные условия (погода, наличие ослабленных растений и т.д.) приводят к существенному нарастанию численности в отдельные годы. Типичные представители: бабочка-траурница, дубовый коконопряд, большинство насекомых – ксилофагов (короеды, усачи и другие). Массовое размножение этих видов может быть описано тремя фазами: нарастание, максимум и разреживание. Депрессия численности, как правило, отсутствует.

Наконец, эруптивные виды способны на длительный срок отрываться от контроля энтомофагов и давать вспышки массового размножения. По-видимому, все они r-стратеги, отличающиеся высокой плодовитостью и миграционными способностями. Примерами таких насекомых являются сибирский и непарный шелкопряды. Цикл динамики численности этих видов складывается из пяти фаз: нарастание, максимум, разреживание, депрессия и восстановление. Вспышка размножения может возникать одновременно в пределах всей ландшафтной зоны или же сначала в наиболее благоприятной зоне с последующим ее распространением. Возможны и локальные вспышки в ослабленных по тем или иным причинам лесах. Вспышки могут стать и панзональными (пандемическими), охватывая при этом несколько ландшафтно-географических зон.

Модели динамики численности

Моделирование процесса – это единственно возможный путь к его пониманию. В экологии насекомых часто разрабатываются словесные модели, более перспективно математическое моделирование, использующее не только качественную, но и количественную информацию о процессах.

Иногда применяют и другие способы моделирования (например, известный эксперимент Холлинга, в котором вслепую искали на столе диски из наждачной бумаги). В настоящем разделе мы остановимся только на некоторых основных принципах, используемых при разработке математических моделей динамики численности.

Известно три класса моделей, описывающих динамику численности популяций: 1) эмпирико–статистические; 2) элементарных экологических процессов (субмодели) и 3) жизненных систем популяции (имитационные модели).

Эмпирико–статистические модели основаны на статистическом анализе корреляций между реальной плотностью популяции изучаемого вида и различными факторами среды. Эти модели могут быть очень полезными для приблизительного прогноза численности. Влияние каждого фактора представляется обычно отдельными коэффициентами полинома – уравнения многофакторной регрессии типа

$$y = b_0 + b_1X_1 + b_2X_2 + \dots + b_iX_i,$$

где X_1 – X_i – значения каждого из факторов, b_0 – b_i – значения коэффициентов регрессии. Зависимости для каждого фактора могут быть не только линейными, но сколь угодно сложными. Очевидно, что сами коэффициенты регрессии обычно не имеют четкого биологического смысла, и в зависимости от ситуации, т.е. уровня факторов и их взаимодействий, могут меняться. В качестве факторов обычно выбирают плотность популяции предшествующего поколения и различные метеорологические показатели.

Некоторые модели элементарных экологических процессов, например, внутривидовой конкуренции, взаимодействия паразит–хозяин были рассмотрены нами в предыдущих разделах. Эти модели были направлены не на анализ конкретных данных, а на понимание сущности процесса. Как было также показано выше, они могут иметь и некоторую прагматическую ценность.

Модели жизненных схем популяций, совмещающие в себе несколько моделей элементарных процессов, оказываются наиболее ценными как для понимания процессов, протекающих в природе, так и для прогнозирования. Кроме того, эти модели могут быть основой для управления экологическими процессами.

Субмодели соединяются воедино соответственно формуле

$$N_{t+1} = N_t FqS_1S_2 \dots S_i,$$

где N_{t+1} – численность популяции в последующем поколении, N_t – численность предыдущего поколения, F – плодовитость, q – доля самок в предыдущем поколении, S_1 – S_i – выживаемость особей по отношению к тому или иному фактору.

Помимо субмоделей в число этих показателей могут быть включены и коэффициенты, полученные методом статистической регрессии. Исходным материалом для таких моделей служат таблицы выживания, по возможности многолетние. Таблицы выживания необходимо составлять не только для изучаемого вида, но и для его паразитов и хищников, а также кормового растения.

Так как и вариации абиотических факторов, и биологические взаимодействия не могут быть полностью предсказаны, то желательно, чтобы и модель не была жестко детерминирована. Она должна включать в себя дополнительные элементы случайного характера и, соответственно, давать прогноз с той или иной степенью вероятности.

Вопросы моделирования экологических процессов более подробно изложены во многих монографиях, например в книгах Ф.Н.Семевского и С.М.Семенова (1984), а также М.Д.Корзухина и Ф.Н.Семевского (1992).

Модели численности, построенные по этим принципам, имеют большое значение как для практики, так и для экологии в целом. Однако реальная ситуация, складывающаяся в биоценозе, всегда намного сложнее, чем ее отражение в модели. Дело не только в большом количестве факторов и их взаимодействий. Как правило, если судить по таблицам выживания, многие из них оказываются несущественными. Стремление охватить возможно большее количество факторов обычно приводит к неоправданному усложнению модели. Кроме того, согласно экологическому закону минимума влияние фактора оказывается тем сильнее, чем дальше его величина от оптимума. Соответственно, если учеты численности проводились в то время, когда фактор находился на оптимальном уровне, то его влияние останется незаметным и он будет исключен из анализа как несущественный. Однако достаточно относительно небольшого отклонения этого фактора от оптимума, чтобы

исказить построенную нами картину явления. Такое несовершенство всех моделей сложных экологических явлений может проявиться как при изменениях во времени (например, от года к году), так и в пространстве (от одного биотопа к другому), поскольку и учеты численности, и составленные на их основе таблицы выживания опираются на результаты наблюдений за данной популяцией и в данное время. Поэтому модель справедлива лишь при изменениях всех факторов в пределах, которые имели место во время наблюдений.

При построении моделей возникают и другие сложности. Очевидно, что точность измерений (определения численности в природе) не очень велика, а объединение неточных данных еще больше увеличивает вероятность ошибки. Далее, плодовитость часто принимают за постоянную величину. На деле же абиотические факторы в их обычных пределах не столько вызывают смертность, сколько влияют на плодовитость. Кроме того, генетическая структура популяции может спонтанно меняться во времени, что должно отражаться как на плодовитости, так и на устойчивости насекомого по отношению к неблагоприятным факторам среды и заболеваниям.

Исключительно важно учитывать пространственную разнокачественность той местности, где проводятся наблюдения и миграции насекомых. Условия могут очень существенно варьировать даже в пределах одного биотопа. Напомним, что только температура в пределах одного растения может различаться в пределах 15 и более градусов. В разные годы могут оказаться наиболее пригодными для жизни насекомых данного вида то одни, то другие участки микрорельефа. Чем разнообразнее условия в пределах биотопа, тем больше шансов имеет популяция для выживания.

Миграции имеют очень большое значение в жизни насекомых, но еще недостаточно изучены. Дальние миграции относительно крупных насекомых по направленности и расстояниям могут быть сравнимы с перелетами птиц. Пассивные же миграции мелких насекомых вместе с токами воздуха фантастичны по масштабам вовлечения в них насекомых и также достигают по дальности сотен, а иногда и тысяч километров. Роль миграций обычно недооценивают, потому что очень трудно определить их количественные масштабы. Даже если это миграция на небольшие расстояния, она приводит не только к изменениям численности локальной популяции, но и к обмену генетической информацией и изменениям генетической структуры популяции.

Только в последнее время на основе современной компьютерной техники начали появляться модели, учитывающие жизнь популяции в пространстве. Такая модель была составлена для хлопковой совки *Helicoverpa armigera* (Hubner) и близкого к ней вида *H.punctigera* Wallengren. (M.L.Dillon, G.P.Fitt, 1991). Оба эти вида являются вредителями хлопчатника в Австралии.

Основным отличием этой модели является введенная в компьютер карта местности, разделенная на относительно небольшие ячейки, характеризующиеся своим растительным покровом и почвенно-климатическими условиями. В компьютер вводится отдельно для каждого такого участка информация о состоянии и фазе развития основного растения, о численности и развитии этих совок и метеорологические условия. В модель включены имитация развития яиц, гусениц и куколок, миграции имаго в зависимости от их физиологического состояния, температуры, направления и скорости ветра, а также откладки яиц в зависимости от привлекательности растений данного вида и на данной стадии их развития.

Модели динамики численности входят как важная часть в коммерческие модели развития агроценоза (P.M.Ives, A.V.Hearn, 1987). Такие модели объединяют как субмодели имитацию развития сельскохозяйственного растения и модели динамики численности наиболее важных вредителей. Помимо этих данных в компьютер регулярно вводится метеорологическая информация. Модель дает информацию о прогнозируемом урожае, а также рекомендации о поливе полей и обработке их химическими средствами защиты растений (на основе порогов вредоносности). Нам неизвестны модели, которые давали бы рекомендации по сохранению полезных насекомых на поле или применению других биологических средств защиты растений.

Управление популяциями

Одна из основных практических задач современной экологии насекомых – разработка такой системы защиты растений, которая была бы основана на постоянном контроле и корректировке явлений, а не только на срочных, "пожарных" мероприятиях при выходе системы за установленные рамки. Эта система должна включать в себя как постоянное формирование желаемого агроценоза с помощью агротехнических мероприятий, например, подсева нектароносных растений, привлекающих многих паразитов, так и прямое регулирование численности прежде всего с помощью биометода. Это регулирование должно проводиться задолго до превышения численностью вида экономического порога вредоносности. Благодаря такому вмешательству уровень численности популяции останется на относительно низком уровне и не произойдет ее "ускользания" от пресса естественных врагов.

Для создания максимально устойчивой популяции желательно знать, насколько она способна сохранять свой средний уровень (буферность) и амплитуду колебаний около этого уровня (гомеостаз) (А. А. Шаров, 1985) по отношению к внешнему фактору. Отметим, что здесь речь идет о так называемых независимых по отношению к данной системе факторах. Всегда независимой будет, например, температура. В случае выпуска искусственно разведенных насекомых их численность тоже можно считать независимой величиной.

Применяющиеся в настоящее время интегрированные системы защиты растений – важный шаг вперед по сравнению с варварским использованием пестицидов, имевшим место ранее. При такой системе защиты растений решение об использовании того или иного метода борьбы принимается на основе сопоставления результатов учета численности с порогами экономической вредоносности. Естественно, что ожидаемая прибавка к урожаю в деньгах должна быть заведомо выше стоимости примененных средств защиты растений. В случае же применения химического метода величину прибыли следует также сопоставить с убытками, связанными с загрязнением среды, заболеваниями и гибелью домашних и диких животных, заболеваниями людей.

В ряде случаев вопрос о применении инсектицидов переходит из экономической в социальную сферу. Это очевидно в том случае, если инсектицид, накапливаясь, например, в воде, вызывает тяжелые заболевания и смерть людей, приводит к рождению дефективных детей или выкидышам. Совершенно очевидно, что руководители хозяйств, где необоснованно применяются такие инсектициды в больших масштабах, должны нести за это уголовную ответственность.

Интегрированная система защиты растений, как правило, предусматривает умеренное использование химических пестицидов или, что лучше, микробиометода, при превышении численности порогов вредоносности. Естественно, что на таком высоком уровне численности только такие радикальные способы защиты растений могут дать ощутимый эффект. Мы отмечали выше, что паразиты и хищники как фактор обладают высокой инерционностью, а незначительное снижение численности, вызванное ими, способно в ряде случаев даже продлить вспышку массового размножения вредителя.

Выпуск искусственно разведенных энтомофагов – это "тонкое" средство, способное предотвратить вспышку массового размножения вредителя в самом ее начале, когда численность вредителя еще низка, но уже начинает уходить от контроля естественных хищников и паразитов. В этой ситуации не требуется "наводнения" поля или леса разведенными на биофабрике паразитами и хищниками, поэтому стоимость регулирования не может быть высокой. Кроме того, потребуются усилия для максимального сохранения природных энтомофагов. Такая экологическая защита растений будет основана не на экономических порогах вредоносности, а иметь своей основной стратегической задачей сохранение естественной устойчивости агроценоза. При этом главные затраты будут направлены на мониторинг и обработку данных. Химические же средства защиты растений как нарушающие естественное равновесие агроценоза должны быть исключены.

Таким образом, в ближайшем будущем экологические системы защиты растений придут на смену интегрированным. Эти системы будут истинным управлением биоценозом.

ГЛАВА 4. НАСЕКОМЫЕ В ЭКОСИСТЕМАХ

Все живые организмы находятся в постоянном взаимодействии друг с другом и с неживой (косной) средой. На каждом участке пространства складывается более или менее устойчивый комплекс организмов и стабильный круговорот веществ между живой и неживой средой. Этот круговорот основан на притоке энергии извне (солнечной энергии). Таким образом, организмы и окружающая их среда образуют экосистемы.

Возможно подразделение экосистем либо по занимаемому ими пространству, либо по структуре связей между организмами. В принципе, эти подразделения переходят одно в другое.

В зависимости от величины охватываемого пространства экосистемы могут быть различных рангов, причем экосистема большего ранга представляет собой комплекс экосистем более низших рангов.

Высший ранг экосистемы – биосфера. Далее по рангу следуют экосистемы ландшафтных зон (Чернов, 1975: тундра, тайга, степь), материков и островов. Наиболее часто рассматривается экосистема одного из низших рангов, складывающаяся на определенной обычно относительно небольшой территории с более или менее однородными почвенными и климатическими условиями и обладающая определенным растительным сообществом (например, осоковое болото, сосновый лес, яблоневый сад, пшеничное поле). Такая территория носит название *биотоп*, все что на ней обитает и растет называют биоценозом, а в целом такая экосистема обычно именуется *биогеоценозом* (строго говоря, понятие "экосистема" несколько шире, так как включает в себя не только внутренние, но и внешние взаимодействия обитателей биотопа).

Население какого-либо вида животных в пределах биотопа рассматривается как популяция.

Биоценоз – это сложная система, состоящая из продуцентов (растений) или других источников органического вещества (например, кучки навоза), консументов (фитофагов и хищников) и редуцентов. Поэтому недопустимы такие термины как "энтомоценоз" или "фитоценоз" (К.В. Арнольди, Л.В. Арнольди, 1963). Можно, однако, говорить о комплексах насекомых, входящих в тот или иной биоценоз, или о населении.

Иногда используется также пространственное вертикальное подразделение биогеоценоза на ярусы. Так, можно говорить, например, о почвенном ярусе или о пологе леса. Здесь действительно образуются особые комплексы видов, тесно связанные друг с другом.

Микроучастки, отличающиеся особыми условиями от всего биотопа (поверхность листа или ствола, пень, труп животного, плодовое тело гриба) называют *микробиотопами*. Соответственно, весь комплекс растений, грибов, животных, заселяющих микробиотоп, может быть назван *микробиоценозом*.

Очень близко к предыдущему разделению насекомых на комплексы по их местообитанию. Так, в монографии В.Г.Каплина (1981) рассмотрены, например, комплексы насекомых и других членистоногих в древесине деревьев, в галлах, цветках, плодах и семенах.

Среди экосистем, рассматриваемых в плане взаимосвязей между живыми объектами, выделяют *консорции*. В пределах консорции все организмы четко объединены между собой трофическими связями. Обгоняющий центр консорции обычно – свободно живущее автотрофное растение, являющееся источником органического вещества для всех прочих организмов, от фитофагов и до сверхпаразитов. В консорцию входят также организмы, использующие это растение в качестве укрытия. Иногда в качестве центра консорции принимают животное (В.Н.Беклемишев, 1970) со всем специфическим комплексом членистоногих и других организмов. Консорции обычно складываются из более тесных группировок, возникающих, например, на грибе–трутовике, растущем на стволе дерева, в галлах, на соке, вытекающем из поврежденного ствола, и, наконец, на различных частях растения. Можно также говорить о консорциях на отмерших гниющих деревьях, а также на

трупам животных и их экскрементах, на плодовых телах грибов. Такие группировки одновременно имеют четко выраженные пространственные границы и совпадают с микробиоценозами.

В экологии используется также представление о *жизненной системе популяции*, центром которого является популяция изучаемого вида. Жизненная система включает в себя все виды организмов, с которыми изучаемый вид вступает в тот или иной контакт, а также абиотические факторы, влияющие на жизнь популяции.

Иногда рассматриваются также так называемые *коадаптивные комплексы* (Г.М.Длусский, 1981), под которыми понимают совокупность популяций разных видов, входящих в один биогеоценоз и связанных конкурентными или мутуалистическими отношениями. Г.М.Длусский описывает коадаптивные комплексы на примере муравьев пустыни, рассматривая их как наборы определенных жизненных форм.

В настоящей главе мы уделим основное внимание биогеоценозам, а также консорциям и роли в них насекомых. Насекомые могут выступать как фитофаги, зоофаги и сапрофаги. При изучении роли насекомых в любом биогеоценозе начинают с определения их видового состава, а затем устанавливают положение данных насекомых в системе биогеоценоза и их взаимосвязи с другими видами. Возможны также три количественные характеристики данного вида: численность (плотность популяции), биомасса и поток энергии, проходящий через особей данного вида.

1. ИЗУЧЕНИЕ ВИДОВОГО СОСТАВА

Следует различать фаунистические и демэкологические аспекты исследований. Фаунистика изучает географическое распределение видов или других систематических единиц, а демэкология – географическое распределение сообществ (экосистем). В первом случае мы вправе говорить о *фауне*, а во втором – о *животном населении*. Видовой состав – важнейшая характеристика животного населения (Ю.И. Чернов, 1984). Исследование любой экосистемы начинается с установления систематической принадлежности входящих в нее животных, т.е. составления списка видов или более крупных систематических единиц. Очевидно, что наиболее информативный материал можно получить при установлении точного видового состава. Однако на практике из-за технических причин и большой трудоемкости определения отдельных групп иногда ограничиваются определением до семейства или даже отряда.

Хотя экология близких видов, обитающих вместе в одном и том же биотопе, всегда различна (*правило Г.Ф.Гаузе*), по отношению к какому-то отдельно взятому фактору их реакция может быть однозначной. Если реакция на фактор проявляется у группы не различаемых нами видов, принадлежащих к одному более высокому таксону (суммарный учет), это означает, что либо все виды проявляют одинаковую реакцию, либо ее проявляет только массовый (или массовые) вид. Если же реакция при анализе суммарного обследования отсутствует, то ее или вообще нет у представителей этой группы видов, или она проявляется в разных направлениях у нескольких массовых видов и, таким образом, при суммарном анализе нивелируется.

Видовой состав может быть изучен в пределах экосистемы любого ранга. Однако здесь всегда следует учитывать, что фауна каждого региона помимо чисто экологических причин, определяется историей ее генезиса. Для фауны региона это может быть история на протяжении геологических периодов. Но даже в биотопах при их смене тоже длительно сохраняется отпечаток прежней фауны. Так, при организации Ботанического сада МГУ на месте бывших колхозных полей полевые виды насекомых сохранялись там более 10 лет, несмотря на смыкание древесной и кустарниковой растительности.

Никогда нет гарантии, что выявлен полный видовой состав в пределах данного таксона на данной территории, не только в силу неизбежных пропусков, но также из-за потока постоянно прибывающих мигрантов. Например, в Казахстане был отмечен занос мигрирующими птицами мух–кровососок из очень отдаленных тропических районов (Т.Н.Досжанов, 1982). Конечно, чем больше применено разных методов сбора и чем дольше

проводилось исследование, тем более вероятно, что видовой состав практически исчерпан. В случае сборов насекомых с помощью проб четко выявляется быстрое исчерпание видового состава с выходом графика зависимости числа видов от количества проб к асимптоте уже через 15–20 проб.

Количество видов в биоценозах обычно возрастает при продвижении с севера на юг. Однако это правило далеко не абсолютно. Количество видов насекомых, по-видимому, определяется как суровостью условий, так и степенью разнообразия растительного покрова. Так, в пустынях количество видов может быть меньше, чем в более северных и увлажненных районах с богатой и разнообразной флорой. Кроме того, количество видов зависит от стадии сукцессии, т.е. этапа развития биоценоза. Оно, как правило, мало в нарушенных по каким-либо причинам биоценозах, находящихся на ранних стадиях своего развития.

При обследовании нескольких экосистем одного ранга, как и при изучении фауны нескольких географических регионов, возникает необходимость сравнить их друг с другом. Это делается с помощью вычисления следующих коэффициентов:

$$\text{коэффициента Жаккара } K = \frac{C}{A + B - C} \text{ и}$$

$$\text{коэффициента Серенсена } K = \frac{2C}{A + B},$$

где A – число видов данной систематической категории в одной группировке, B – то же в другой, а C – число видов, общих для обеих группировок. В исследованиях часто сравнивают группировки попарно с помощью обоих коэффициентов. Коэффициент Жаккара, в принципе, более строг и пропорционален, а коэффициент Серенсена имеет большую "разрешающую силу" при низких величинах сходства. На практике эти коэффициенты попарного сходства представляют в виде таблицы спортивных соревнований, где попарно встречаются разные команды, причем верхнюю правую половину заполняют индексом Жаккара, а нижнюю левую – индексом Серенсена.

Список видов далеко не является исчерпывающей характеристикой экосистемы. В пределах двух биотопов могут существовать одни и те же виды, но соотношение их численностей может быть различным. О численности как важнейшей характеристике популяции мы уже говорили выше.

Напомним, что самый простой способ ориентировочно оценить численность, – это определить *встречаемость*, т.е. процент проб в которых встречен данный вид, независимо от количества особей в пробе. Отметим, что наиболее точную оценку этот показатель дает при случайном размещении на местности особей или их небольших, по сравнению с пробой, скоплений. При агрегированном размещении точность этого показателя снижается.

Процент проб с данным видом имеет смысл определять лишь в том случае, когда все пробы примерно равны по охватываемой площади. На практике же часто приходится иметь дело со многими сборами разных авторов, обычно неравноценными как по объему, так и по стилю сбора материала. Однако даже из таких данных можно вынести общее представление о редкости тех или иных видов, определяя количество особей интересующих нас видов во всех сборах (Д.В. Панфилов, 1976).

Предположим, что имеется всего 20 неравноценных сборов с одной территории. Один вид, который мы считаем редким, представлен 50 экземплярами в одном сборе. Другой же вид насчитывает в трех сборах по 5 экземпляров, а в остальных – по 10. Индекс встречаемости равен:

$$I = \sum n_i N_i,$$

где n_i – число особей в сборе, а N_i – число сборов, где имеется n_i экземпляров.

Тогда для первого вида индекс равен $I = 50 \times 1 = 50$, а для второго:

$$I = 5 \times 3 + 10 \times 17 = 185$$

Подчеркнем, однако, что абсолютно недопустимо сравнивать фауны каких-либо географических районов по однократным сборам, сколь бы они не были обильны. В самом деле, соотношение численностей видов меняется от сезона к сезону, при этом

фенологические события могут изменяться по датам. Кроме того, соотношение численностей разных видов из года в год существенно меняется. Только многократные сборы, проведенные в разные сезоны и в разные годы, дают более или менее точное представление о фауне данного географического района.

В отличие от встречаемости, плотность популяции, т.е. количество особей данного вида на единицу площади, является более устойчивым экологическим показателем, в принципе, не зависящим от метода учета. Очевидно, что биоценозы отличаются друг от друга не только по видовому составу, но и по плотности популяций входящих в них видов (обилию). Поэтому более информативное представление о различиях биоценозов можно получить, используя формулу Р. Л. Наумова (1964):

$$K = \frac{\sum c_{\min}}{a + b - \sum c_{\min}},$$

где a – суммарная плотность популяций всех видов, обнаруженных в первом биоценозе, b – то же для второго биоценоза, а c – минимальный показатель плотности популяции вида, встречающегося в обоих биоценозах.

Число массовых видов в биоценозе никогда не бывает большим. В устойчивых биоценозах наибольшее количество видов обладает умеренной численностью. Очень же редких видов, представленных в обширных сборах одной–двумя особями, тоже сравнительно немного. Поэтому если мы на оси абсцисс отложим количество пойманных особей, выраженное в логарифмах, а на оси ординат – количество видов, представленное данным числом особей в сборах, то получим колоколовидную кривую, сходную с классической кривой нормального распределения (логарифмически–нормальное, или лог-нормальное распределение). В случае загрязнения биотопа или деградации сообщества по другим причинам уменьшается как численность всех или почти всех видов, так и общее число видов и кривая сдвигается на графике влево, т.е. оказывается больше всего видов, представленных малым числом особей (распределение, близкое к геометрическому или же логарифмическому ряду).

В последнее время особое значение придают индексам видового (экологического) разнообразия (Э.Мэгарран, 1992). Эти показатели складываются из двух компонентов. Первый из них – это *видовое богатство*. Его можно определить как отношение общего числа видов к общему числу особей в пробах. На практике часто используют другой индекс видового богатства, предложенный Р.Маргалефом:

$$D = \frac{S-1}{\ln N}$$

где S – число выявленных видов, а N – общее число особей всех видов.

Второй компонент – это выравненность распределения особей между видами. Ю.Одум (1975) приводит следующий схематический пример: "... две системы, каждая из которых состоит из 10 видов и 100 особей, могут иметь совершенно одинаковые отношения (видового богатства, которое и в том, и в другом случае равно 9/100 –В.Ч.)..., но совершенно разные показатели выравненности в зависимости от распределения 100 особей между 10 видами. Так, в одном случае это распределение может иметь вид: 91–1–1–1–1–1–1–1–1–1 (минимальная выравненность), в другом случае – по 10 особей на вид (максимальная выравненность). Некоторые индексы видового разнообразия учитывают оба эти параметра. Здесь мы приводим формулу только одного, наиболее часто применяемого индекса Шеннона (Э.Мэгарран, 1992):

$$H = -\sum \frac{N_i}{N} \cdot \ln \frac{N_i}{N},$$

где H – видовое разнообразие в битах, N_i – число особей каждого вида во всех пробах, N – общая численность особей всех видов во всех пробах. Соотношение численности данного вида и суммарной численности всех видов (N_i/N) называют *коэффициентом доминантности* данного вида. Индекс Шеннона обычно меняется в пределах от 1,5 до 3,5.

Как мы уже отмечали выше, со снижением видовой разнообразия резко меняется видовая структура сообщества. При этом часто резко повышается обилие отдельных немногочисленных видов (*биоценотический закон Тинемана* – A.Thieneman, 1925). Легко убедиться что там, где максимально флористическое богатство, много видов с малой плотностью популяции и совсем отсутствуют многочисленные доминирующие виды. Для антропогенных же ландшафтов типично обеднение видового состава и проявление отдельных резко доминирующих видов.

Индексы видовой разнообразия применяются для мониторинга окружающей среды, а также при выборе участков для создания заповедников. При этом предполагается, что высокие показатели разнообразия свидетельствуют о наименьшем воздействии на природу антропогенного пресса. Безусловно, большое количество разнообразных и в определенной степени взаимозамещающих друг друга элементов является хорошим показателем устойчивости всей системы в целом. По-видимому, показатели экологического разнообразия могли бы также служить мерой естественной устойчивости агроценоза, препятствующей массовым размножениям вредителей.

2. БИОМАССА И ПОТОК ЭНЕРГИИ

Биомасса – это суммарная масса всех организмов данного таксона, входящих в данную экосистему. Следовательно, чтобы непосредственно определить биомассу в пределах биотопа, надо было бы собрать всех особей данного вида во всем биотопе и их взвесить. Как и в случае определения численности, это невозможно. Однако, зная численность популяции и среднюю массу особи, можно легко определить и биомассу всей популяции. В предыдущем разделе обсуждалось доминирование того или иного вида по численности. Однако в жизни биоценоза при одинаковой численности крупные объекты могут иметь гораздо большее значение, чем мелкие.

В то же время, мелкие виды в биоценозе обычно представлены большим количеством особей, чем крупные (*правило М.С.Гилярова*).

Взвешивание насекомых для определения их биомассы оказывается довольно сложной задачей. Выявляется, что вес отобранных из пробы насекомых довольно быстро падает сначала за счет испарения влаги, оказавшейся на покровах (особенно после использования спирта, формалина и т.д. для консервирования материала), а потом в результате испарения внутренней жидкости сквозь покровы. Обычно при переходе от одного типа испарения к другому наблюдается некоторое замедление испарения. Вес в этот момент и считается истинным показателем биомассы насекомого. Очевидно, что этот метод требует много времени и труда.

Иногда используют в качестве показателя биомассы сухой вес насекомых, но это достаточно сложно в полевых условиях. Содержание воды в теле насекомых меняется в пределах 40–85%. Особенно много воды в теле личинок двукрылых. Кроме того, может существенно меняться вес содержимого кишечника, который, например у гусениц, составляет до 60% веса всего тела. При определении биомассы обычно измеряют вес особей разного размерного класса (часто на разных стадиях развития), а затем умножают этот вес на соответствующее количество. Иногда биомассу определяют по длине тела с использованием предварительно построенных номограмм. Этот метод дает более точные результаты, если объекты обладают удлинённым телом.

Биомасса определяется ролью данного таксона в биоценозе. Как правило, наименьшей биомассой обладают паразиты и хищники, а наибольшей – сапрофаги. Интересно, что поедающие свежую зелень, насекомые–фитофаги имеют примерно такой же суммарный вес – несколько десятков килограммов на гектар – как и питающиеся той же пищей млекопитающие в естественных биоценозах. Среди сапрофагов дождевые черви обладают большей биомассой, чем насекомые. Однако и биомасса насекомых может быть значительной. Так, при переработке 1 т навоза личинками мух масса последних в субстрате может достигать 200 кг. Конечно, чем больше органических остатков содержится в детрите и почве, тем больше биомасса обитающих там членистоногих. В обычных же почвах и в

лесной подстилке биомасса мелких членистоногих составляет тысячные – десятитысячные доли процента от массы всего субстрата.

Другая важнейшая характеристика роли популяции в биоценозе – это ее участие в общем потоке энергии. Для насекомых, как и для других гетеротрофов, исходным источником энергии являются растения. Потребляемая насекомым пища может расходоваться, во-первых, на увеличение собственной биомассы (и, соответственно, энергия при этом может передаваться следующим звеньям трофической цепи) и, во-вторых, – на процесс метаболизма.

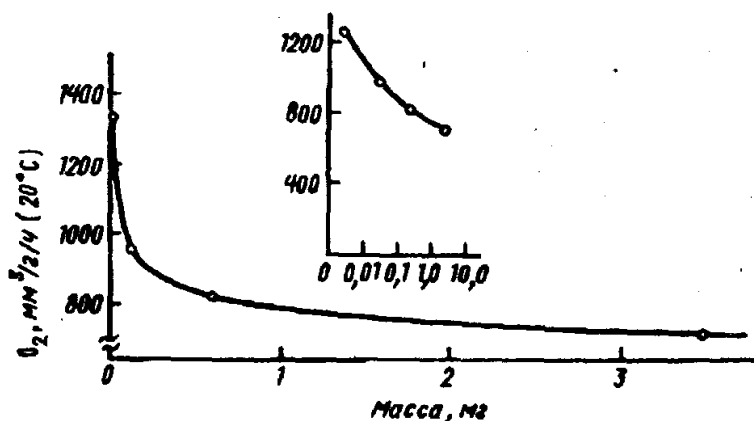


Рис.40. Зависимость потребления кислорода от массы тела у ногохвосток. Вверху – ось абсцисс в логарифмической шкале, внизу – в арифметической. Точки – результаты измерений по четырем весовым классам: 0 – 0,001 мг; >0,001 – 0,1 мг; >0,1 – 1 мг; >1 мг (по Ю.Б.Бызовой из Ю.И.Лернова, 1975)

Первая часть потока энергии может быть учтена путем определения калорийности тканей насекомых. Вторую часть учитывают по интенсивности потребления кислорода. При этом иногда пользуются номограммами, показывающими зависимость потребления кислорода от массы тела. Здесь четко проявляется правило, упомянутое выше: интенсивность обмена на единицу массы падает с увеличением массы животного (рис.40). При определении уровня метаболизма следует поддерживать ту же среднюю температуру, которая имеет место в тех микробиотопах, где обитает данный вид.

Ю.Одум (1975) приводит замечательный пример изменений в течение сезона всех трех характеристик популяции: численности, биомассы и потока энергии на примере прямокрылого *Orchelimum fidicinum*, обитающего на засоленных болотах (рис.41). Эти растительноядные насекомые имеют одну генерацию за год. Численность и биомассу определяли через каждые 3–4 дня. Соответственно, можно было подсчитать прирост массы в калориях. В лаборатории измеряли также интенсивность дыхания насекомых на разных стадиях развития. Эти данные переводили в калории, а также корректировали соответственно реальной температуре в биотопе.

Конечно, численность была максимальной в самом начале сезона после выхода из яиц личинок первого возраста, далее она уменьшалась. Суммарная биомасса, наоборот, увеличивалась с ростом насекомых. Максимальный же поток энергии, имел место перед серединой летнего сезона, когда происходило интенсивное питание нимф.

Только комплекс этих трех характеристик дает полное представление о роли вида в биоценозе. Так, Ю.И.Чернов (1975) отмечает, что при зарастании грунта в тундре интенсивность дыхания ногохвосток наиболее высока в начале сезона, когда больше мелких особей и сильнее прогрев грунта солнечными лучами.

3. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ И ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ

Экологические ниши

Очевидно, что особи каждого вида не занимают биотоп в целом, а приурочены к определенным его частям. Равным образом, каждый вид занимает определенное место в цепях питания, активен в течение определенного сезона и времени суток, может существовать лишь в определенном диапазоне температуры и влажности и т.д. Если совместить друг с другом все эти ограничения, мы получим экологическую характеристику

вида или, как обычно говорят, его экологическую нишу. Очевидно, что экологическая ниша многомерна и представляет собой функциональную единицу биоценоза как единой системы. Образно говоря, экологическая ниша – это "рабочее место" вида в биоценозе, которое определяет функциональный статус организма в сообществе.

Естественно, что каждый вид, отличаясь морфологически и физиологически от других видов, в принципе, должен иметь специфическую, присущую только ему многомерную нишу. Однако в природе полная ниша никогда не реализуется, не только из-за ограниченного сочетания абиотических факторов в данном биотопе, но прежде всего из-за конкуренции между близкими видами. Экологические ниши видов никогда полностью не совпадают, но они могут значительно перекрываться по многим параметрам. Поэтому различают фундаментальную нишу – то, что в принципе, могут организмы данного вида, – и меньшую реализованную нишу, часть фундаментальной ниши, которую вид занимает, будучи тесним с разных сторон конкурентами.

Соответственно, при ослаблении или уничтожении вида конкурента данный вид может проявить часто неожиданные для нас возможности. То же происходит при появлении новых для данной местности растений, когда начинают формироваться новые консорции.

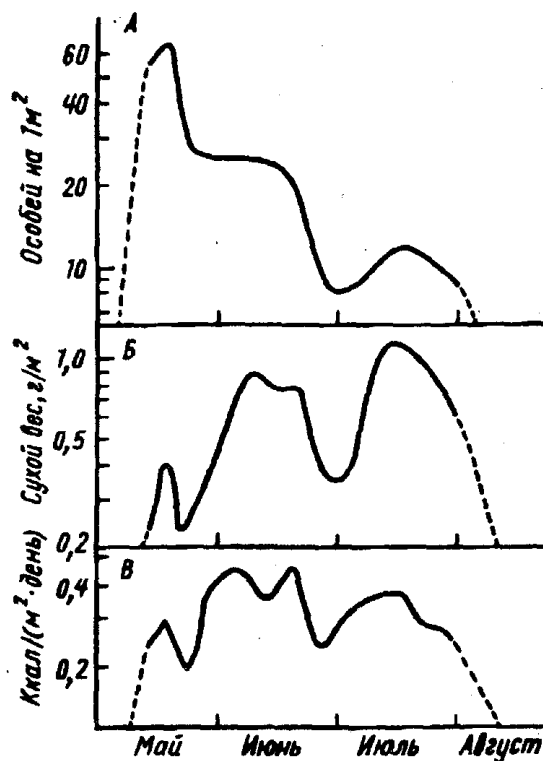


Рис.41. Численность (А), биомасса (сухой вес) (Б) и поток энергии (скорость ассимиляции) (В) на 1 м² в популяции прямокрылого *Orchelimum fidicinum* в течение сезона (по Ю.Одуму, 1975)

Следовательно, в зависимости от условий один и тот же вид может иметь разные реализованные ниши. В отличие от фундаментальных, реализованные ниши, занятые в разных географических районах разными видами насекомых, могут даже совпадать друг с другом. Естественно, что эти виды, оказавшись в одинаковых условиях, выполняя одинаковые функции в биоценозе и подвергаясь сходному отбору, становятся похожими друг на друга. Крайние случаи такого сходства называют *экологическим викариатом*.

Какие же "рабочие места" создаются в биоценозе? По трофическим связям пищевых цепей все организмы делятся на продуцентов, производящих органическое вещество, консументов, его потребляющих, и редуцентов, разлагающих мертвые организмы, их отмершие части или выделения на составные минеральные элементы. Консументы могут быть подразделены на фитофагов, хищников и паразитов. Среди редуцентов могут быть некрофаги, уничтожающие трупы, копрофаги, потребляющие экскременты, детритофаги, поедающие мелкие органические, преимущественно растительные частицы.

Отметим, что определение трофических связей – не всегда простая задача. Во многих случаях остается неясным, являются ли пищей детритофага растительные остатки или же он питается, например, мицелием грибов, пронизывающим лесную подстилку. Не менее сложная задача – изучение питания хищников в естественных условиях. Для этого применяются довольно сложные методики, в частности серологический метод (И.И.Соболева - Докучаева, 1975).

Но экологические ниши могут быть определены и в другой плоскости – по пространственному распределению. Так, на дне водоема обитает бентос, в толще воды взвешен планктон и активно движется нектон, у поверхностной пленки обитает нейстон. В почве живут геобионты, на ее поверхности – эпигеобионты, в траве – хортобионты, на кустах

– тамнобионты, на деревьях – дендробионты. Формы, обитающие преимущественно в воздушной толще, называют аэробиионтами.

Третья возможная экологическая классификация – по суточной ритмике, т.е. по времени активности и ее продолжительности.

Мы привели здесь сильно урезанное подразделение экологических ниш только по трем категориям признаков, которые очевидны и часто используются биологами. Сочетание этих подразделений создает уже несколько десятков экологических группировок, вхождение в которые требует от животного ряда адаптации. Однако приспособляться к жизни в большинстве этих группировок можно по-разному. Можно летать с помощью крыльев, активно перемещаясь в воздухе, как большинство крупных летающих насекомых. Можно летать, хотя и тоже с помощью крыльев, но используя при этом практически только токи воздуха подобно тлям (воздушный планктон). Наконец, полет возможен с помощью паутины, как это делают гусеницы непарного шелкопряда первого возраста, а также пауки.

Следовательно, разные способы адаптации связаны с исходными морфологическими признаками объекта: размерами, отсутствием или наличием крыльев и т.д.

Жизненные формы

Сочетание экологической адаптивной характеристики с рядом морфологических признаков приводит нас к представлению о жизненной форме. Первое определение жизненных форм было разработано еще в начале девятнадцатого века, когда крупнейший естествоиспытатель Александр Гумбольдт создал первую классификацию экологических типов растений, основываясь на конвергентном подобию, возникающем благодаря сходной роли в биоценозах различных ландшафтов. Естественно, что при таком подходе растения, принадлежащие к разным, часто далеким друг от друга систематическим группам, оказываются объединенными в одну жизненную форму. Так, к форме кактусообразных А.Гумбольдт причислил также удивительно на них похожие африканские молочаи. В дальнейшем выделении и анализом таких жизненных форм занимались многие ботаники и зоологи.

По наиболее современному определению, данному И.Х.Шаровой (1987), "жизненная форма – это сходная морфоэкологическая организация (габитус) группы организмов на любой фазе жизненного цикла с разной степенью родства, отражающая характерные черты их образа жизни в определенной экосистеме и возникающая в результате параллельной и конвергентной эволюции под влиянием сходных факторов естественного отбора". Короче говоря, жизненная форма – это приспособительный тип организмов, обладающих внешним сходством. Понятия "экологическая ниша" и "жизненная форма" отличаются друг от друга как "рабочее место" и "реально работающий на этом месте". Как писал Д.Н.Кашкаров (1944), "не видовой состав, а преобладание и соотношение тех или иных жизненных форм характеризует биоценоз".

Наиболее часто применяется иерархический тип классификации жизненных форм, в которых имеется несколько рангов подразделений. Как правило, порядок этих рангов выбирается произвольно, в зависимости оттого, что считает автор классификации более существенным.

Общая классификация для всех насекомых была предложена В.В.Яхонтовым (1969). В ней за основной критерий принято местообитание насекомых. Он различает 7 основных категорий жизненных форм, каждая из которых в свою очередь делится соответственно специализации вида. Перечислим эти основные категории: 1) геобионты – обитатели почвы; 2) эпигеобионты – насекомые, живущие на поверхности почвы; 3) герпетобионты – насекомые, живущие среди растительных и других органических остатков на поверхности почвы (очевидно, что насекомые, относящиеся к этой категории, являются или геобионтами, или эпигеобионтами), 4) хортобионты – обитатели травяного покрова; 5) тамнобионты – обитатели кустарников и дендробионты – обитатели деревьев могут рассматриваться из-за сходства приспособлений как одна жизненная форма; 6) ксилобионты – обитатели отмершей древесины; 7) гидробионты – водные насекомые.

В пределах каждой категории В.В.Яхонтов различает равноценные по рангу жизненные формы. Так, среди эпигеобионтов он выделяет, в частности, псаммобионтов, живущих на поверхности песка, петробионтов, заселяющих каменистые участки, и галобионтов – обитателей засоленных участков. Среди хорто-, тамно- и дендробионтов различаются эндо- и эктобионты, т.е. насекомые, живущие внутри растительных тканей или на поверхности растений. Таким образом, в данной классификации используются только два ранга признаков.

Классификации жизненных форм разработаны для многих отрядов или семейств. Подобные системы имеются для поденок (О.А.Чернова, 1952), личинок стрекоз (Л.Н.Притыкина, 1965), саранчовых (Ф.Н. Правдин, 1971; М.Е. Черняховский, 1971; И.В.Стебаев, 1970), ногохвосток (С.К.Стебаева, 1970), жуков–чернотелок (Г.С. Медведев, 1970), муравьев (К.В.Арнольди, 1937), личинок и имаго комаров–галлиц (Б.М. Мамаев, 1963), личинок двукрылых (Н.П.Кривошеина, 1959), личинок и имаго жужелиц (И.Х.Шарова, 1981) и ряда других групп насекомых. В ряде случаев классифицируют насекомых, не принадлежащих к какому-либо одному таксону, но объединенных местообитанием или питанием. Так, О.А.Катаев (1983) предложил экологическую классификацию насекомых, обитающих в стволах деревьев или на их поверхности.

Как правило, в этих классификациях используются подразделения нескольких рангов. Например, при составлении экологической классификации имаго жужелиц И.Х.Шарова (1981) различает до четырех рангов. Так, жужелицы типа *Calathus* по этой классификации относятся к классу "зоофагов", подклассу "стратобиос", серии "стратобионты–скважники" и группе "подстилочных".

Подробный анализ жизненных форм некоторых личинок ручейников был проведен А.Т.Козловым (1986). Здесь уже имеется 7 рангов деления, причем часть из этих делений – так называемые этоморфы (типы строительного поведения). В пределах одной этоморфы ручейники используют сходный строительный материал и сооружают морфологически похожие домики. С использованием этоморф построена и система жизненных форм строящих личинок лесных насекомых (Н.А. Харченко и др., 1989).

При рассмотрении адаптации, как правило, можно выделить все более тонкие детали. Например, жуки–чернотелки, ходящие по поверхности песка в пустынных и полупустынных районах, казалось бы, все представляют одну жизненную форму эпигеобионты–псаммобионты–детритофаги. Тем не менее, способы их зарывания в песок могут быть различными. Так, чернотелки рода *Anatolica* упираются головой в растения на поверхности песка и, отбрасывая ногами песок, быстро уходят в него. Чернотелки *Pisterotarsa* принимают почти вертикальное положение головой вниз и, закрепляясь одной парой ног и пользуясь собственным весом, копают норку. Чернотелки *Trigonoscelis* не способны зарыться в подвижный песок и ищут углубления или норки в слежавшемся песке, где и начинают копать. К этим типам можно было бы прибавить еще один, по-видимому, не встречающийся у чернотелок. Это вибрация всего тела, приводящая к его "затапливанию" в подвижный песок. Так закапываются скорпионы, а также ящерицы–круглоголовки.

Вводя все более мелкие подразделения, учитывая все более тонкие особенности экологии объекта, мы постепенно приходим к уникальной форме, соответствующей фундаментальной экологической нише вида. Не случайно, много раз высказывалась точка зрения, что жизненная форма – это экологическая характеристика вида (С.А.Северцев, 1951; А. А. Парамонов, 1945; Н.П. Наумов, 1955).

Остановимся на этом вопросе подробнее. В природе, независимо от нашей воли, в результате длительной эволюции сложилась таксономическая система организмов. Не без основания предполагается, что близость или дальность в этой системе связана, прежде всего, со степенью филогенетического родства. Классификация, разрабатываемая нами в процессе познания этой системы, использовала сначала только морфологические признаки как наиболее устойчивые и доступные по сравнению с лабильными экологическими. Сейчас к этим признакам успешно добавляют цитологические и биохимические. Многие внешне эффективные признаки, связанные с адаптацией к жизни в конкретной среде, не без оснований

считают второстепенными (как, например, рыбообразную форму тела у кита). Именно такие признаки, однако, лежат в основе выделения жизненных форм.

На практике можно, например, разделить всех насекомых на дневных, сумеречных и ночных или же на крылатых и бескрылых. Такие системы насекомых будет просто использовать, и они могут быть в определенном отношении полезны, однако они будут очень далеки от системы, реально сложившейся в природе. По мере введения в классификацию все большего количества признаков будет постепенно выявляться, что наше исходное подразделение является искусственным и в основе системы должны быть другие признаки. Действительно, при разделении насекомых, например, на крылатых и бескрылых обнаружится, что к разным подразделениям придется отнести крылатых и бескрылых тлей одного вида или имаго муравьев и рабочих особей.

Однако чем более подробно мы будем оценивать экологические признаки, тем более наша экологическая система будет приближаться к таксономической, как было показано на примере жуков–кожееядов Р.Д.Жантиевым (1963, 1965). Этот автор считает, что "теоретически существует возможность построения двух частных систем (по морфологическим и экологическим признакам) и последующего их объединения в общую или главную систему".

Отметим, однако, что Р.Д.Жантиев использовал в своей экологической системе довольно сложные и комплексные экологические признаки, близкие к жизненным схемам. При работе же с более простыми экологическими признаками типа "афаг", "зоофаг", "фитофаг" на первое место выходят конвергентные адаптивные сходства между организмами и полученная система не может совпадать с таксономической, во всяком случае, полностью.

Морфоэкологическая система (классификация жизненных форм) создается совсем для другой цели, чем таксономическая. Система жизненных форм классифицирует не сами организмы, а их адаптации или системы адаптации. Этим самым понятие о жизненной форме обогащает систематику, рассматривая организмы совсем с другой стороны, а именно: их роли в биоценозе и того, как эта роль выполняется. Однако понятие "жизненная форма" – прежде всего экологическое.

В целом организмы труднее дифференцировать по экологическим признакам, чем по морфологическим, и значительная часть специфических адаптаций ускользает от нашего глаза. По И.Х.Шаровой (1981), в пределах 20 тысяч видов жужелиц выявляется всего 28 жизненных форм, а среди личинок – 23. При этом около 70 % всех видов относится к группировке зоофаг–стратобионт (обитатель подстилки).

Однако даже в пределах одного вида могут быть представлены разные жизненные формы. Так, например, самцы и самки одного вида саранчовых могут быть отнесены к разным жизненным формам, так как отличаются по типу активности и обитают в разных ярусах растительности (И.В.Стебаев, 1970). Но и одна особь на различных этапах своего онтогенеза может принадлежать к разным жизненным формам. Это особенно четко проявляется на примере видов с полным метаморфозом, когда морфология и экология личинок и имаго обычно совершенно различны. Соответственно, основные жизненные функции (питание, расселение, размножение, переживание неблагоприятных условий) как бы распределяются между различными стадиями. Несомненно, что эволюционируют не сами по себе отдельные стадии, а весь онтогенез в целом. Тогда жизненные формы отдельных стадий, дополняя друг друга, образуют *жизненную схему* вида (*биологический тип*).

Такие жизненные схемы были рассмотрены на примере кровососущих насекомых В.Н.Беклемишевым (1942). Так, у комаров рода *Anopheles* водоемы, в которых обитают личинки, могут быть на большом расстоянии от скоплений крупных стадных животных – основных прокормителей имаго. Выведшиеся самки комаров способны разлетаться от водоема на расстояние более 3 километров. Следовательно, в поисках водоема для откладки яиц самка должна преодолеть примерно такое же расстояние. Такие перелеты несовместимы с одновременной откладкой больших количеств яиц. Однако высокая смертность открыто живущих личинок и имаго должна быть компенсирована интенсивным размножением. Поэтому самки комаров способны, откладывая каждый раз после питания кровью

относительно небольшие количества яиц, размножаться многократно (*гонотрофическая циклика*).

Иная жизненная схема у кровососущей мухи–жигалки *Stomoxys calcitrans* L. Личинки этой мухи развиваются в навозе, т.е. в непосредственной близости от места питания имаго. Соответственно, для созревания яиц этой мухе необходимо питаться кровью многократно. Крайний пример в этом ряду – тропические кровососущие мухи цеце (*Glossina*), которые отрождают каждый раз по одной личинке, уже готовой к окукливанию. Поэтому самки этой мухи не нуждаются в поиске места для питания личинок.

Г.А.Мазохин–Поршняков (1954) рассмотрел жизненные формы яиц, гусениц, куколок и имаго бабочек и показал, что жизненные формы этих стадий определенным образом сочетаются друг с другом, образуя биологический тип. Среди бабочек, населяющих леса средней полосы, этот автор находит всего 9 биологических типов, названных им по наименованию рода наиболее ярких их представителей: гепиалоидный, нептикулоидный, аделоидный, тортрикоидный, психеидный, папилиоидный, трифеноидный, окнериоидный и арктиоидный.

Для примера приведем краткие характеристики некоторых из них. Так, очень распространенный папилиоидный тип включает в себя представителей всех *Rhopalocera*, многих бражников, пестрянок, совок и пядениц. Гусеницы этого типа открытоживущие, часто моно– или олигофаги, обычно одиночные, реже живущие группами. Куколки малоподвижные, находятся в почве или на растениях. Имаго питается, долго живет, отлично владеет полетом, мигрирует на большие расстояния. При выходе из куколки бабочки еще не готовы к размножению. Самки относительно малоплодовиты (150–350 яиц, редко более 500). Яйца обычно размещаются бабочкой на кормовых растениях.

Совсем другие экологические характеристики у бабочек окнериоидного типа. Помимо самого непарного шелкопряда сюда относятся представители следующих семейств и подсемейств: *Eupterotidae*, *Attacidae*, многие *Lasiocampidae*, *Notodontidae*, *Geometridae*, *Orgyinae*. Здесь гусеница тоже открытоживущие, но они более подвижны и многоядны. У ряда видов гусеницы младших возрастов разносятся ветром. Куколки малоподвижны, находятся в почве или в подстилке. Имаго не питаются, иногда способны пить воду. Самка слабо или совсем не летает, но может ползать, живет очень недолго, половые продукты готовы к моменту выхода из куколки, самка откладывает 300–800 яиц (до 2000). Яйца располагаются более или менее случайно. Бабочки окнериоидного типа гораздо менее способны к расселению, чем папилиоидные.

У гепиалоидных бабочек (от названия рода *Hepialus* – тонкопряд) гусеницы скрытоживущие, обитают в почве или внутри растений, обычно многоядны. Имаго не питаются, летают относительно слабо. Половые продукты у этих короткоживущих бабочек созревают к моменту выхода из куколки. Самки не ищут кормовые растения, а случайно разбрасывают яйца, которых одна самка может отложить до 4000.

Соотношение жизненных форм личинок и имаго жувелиц подробно изучено И.Х.Шаровой (1981). Среди жуков–кожеедов четко выделяются две жизненные схемы, соответствующие таксономическому делению этого семейства на подсемейства (Р.Д.Жантиев, 1965). В основе этих схем лежит использование личинками субстрата разной степени влажности.

В разных биоценозах жизненные формы представлены неодинаковым числом видов. *Спектр жизненных форм* – это их процентное соотношение в пределах данного биоценоза либо по количеству видов, либо по численности особей, либо по биомассе. Для каждого биоценоза, каждого ландшафта характерно свое соотношение жизненных форм. Зональные и ландшафтные спектры жизненных форм жувелиц были впервые составлены И.Х.Шаровой (1981). Сравнение подобных спектров показывает увеличение числа жизненных форм от севера к югу. Растительоядные виды более обычны в открытых ландшафтах лесостепи и степи, а зоофаги преобладают в лесных ландшафтах и по берегам водоемов. В степи, кроме жувелиц, вредящих посевам, разнообразны также подстильно–трещинные зоофаги, а в лесах – эпигеобионты и поверхностно–подстилочные зоофаги.

Спектры жизненных форм позволяют проследить за изменениями биоценозов во времени – естественными сукцессиями, а также вызванными деятельностью человека.

4. ВЗАИМОСВЯЗИ В ЭКОСИСТЕМАХ

Возможны два принципа классификации взаимосвязей в экосистемах. Первый и наиболее распространенный основан на типах взаимодействия между популяциями разных видов, на итоге действия одной популяции на другую. Соответственно, все взаимодействия делятся на взаимоотрицательные (конкуренция), на положительные для одной стороны и отрицательные для другой (хищничество и паразитизм), на положительные для одной стороны и нейтральные для другой (комменсализм), на положительные для обеих сторон (протокооперация, мутуализм). Мы сознательно не употребляем здесь термин "симбиоз", т.е. совместное сожительство, так как он включает в себя различные взаимодействия от паразитизма до мутуализма. Другой принцип – деление этих взаимосвязей по их содержанию, по их сути для популяции. Эта схема была предложена В.Н.Беклемишевым (1970), который подразделяет связи на топические (использование как местообитание или временное укрытие), трофические (пищевые "цепи" и "сети"), фабрические (использование в качестве строительного материала) и форические (использование других объектов в качестве транспорта при миграциях – форезия). Так как обе эти системы дополняют друг друга, рассмотрим их последовательно.

Негативные и позитивные взаимодействия в популяциях.

Межвидовая конкуренция – это взаимодействия между популяциями разных видов, претендующих на одни и те же ресурсы. Под ресурсами понимают обычно пищу и пространство, например места укрытий. Очевидно, что при изобилии ресурсов конкуренция не может возникнуть. Взаимодействия при конкуренции могут быть пассивными, когда один вид просто потребляет ресурсы, пригодные для другого. Однако гораздо чаще один вид активно вытесняет другой. Примеры конкуренции между разными видами насекомых были описаны выше. В целом взаимоотношения между разными видами насекомых в природе настолько хорошо "отлажены", настолько четко разграничены их экологические ниши, что жесткая межвидовая конкуренция проявляется лишь в редких случаях. Исключением здесь являются кратковременно существующие и богатые органикой пищевые субстраты (навоз, падаль, плодовые тела грибов), где имеет место острая конкуренция как между самими насекомыми, так и между насекомыми и клещами, нематодами и грибами. Конкуренция, как правило, отрицательно отражается на популяциях всех конкурирующих видов.

Хищничество – питание другим живым объектом, приводящее к быстрой гибели последнего. В отличие от паразита, хищник никогда не живет на теле или внутри тела своей жертвы. Среди насекомых есть немало специализированных хищников, таких как богомолы, многие жужелицы и божьи коровки, мухи–ктыри, ряд клопов и т.д. Во многих случаях хищничество сопровождается дополнительным питанием выделениями растений, в том числе нектаром. Иногда хищничество может быть более или менее случайным, когда, например, жуки, живущие в муке или крупе, поедают личинок или куколок других видов. Сюда же следует отнести случаи каннибализма. Так как хищники обычно поедают насекомых разных видов, то определенная зависимость их численности от численности жертвы данного вида отсутствует. Поэтому роль хищника в регуляции численности сводится к функциональной реакции, когда хищники увеличивают количество своих жертв лишь до определенного предела, обусловленного их агрессивностью и поисковыми способностями.

Паразитизм более широко распространен, чем хищничество. Паразит губит своего хозяина далеко не во всех случаях, хотя и питается тканями или жидкостями тела последнего. Возможны два типа паразитизма: *временный* и *стационарный*. В первом случае паразит проводит на теле хозяина лишь то время, которое необходимо для питания. Типичный пример такого паразитизма – кровососание на позвоночных. Комар, нападающий на человека, может потратить на питание несколько секунд, иксодовый же клещ может оставаться присосавшимся сутками. Однако вся остальная жизнь временного паразита

проходит либо в открытой природе, либо в гнезде, норе или в жилище человека. Таких паразитов иногда называют микрохищниками.

Стационарные паразиты всю свою жизнь или же определенный ее период проводят на хозяине, оставаясь там и после питания, или же обитают внутри хозяина. Типичные примеры такого паразитизма дают вши, блохи, мухи–кровососки, сбрасывающие крылья после достижения жертвы. Очевидно, что к категории стационарных паразитов можно отнести и всех насекомых–фитофагов, независимо от строения их ротового аппарата. Паразитические личинки многих перепончатокрылых, длительно обитая на теле хозяина или внутри него, обычно вызывают гибель последнего, что приближает их деятельность к хищнической. Перепончатокрылые паразиты нередко бывают моно– или олигофагами, что приводит к возникновению более жесткой связи между численностью хозяина и численностью паразита (численная реакция). Поэтому от такого паразита можно ожидать более выраженной регуляции численности хозяина, но с определенным запаздыванием.

Стационарный паразитизм можно рассматривать как определенный вид симбиоза, хотя многие авторы понимают под симбиозом только положительные взаимодействия популяций.

Очень близка по смыслу к паразитизму так называемая *мюллеровская мимикрия* – подражание по окраске и поведению, хорошо защищенным и несъедобным формам. Энтомологам известны примеры такой мимикрии, достигающей иногда удивительного сходства, как, например, у некоторых мух–сирфид и бабочек–стеклянниц, великолепно подражающих осам. Важный принцип такой мимикрии – модели подражания должны быть достаточно многочисленными. По–видимому, подражающий вид наносит своей модели определенный ущерб, снижая ценность предупреждающей окраски.

В случае так называемого, *инквилинизма* насекомое использует укрытие, сделанное хозяином, а также запасы его пищи, предварительно убивая и съедая хозяина. Здесь хищничество сочетается с подобием паразитизма. Так, личинки некоторых ос–наездников сначала высасывают личинку–галлообразователя, а потом питаются стенками самого галла. Аналогичным образом самки некоторых муравьев проникают в гнезда других видов, убивают находящихся там самок и замещают их. Такое гнездо с чужой самкой живет не более двух лет, пока сохраняются рабочие гнезда–хозяина.

Другой пример симбиоза – *комменсализм*, в этом случае один партнер возлагает на другого регуляцию своих отношений с внешней средой, т.е. использует его в своих целях, но, в отличие от паразитизма не приносит ему существенного вреда. В принципе, все же при обитании на теле хозяина и питании его отмершими тканями комменсалы мало, чем отличаются от паразитов. Так, пухоеды, живущие на теле птиц, питаются чешуйками рогового слоя кожи, а иногда и перьями. При большом количестве пухоедов поедание ими перьев отрицательно сказывается на жизни птицы. Пухоеды, перемещаясь по коже, беспокоят своего хозяина. Наконец, эти насекомые могут заглатывать выступающие из расчесов капли крови.

Один из типов комменсализма – *синойкия*, т.е. обитание в жилище хозяина и питание остатками его пищи. Комменсалами такого рода являются тараканы многих видов, издавна заселившие жилье человека. Другой пример – обитание в гнездах рыжих лесных муравьев очень мелких муравьев *Formicoxenus nitidulus* Nyl. Эти сожители подбираются к рыжим муравьям в тот момент, когда последние обмениваются пищей, и уносят свою крохотную долю. Вообще в муравейниках живет множество самых различных насекомых, в том числе личинки жуков–бронзовок, листоедов–клитр, некоторых клопов. Большинство из них питается либо какими–то отходами муравейника, либо гниющим строительным материалом. Однако часть таких *мирмекофилов* выделяет специальные вещества, которые, как считается, "опьяняют" муравьев. В результате муравьи либо кормят своих нахлебников как личинок или друг друга, либо не препятствуют уничтожению ими яиц и личинок муравьев (G.LeMasne, 1994).

Очевидно, что эти примеры комменсализма могут быть истолкованы и как своеобразные варианты паразитизма, поскольку сожитель практически всегда наносит вред своему хозяину. К разряду редких случаев комменсализма, когда один вид пользуется

защитой другого, не нанося последнему вреда, можно отнести пример Э.Пианки (1981). Некоторые тропические птицы очень охотно гнездятся поблизости от гнезд пчел и ос. Дело в том, что птицы страдают от одного из видов оводов, откладывающих яйца на птенцов. Личинки оводов проникают внутрь тела птенцов и часто их губят. По-видимому, пчелы и осы отгоняют или ловят оводов. По крайней мере заражение оводами близ пчелиных и осиных гнезд резко снижается.

В случае *протокооперации* (одного из видов симбиоза) пользу получают оба участника, однако их сотрудничество не является абсолютно необходимым и они могут прожить друг без друга. Приведем несколько примеров протокооперации. Так, муравьи многих видов охотно поедают сладкие выделения тлей, называемые медвяной росой. Но муравьи также приносят большую пользу тлям, оберегая их от хищников и паразитов. Утверждается даже, что муравьи уносят самок тлей на зиму и способны переносить тлей на сочные молодые побеги.

Другой пример протокооперации – тропические муравьи–ацтеки и деревья семейства цекропиевых. В стволах и ветках этих деревьев имеются большие полости, охотно заселяемые муравьями. Растение обеспечивает муравьям также и питание. В основании листовых черешков на специальных килевидных выростах появляются так называемые мюллеровские тельца. Кроме того, на черешках и нижней поверхности листьев имеются крохотные беловатые выросты – жемчужные железки. И те и другие содержат в значительном количестве гликоген — основной запасный углевод животных и грибов, не свойственный высшим растениям. По-видимому, и муравьи тоже приносят пользу цекропиевым деревьям, защищая их от других насекомых, прежде всего от муравьев–листорезов, и даже откусывая верхушки побегов лиан, касающиеся дерева. Правда, некоторые исследователи утверждают, что деревья без муравьев совершенно не страдают.

Наконец, наиболее тесная облигатная связь возникает при ярчайшей форме симбиоза – *мутуализме*. Таков симбиоз термитов и специфических жгутиконосцев, обитающих в их кишечнике. Благодаря наличию этих жгутиконосцев, способных разлагать одно из наиболее стойких веществ – клетчатку, термиты способны жить даже на диете из чистой ваты. Жгутиконосцы под влиянием гормона линьки термита образуют цисты, прикрепленные к внутренней оболочке заднего отдела кишечника. После линьки термит съедает сброшенную им шкурку вместе с цистами и таким образом восстанавливает фауну своих симбионтов.

Подобные внутренние симбионты могут быть обнаружены и в кишечнике многих других насекомых. Однако симбиотические отношения, конечно не исчерпываются наличием внутренних симбионтов. В ряде случаев насекомые специально разводят полезные для них грибки, перенося их споры с места на место. Так, самки некоторых жуков–короедов в выгрызенном ими ходе под корой дерева приготавливают субстрат из опилок и собственных экскрементов, содержащих споры гриба определенного вида. Гриб разрастается под корой и служит единственной пищей для личинок. Споры гриба могут быть перенесены не только в кишечном канале, но и на поверхности тела жука в специальных порах кутикулы.

Муравьи–листорезы фактически создают специальную культуру грибов, выращиваемую ими на обрезках свежих листьев, удобренных выделениями муравьев. В экскрементах муравьев содержатся протеолитические, т.е. разрушающие белок ферменты, грибы же способны разлагать клетчатку.

В последних двух случаях один симбионт частично поедает другого, т.е. имеет место паразитизм. Однако такое сожительство оказывается исключительно полезным для обоих видов. Подобным же образом многие насекомые, поедающие пыльцу, одновременно и переносят ее с цветка на цветок. Взаимное приспособление цветов и насекомых достигает высшей степени совершенства, в результате чего выигрывают и насекомые, и растения.

Таким образом, четкие грани в классификации взаимосвязей между видами отсутствуют. Не всегда возможно, например, разграничение паразитизма и комменсализма, даже в явно мутуалистических связях возможны элементы паразитизма и хищничества. Комар – временный паразит, нападающий на хозяина, а также личинка наездника, убивающая хозяина, во многом сходны с хищниками.

Отметим, что эти формы взаимодействий присущи иногда всем активным стадиям в онтогенезе (вши), а иногда только определенным. Например, самки паразитических перепончатокрылых являются временными паразитами, так как обычно при откладке яиц питаются соками тела хозяина, а личинки – стационарные паразиты на том же хозяине, реже – хищники. Поскольку имаго перепончатокрылых ведут свободный образ жизни, их иногда называют паразитоидами. Этот термин неудачен, так как личиночная, и имагинальная стадия (самки) являются паразитами. У блох имаго являются стационарными паразитами, а личинки, живущие в подстилке гнезда хозяина, – пример типичной синойкии.

Потребности и взаимодействия в экосистемах

Каждый организм имеет определенное местообитание с определенными условиями. Эти местообитания могут быть различными в зависимости от стадии развития насекомого, времени суток и сезона. Организм не может существовать без питания, хотя бы на какой-либо стадии развития. Некоторые животные делают специальные сооружения, несущие разные функции, для чего им необходим строительный материал. Кроме того, если отсутствуют специальные приспособления для миграции, необходим перенос организмов с одного места на другое.

Соответственно, возможны 4 типа связей между организмами в экосистеме: топические, трофические, фабрические и форические. *Топические связи* – это создание одним видом благоприятных или неблагоприятных условий для пребывания другого. Действительно, центральный организм консорции – обычно растение, но иногда и животное – дает приют большому количеству организмов, непосредственно или косвенно с ним связанных. О топических связях можно говорить и в том случае, если центральные организмы консорции являются источниками субстрата, в котором живут другие виды: в опад, отмерших стволах и ветках, в трупах, выделениях или экскрементах. Иногда этот центральный организм создает особые условия в результате своей строительной деятельности (норы грызунов, муравейники). В качестве создания неблагоприятных условий В.Н.Беклемишев (1970) приводит следующий пример. Комар *Anopheles culicifacies* откладывает яйца на рисовых полях только до тех пор, пока над водой не появляются проростки риса. Эти проростки мешают так называемой "предоткладочной пляске" самок.

Конечно, на поверхности и внутри центрального организма создаются особые условия. Мухи-кровососки на поверхности тела лося сохраняют, например, активный образ жизни даже в сильные морозы. В кустах тамариска температура воздуха может быть на 9° ниже окружающей, что благоприятно для дневок многих насекомых. Еще резче может быть контраст температуры на поверхности растения, сильно испаряющего влагу. Однако особые условия возникают и в глубине кучи камней, в почве или даже просто на ориентированном в определенном направлении склоне. Поэтому топические связи имеют место не только в отношении организмов друг к другу, но и в отношении организма ко всей окружающей его среде, как живой, так и неживой.

Возможны и более сложные опосредованные связи. Например, кожные оводы создают на теле животных язвы, на которые откладывают яйца другие мухи семейств Calliphoridae и Sarcophagidae.

Топические связи между популяциями разных организмов обычно сопровождаются и трофическими связями – т.е. питанием живыми растениями или животными, выделениями, экскрементами, отмершими частями (листовой опад, отшелушившаяся кожа) или трупами. При этом организм может поедаться целиком, что типично для хищничества, могут быть съедены его отдельные, не предназначенные для этого части (листья, перья, птиц) или части, специально приспособленные для питания других видов (мюллеровы тельца на цекропии) и часто служащие для распространения семян или спор (плоды растений, плодовые тела грибов). Поедание экскрементов или трупов погибших животных может быть полезным для популяции производителя этих остатков, так как приводит к очищению территории, освобождению питательных веществ и их возврату в общий круговорот. Как и в предыдущем

случае, другие виды животных или растений могут влиять на эти трофические связи, затрудняя или облегчая их.

При *фабрических* связях насекомые используют различные строительные материалы для своих сооружений, служащих для собственной защиты и защиты потомства, симбионтов, хранения запасов или же ловли добычи. Следует различать специально создаваемые сооружения и результаты питания в субстрате, например, ходы в древесине или внутри минированного листа. В последних случаях оказываются объединенными фабрические, трофические и топические связи. Строительный материал иногда специально перерабатывается, как при построении осами из пережеванной древесины бумажного гнезда, а иногда скрепляется кусочками, например, в чехликах ручейников или молей.

Форические связи возникают, если животное переносит на своем теле или внутри него какие-либо другие организмы. При этом переносимые животные или растения могут использовать "переносителя" только как транспорт или же постоянно обитать на теле или в теле хозяина (паразитизм, мутуализм). Форические связи имеют особое значение в тех случаях, когда местообитания удалены друг от друга и их трудно найти (трупы, навоз, гнезда общественных насекомых). В.Н.Беклемишев приводит как пример форической связи перенос пчелами триунгулинов жуков-маек, поджидающих на цветах. Триунгулин, доставленный пчелой в улей, поедает пчелиное яйцо в ячейке и развивается на ее пищевых запасах (инквилинизм). Существенной помехой этой форической связи являются мухи, посещающие цветы вместе с пчелами. Триунгулины не способны отличить их друг от друга. Естественно, что триунгулин, прицепившийся к мухе, погибает. На последнем примере четко видно, как переплетаются друг с другом различные взаимосвязи в биоценозах.

5. СУКЦЕССИИ

Сукцессия – это закономерное изменение биоценоза во времени. Эти изменения возникают по связанным друг с другом причинам. Во-первых, организмы, входящие в биоценоз, по мере своего развития и размножения определенным образом изменяют физическую и химическую среду и общее количество органического вещества. Во-вторых, сукцессия – это результат развития сложных взаимодействий внутри биоценоза.

Возможны сукцессии двух типов: *конструктивные*, в течение которых в данном биотопе постепенно накапливается до определенного уровня биомасса, и *деструктивные*, при которых постепенно разрушается накопленная ранее биомасса, превращаясь в неорганические соединения. Конструктивные сукцессии наблюдаются на примере биоценоза в целом, деструкция же больше приурочена к ярусу подстилки, где идет разрушение растительного опада, или же охватывает отдельные микроучастки (гниение ствола дерева, разложение трупа, экскрементов). Каждая сукцессия характеризуется более или менее определенной сменой наборов видов растений и животных. Сукцессия не протекает бесконечно. В случае конструктивной сукцессии скорость накопления биомассы постепенно снижается и на заключительной стадии – *климаксе* – общая продуктивность биоценоза оказывается равной его энергетическим затратам. Биоценоз на стадии климакса отличается особой устойчивостью, хотя в нем всегда имеют место деструктивные сукцессии и, соответственно, круговорот веществ. Деструктивная же сукцессия заканчивается после полной минерализации органического вещества.

Конструктивные сукцессии возникают после гибели по каким-то причинам существенной части биоценоза, прежде всего его растительного компонента, и длятся десятилетиями, а иногда столетиями и больше. Деструктивные же сукцессии требуют для полного цикла от 10–20 лет при разрушении древесины до нескольких суток, когда идет распад экскрементов. Смена стадий сукцессии протекает наиболее быстро на первых ее этапах.

Конструктивные сукцессии

Эти сукцессии начинаются с заселения мест, освободившихся после лесного пожара, наводнения, вырубки леса, лавин и геологических сбросов и по другим причинам.

Первые сообщества, появившиеся на таких местах, называют пионерными. Они состоят в основном из растений и животных г–стратегов. Различные флористические, а вместе с ними и фаунистические комплексы сменяют друг друга как бы в эстафете, пока сообщество не доходит до состояния климакса – окончательной своей стадии. На фоне таких сукцессии возникают циклические сукцессии более мелкого порядка. Так, известно, что для средней полосы нашей умеренной зоны климаксным сообществом могут быть дубовые леса. Однако после вырубki леса первыми на этом месте появляются мелколиственные древесные породы, обычно береза и осина. Под покровом такого леса вырастает ельник, постепенно вытесняющий лиственные породы. Но ели неустойчивы к сильным ветрам и на месте ветровала опять вырастает березняк. Долго живущие дубы на фоне этой смены растительности лишь постепенно завоевывают древесный полог. Естественно, что со сменой древесных пород меняются все консорции и с ними большая часть населения насекомых. Этот процесс захватывает столетия.

Насекомые–фитофаги играют активную роль в сукцессиях, значительно их ускоряя. Это происходит потому, что насекомые в первую очередь устраняют ослабленные растения. Переработка насекомыми древесных и других растительных тканей приводит к быстрому возвращению органических веществ в почву, что повышает устойчивость всего биоценоза. Насекомые способствуют также быстрой замене неустойчивых лесных и полевых монокультур, созданных человеком, на более сложные и устойчивые естественные биоценозы.

В результате постоянной деятельности человека во многих случаях климакс не достигается, но возникает другое устойчивое состояние – *дисклимакс*. Например, чрезмерный выпас скота может превратить степь в пустынное сообщество с соответствующей, хотя и несколько измененной и обедненной флорой и фауной. Дисклимаксами можно считать и относительно устойчивые сообщества, возникающие на пустырях и характеризующиеся рудеральной растительностью. Иногда к этой категории относят и агроценозы, которые неоднократно за год подвергаются воздействию человека. Естественные фитофаги и сорняки быстро могут превратить их в типичные для данного климата пионерные сообщества с преобладанием растений и животных г–стратегов.

Деструктивные сукцессии

Все деструктивные сукцессии представляют собой разложение органического субстрата до почти полной его минерализации. Эти сукцессии легко наблюдать на примере постепенного изменения опада растительности – подстилки. Так как опад поступает в подстилку более или менее регулярно, то в подстилке возникает слоистость, содержащая субстрат на разных стадиях разложения и, соответственно, с разным набором бактериальной флоры и фауны. В целом для подстилки характерно большое экологическое разнообразие (Н.М.Чернова, 1977). Здесь обитают сотни видов нематод и членистоногих. В число последних входят клещи, ногохвостки, личинки различных двукрылых, жуки. В подстилке низка степень доминирования массовых форм и имеется большое количество видов с устойчиво низкой численностью.

Наблюдения за сукцессиями в составе фауны подстилки осложняются миграциями членистоногих, связанными со степенью увлажнения подстилки (погодой) и сезоном. В течение сукцессии четко прослеживается все же постепенная смена поверхностно живущих форм членистоногих подстилочно–почвенными, а затем почвенными формами.

Время, необходимое для минерализации и гумификации хвойного и лиственного опада в умеренном климате, равно примерно 9–12 годам. Членистоногие играют существенную роль в этом процессе, механически измельчая субстрат и пропуская его сквозь кишечник, где он вместе с бактериальной и грибной флорой обрабатывается пищеварительными ферментами.

Иные комплексы видов насекомых принимают участие в разложении древесины, например упавших стволов деревьев или пней. Можно различить 4 стадии этого процесса

(Б.М.Мамаев, 1960). Первая стадия имеет место, когда отмершая древесина остается еще твердой, хотя в ней уже поселяются различные деревоокрашивающие грибы. На этой стадии в древесине живут личинки разных усачей, а слой коры интенсивно потребляется жуками–короедами и личинками усачей–рагив. На второй стадии древесина приобретает бурый цвет и легко раскалывается на пластинки. Дерево продолжают разрушать усачи, а позже к ним присоединяются личинки жуков–рогачей. На третьей стадии древесина становится очень ломкой и имеет красный цвет. Основное население такой древесины – муравьи. Упавшие стволы на этой стадии разложения обычно покрыты мхом. Наконец, древесина превращается в темно–коричневую труху, заселенную дождевыми червями, многоножками, личинками комаров *Vibionidae* и другими насекомыми. Отметим, что при разложении древесины отдельные комплексы фауны могут и выпадать, хотя итог разложения древесины всегда один и тот же.

Значительно быстрее протекает сукцессия на субстратах, богатых азотом. В целом на первых стадиях разложения любых таких субстратов раньше других появляются яйца и личинки мух (особенно *Muscidae*, *Calliphoridae*, *Sarcophagidae*), некоторые жуки и форезирующие членистоногие, в основном клещи, заносимые этими насекомыми. Постепенно они замещаются почвенно–подстилочными видами и, наконец, почвенными. Различия в видовом составе, связанные с типом субстрата, очень заметны на первых этапах разложения, а потом постепенно сглаживаются. Правда, при низкой влажности на сухих остатках трупов очень долго сохраняются жуки–кожееды и моли.

Н.М.Чернова описывает следующие изменения во времени фауны конского навоза. Навоз, пролежавший не более суток, содержит много мелких нематод, яйца мух–дрозофил, некоторых форезирующих клещей. На 3–й день в навозе помимо той же фауны, начинают попадаться личинки жуков–стафилиид. На десятый день могут быть обнаружены личинки водолубов (*Cercyon*) и взрослые жуки тех же видов, а также жуки–карапузики. В двенадцатидневном навозе обильны ногохвостки (*Hypogastrura*) а также мелкие жуки семейства *Ptiliidae*.

На богатых органических субстратах возникает жесткая конкуренция между его потребителями. Так, навоз может очень быстро утилизироваться жуками. В южных районах скараabei и некоторые другие навозники делают из навоза шары, которые катят с открытого места в специально делаемые укрытия, позволяющие избавиться от конкурентов. Жуки–могильщики *Necrophorus* с той же целью зарывают трупы мелких животных в почву.

Очень сложная и напряженная конкуренция между насекомыми, грибами и нематодами требует от первых заселителей большой скорости развития, что облегчается разогревом субстрата до 30–40° С. Так, комнатная муха в свином навозе способна развиваться от свежееотложенного яйца до куколки за 5–6 суток. Большое значение имеет групповое внекишечное пищеварение, выделение ряда веществ, убивающих конкурентов или тормозящих их рост, и также изменения рН субстрата. Естественно, что большая концентрация насекомых в быстро разлагающихся субстратах привлекает многих хищников и паразитов. Даже среди *Muscidae* есть виды, личинки которых поедают личинок мух других видов. Первая стадия разложения субстрата, богатого белками, длится не более нескольких дней. Далее следуют другие менее напряженные в отношении конкуренции стадии, где практически полностью сменяются все группировки насекомых.

6. АНТРОПОГЕННЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ

Хозяйственная деятельность человека приводит к резким изменениям всех компонентов биоценозов, в том числе и насекомых (М.В.Козлов, 1990). При этом многие виды вымирают или становятся редкими. Существенно сокращаются и дробятся на части ареалы многих видов. Некоторые же виды получают преимущества и становятся массовыми. Кроме того, в ряде случаев фауна обогащается новыми видами, бессознательно или сознательно завезенными человеком. Степень и характер изменений биоценозов определяются родом и интенсивностью его хозяйственного использования (С.И. Медведев, 1959).

Так, умеренный выпас скота не наносит существенного вреда луговому и степному биоценозу, поскольку копытные – естественный компонент многих биоценозов, повышающий их устойчивость. Однако слишком интенсивный выпас приводит к обеднению флоры и, соответственно, фауны насекомых при общем сдвиге всех компонентов в сторону большей ксерофильности. Выпас скота – это не только изъятие части зеленой массы, но и нарушение почвенного покрова, особенно его поверхностной структуры, появление многочисленных кровососущих насекомых и обитателей навоза. Интересно, что в некоторых случаях сохранению прежней фауны насекомых существенно способствуют колючие кустарники и полукустарники, под прикрытием которых остаются нетронутыми многие другие растения (В.С. Мурзин, 1981).

Снижение видового разнообразия происходит и при кошени трав, которое приводит к выпадению из состава флоры ряда однолетних и двулетних растений, которые лишаются возможности давать семена. На покосе погибает масса личинок насекомых, особенно обитающих внутри стеблей. Интересно, что только ежегодное скашивание трав резко обедняет состав фауны. При нерегулярном сенокосении комплекс насекомых заметно обогащается, так как, оно, по-видимому, в какой-то мере заменяет отсутствие или недостаток диких копытных или же умеренный выпас скота. В абсолютно заповедной степи, где запрещены и выпас, и сенокосение, видовой состав насекомых заметно обеднен и они представлены в основном прямокрылыми и некоторыми клопами.

Рекреационная нагрузка на биоценозы, сопровождающаяся вытаптыванием и замусориванием местности, влияет на фауну подобно интенсивному выпасу скота, существенно ее обедняя.

Своеобразная ситуация возникает на обочинах дорог. С одной стороны, частые повреждения и замусоривание приводят к расцвету рудеральных (мусорных) растений (лопух, крапива, полынь, пустырник и т.д.) с их своеобразной фауной, с другой – именно около дорог иногда сохраняются остатки прежней целинной флоры и фауны (С.И. Медведев, 1959). С дальнейшей урбанизацией местности эти остатки, как правило, исчезают.

Вырубка леса, а тем более распашка целины приводят к исчезновению большинства элементов прежнего биоценоза. На полях и в садах возникают искусственные сообщества, создаваемые и постоянно поддерживаемые человеком, – агробиоценозы, о которых речь пойдет ниже. Урбанизация местности приводит к полному уничтожению прежних биоценозов.

Своеобразные экосистемы, состоящие практически из одного вида, создаются человеком при массовом разведении насекомых. Такие лабораторные экосистемы иногда называют техноценозами (А.З. Злотин, 1989).

Агробиоценозы

Агробиоценоз (агроценоз) – пример вторичного или дисклимаксного биоценоза. Он отличается тем, что в нем искусственно поддерживается резкое доминирование (обычно фактически монокультура) какого-либо одного сельскохозяйственного растения. Ежегодно часть биомассы, создаваемой агроценозом, изымается в качестве урожая, при этом агроценоз теряет как органические, так и минеральные вещества.

Такое искусственное образование, как агроценоз, может сохраняться только при постоянном и ежегодном возобновлении его человеком. Территория любого брошенного агроценоза быстро заселяется сорной растительностью, культурные же растения с первых лет оказываются третьестепенным компонентом флоры, а потом исчезают.

Однако в течение периода вегетации на поле формируется сложный и иногда хорошо сбалансированный комплекс насекомых, насчитывающий сотни видов. В этот комплекс входят фитофаги, повреждающие культурные растения, фитофаги, съедающие сорняки, и многочисленные энтомофаги. Поэтому хорошо укоренившееся и весьма распространенное представление, что "агроценоз не обладает свойством регуляции" (Л.В. Арнольди, К.В. Арнольди, 1963), уже нанесло и продолжает наносить нашему и мировому хозяйству колоссальный вред. Вместо контроля за агроценозом и попыток повысить его устойчивость,

пассивно ожидается наступление массового размножения вредителя, а затем применяются радикальные меры. Такая защита растений тоже сохраняет урожай, но при этом расходуется много средств и обычно загрязняются ядами пищевые продукты, вода и все окружающие биоценозы.

Естественная устойчивость агроценоза может быть значительно повышена за счет граничащих с ним биоценозов, часто являющихся постоянным источником хищников и паразитов (О.Д.Ниязов, 1992; А.Ш.Хамраев, 1992). Если эти биоценозы находятся не на пионерных стадиях сукцессии, на них должны отсутствовать фитофаги – r-стратеги, многие из которых являются вредителями сельскохозяйственных растений. Следовательно, чем устойчивее биоценоз, прилегающий к полю с сельскохозяйственной культурой, чем менее пионерным он является, тем больше пользы он может принести соседним сельскохозяйственным угодьям.

К сожалению, в сельском хозяйстве обычно применяется обратная практика. С целью устранения сорняков и вредителей часто перепахивают обочины дорог, а в некоторых случаях их даже выжигают. Естественно, что на таком оголенном участке кроме растений и животных r-стратегов никто поселиться не может, и эти участки являются поставщиками сорняков и вредителей полю. Более правильным было бы или совсем не трогать эти участки, или же ускорять на них сукцессию с помощью семян растущих в устойчивых естественных сообществах трав (посев мелко нарезанного сена).

Значительно повышает устойчивость агроценоза также включение в посев каких-либо дополнительных культур (совместный посев – В.Г.Коваленков, Н.М.Тюрина, 1993) или посев отдельными полосами разных растений вместо больших полей монокультур. Введение в посев цветущих растений, например, их посев по обочинам вокруг поля, обеспечивает дополнительное питание паразитам и хищникам и положительно сказывается на урожае. Усложнение агроценоза не только увеличивает численность энтомофагов на поле, но и улучшает микроклимат посевов.

Формирование комплекса вредителей на поле – довольно сложный процесс. При распашке целинной земли ее обитатели в основном погибают или мигрируют. Причины их гибели следующие: изменения структуры почвы, ее температурного и влажностного режима, исчезновение кормовых растений – центров консорциев, а также воздействие агротехнических приемов. Ряд насекомых все же приспосабливается к жизни на посевах. Среди них виды, размножающиеся вне пределов поля, но охотно питающиеся культурными растениями (многие саранчовые), насекомые, мигрирующие на зиму на опушки леса, на обочины (например, клоп-черепашка), обитатели взрыхленных грызунами почв в природных биотопах (например, жуки *Anisoplia austriaca* Host., *Pentodon idiota* Hbst., озимая совка *Agrotis segetum* Schiff.). В эту же группу можно включить и обитателей растений таких взрыхленных почв (многие клопы и листоблошки). На полях оказываются также насекомые, предпочитающие изреженный травостой (щелкуны родов *Melanotus*, *Agriotes*, чернотелки *Opatrum sabulosum* L.). Весьма распространены и насекомые, зимующие в многолетних или озимых растениях или в растительных остатках (двукрылые *Oscinosoma*, *Chlorops*, *Magetola*).

Таким образом, фауна поля формируется в основном за счет местных видов. Так, при вспашке целинных земель в Казахстане в 50-е годы доминантными видами на пшенице оказались пшеничный трипе *Haplothrips tritici* Kurd., серая зерновая совка *Hadena sordida* Bkh., сибирский остроголовый клоп *Aelia sibirica* Reutt., хлебная полосатая блоха *Phyllotreta vittula* Reutt.). Все эти олигофаги обитали до распашки на степных злаках (Т.Г. Григорьева, 1970). Резкое увеличение пищевых ресурсов и более высокая пищевая ценность культурной пшеницы, по сравнению с зёрнами диких злаков, явились причиной небывало массового размножения серой зерновой совки в первые годы освоения целины. По-видимому, в это время произошло "ускользание" этого вида из под пресса паразитов и хищников. Однако через 5–6 лет возделывания пшеницы на целинных землях возник новый уравновешенный комплекс насекомых. При этом значительно увеличилось число видов насекомых на полях, снизилась их общая численность и возросла роль энтомофагов.

В случае заселения целинных земель, лежащих поблизости от окультуренных (хлопчатник – Ю.И. Алексеев и др., 1976), происходит постепенное заселение новых посевов без вспышек массового размножения. В результате также формируется устойчивый комплекс насекомых.

Итак, на культурных растениях поселяются местные олигофаги и полифаги. Если же растение чуждо местной флоре и поблизости нет родственных ему видов, его фитофагами становятся только многоядные насекомые. Примерно так происходит заселение некоторых лесопосадок. Заметим, что переход насекомых на новые для них растения осуществляется во многих случаях очень постепенно, что, по-видимому, связано с выработкой новых пищевых рас (М.С. Гиляров, 1955).

Агротехнические мероприятия существенно сказываются на фауне насекомых. Так, снегозадержание явно улучшает перезимовку куколок озимой совки. При орошении исчезают степные ксерофилы но увеличивается численность шведской мухи, хлебных блох, злаковых цикадок. В результате севооборота заметно снижается численность ряда видов, но видовое разнообразие возрастает, так как каждая сельскохозяйственная культура оставляет свой след в энтомофауне (С.И. Медведев, 1959). Смена растений приводит к тому, что среди почвенных личинок, развивающихся более одного года, выживают практически только полифаги: проволочники, личинки чернотелок и пыльцедов (М.С. Гиляров, 1945). Монофаги же, такие как личинки жуков–усачей *Dorcadion*, развивающиеся два года, совсем не могут перенести смену культур. Наоборот, быстро развивающиеся и хорошо мигрирующие насекомые, к числу которых относится много вредителей, практически не страдают от севооборота.

Остановимся вкратце на понятии *вредоносности*. Весьма распространена наивная точка зрения, что любое насекомое, поедающее культурное растение, уменьшает урожай и наносит таким образом вред. Однако между растением и насекомым исторически установились сбалансированные взаимосвязи, позволяющие сохранять эти растения как источники корма (В. И. Танский, 1988). Пока уровень повреждения относительно низок, вся популяция растений и отдельные их особи способны компенсировать ущерб. Иногда повреждения стимулируют растение, приводя к его более мощному развитию. Вообще практически всегда растения формируют больше вегетативных и генеративных органов, чем это необходимо для оптимальной продуктивности. Так, у хлопчатника наблюдается естественный опад до 80% цветков и завязей. При искусственном повреждении цветов и завязей этот естественный опад резко уменьшается и общий урожай хлопчатника увеличивается.

Даже в том случае, если насекомое приводит растение к гибели, что типично для вредителей всходов и семян в почве, изреживание посевов компенсируется более мощным развитием сохранившихся растений. Например, при гибели 25% всходов свеклы от проволочников, общий урожай не снижается (С.Г.Бобинская и др., 1965). Сравнивая урожай растений, неповрежденных и поврежденных вредителем, можно определить коэффициент вредоносности:

$$K = \frac{a - b}{a} \cdot 100\%,$$

где a – масса урожая неповрежденных растений и b – масса урожая того же количества поврежденных растений.

Если слабые повреждения могут привести к увеличению урожая, то с дальнейшим ростом плотности популяции вредителя масштаб повреждений будет увеличиваться и начиная с определенного уровня плотности приведет к потере урожая (порог вредоносности). Но любые защитные мероприятия связаны с расходами, которые зависят не только от стоимости препаратов или агентов биологической защиты растений, включая их применение на поле, но должны отражать и ущерб, наносимый людям (например, повышение заболеваемости и оплату бюллетеней), загрязнение окружающих угодий, в том числе водоемов, в которых рыба погибает от химических препаратов, ухудшение структуры почвы, что приводит к дальнейшему снижению урожайности, а в ряде случаев, и снижение закупочных цен на продукт, содержащий остатки инсектицида.

Поэтому в нашей стране считается целесообразным применение химических средств только в том случае, если затраты на применение инсектицида будут не менее, чем в три раза, превышать прибавку урожая (В.И.Танский, 1988). Такой уровень потерь достигается если численность вредителя приближается к так называемому экономическому порогу вредности. Соотношение порога вредности и экономического порога вредности показано на рис. 42. Экономические пороги вредности определены для большинства основных сельскохозяйственных культур и многих вредных насекомых. Разработка этих порогов – большое достижение в защите растений, позволяющее уменьшить как затраты, так и загрязнение среды. Эти пороги могут меняться в зависимости от конкретной ситуации, прежде всего от фазы развития растения. Примеры подобных порогов для зерновых культур и клопа – вредной черепашки приведены в табл. 4.

Однако возможности работы в этом направлении еще далеко не исчерпаны по следующим причинам.

Во-первых, большое количество энтомофагов на поле делает обработку пестицидом бесполезной, а, точнее, вредной даже когда численность фитофага существенно превышает экономический порог.

Таблица 4

Экономические пороги вредности клопа вредной черепашки на пшенице (В.И.Танский, 1988)

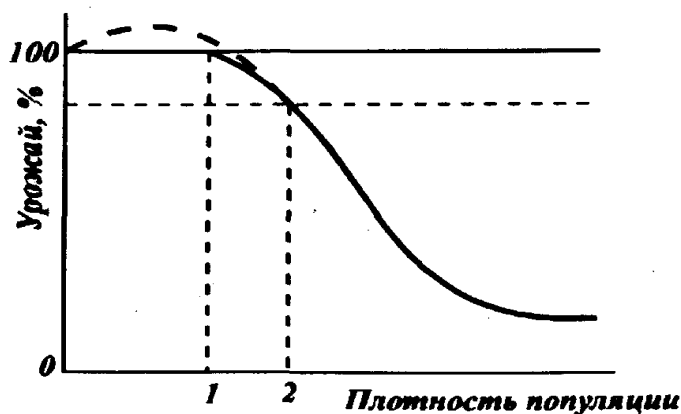
Стадия насекомого	Фаза развития растений	Экономический порог вредности
Перезимовавшие клопы	отрастание – кущение (озимая пшеница)	1-2 клопа/м ²
	кущение (яровая пшеница)	твердая пшеница: 0,3-1,1 клопа/м ² мягкая пшеница: 0,5-1,5 клопа/м ²
Личинки	цветение – начало налива зерна	5-10 личинок/м ²
	молочная спелость	сильная и ценная пшеница: 1-2 личинка/м ² рядовая пшеница: 5-6 личинок/м ²

Следовательно, вместе с численностью фитофага необходимо определять и численность его основных энтомофагов (Н.В.Бондаренко, 1986).

Во-вторых, высокая плотность популяции фитофага часто приводит к развитию эпизоотии, снижающих его численность не хуже любого инсектицида. Следовательно, необходимо определять также и процент заболевших насекомых.

В-третьих, экономические пороги определены для каких-то "усредненных" растений данной сельскохозяйственной культуры и для усредненных метеоусловий. Очевидно, что способность растения самостоятельно компенсировать ущерб должна зависеть от сорта, сроков посева, геохимического состава почвы, внесения удобрений, поливов, а также погоды.

Рис.42. Зависимость урожая возделываемого растения от плотности популяции вредителя. 1 – порог вредоносности, 2 – экономический порог вредоносности (с учетом расходов на проведение защитных мероприятий и ущерба окружающей среде, включая возможное загрязнение продукта питания) (по В.И. Танскому, 1988)



Кроме того, эти условия могут влиять на популяцию насекомых или непосредственно, или косвенно – через изменения физиологического состояния растений. Поэтому даже для одной культуры и одного и того же вредителя в зависимости от условий кривые, показанные на рис.42, сохраняя ту же форму, пойдут совершенно по-разному (Л.Е.Славгородская–Курпиева, 1990)

Таким образом, определение экономических порогов вредоносности – это начало пути, который на базе объединения усилий энтомологов, физиологов растений, почвоведов приводит к созданию компьютерных моделей. Целью таких моделей является оптимизация сельскохозяйственного процесса для получения максимального урожая при наименьших затратах и минимальном загрязнении среды и продукта. Имея такую программу, в компьютер вводят информацию о состоянии растений и погоде. Компьютер же на экране монитора дает прогноз о будущем урожае и рекомендацию по агротехническим и защитным мероприятиям, которые желательно провести на данном поле и в данный момент времени.

Мы полагаем, что современная интегрированная защита растений, основанная на экономических порогах вредоносности, в ближайшие годы будет заменена экологической системой защиты растений. Эта система будет иметь профилактический характер и базироваться на динамичных порогах ускользания. Компьютерные модели экологической защиты растений смогут рекомендовать растениеводу, как сохранить естественную устойчивость агроценоза и минимальными усилиями не допустить развитие вспышки массового размножения вредителей.

Насекомые города

Городская застройка местности приводит к уничтожению природных биоценозов и к возникновению очень специфических новых. Эти городские биоценозы относительно бедны видами и довольно просты по своей структуре. Они всегда зависят от деятельности человека и автотрофы – растения, создающие органическое вещество, как правило, непосредственно в них не входят.

Если насекомое спонтанно обитает в поселениях человека против его воли, а также сосуществует с человеком и зависит от его деятельности, такое насекомое может быть названо синантропным. Степень синантропности вида можно определить по следующей формуле (P.Nuorteva, 1963):

$$S = \frac{2a + b - 2c}{2},$$

где a – доля особей данного вида среди сбора всех насекомых данной группы в поселении человека, b – то же в сельской местности в пределах агроценозов, c – то же в естественных биотопах. При значении индекса, близком к + 100, насекомое явно предпочитает городскую среду. Если индекс близок к нулю – поселения человека не влияют на популяции этого вида. При индексе – 50 и ниже вид явно избегает поселения человека.

Этот индекс синантропности различен для разных географических популяций одних и тех же видов. Например, на юге синантропные мухи и тараканы гораздо менее тесно связаны с жильем, чем на севере.

В городе создается конгломерат самых разнообразных условий. Естественно, что фауна отапливаемых помещений, подвалов, балконов, промышленных и складских строений, улиц и парков должна быть совершенно различной. Типичными для всех этих местообитаний является их мозаичность, расчлененность, что затрудняет миграции от одного местообитания к аналогичному другому (островной эффект – М.В. Козлов, 1990).

Но даже в пределах такого местообитания выявляются не связанные друг с другом группы видов. Так, в отапливаемых жилых домах можно встретить различных вредителей запасов (например, малого мучного хрущака, хлебного точильщика, зернового долгоносика, некоторых бабочек–огневок), вредителей материалов и изделий (например, домового усача, платяную моль, разнообразных кожеедов), паразитов человека (например, постельного клопа, комаров *Culex pipiens molestus*), паразитов домашних животных и синантропных грызунов (например, блох), обитателей плесени, а также водорослево–бактериальных нарастаний на "потеющих" в зимнее время трубах (некоторых ногохвосток, щетинохвостку – сахарную чешуйницу, насекомых, потребляющих остатки пищи и пищевые отходы (тараканов, некоторых дрозофил, некоторых муравьев), синантропных двукрылых, которые, однако, обычно размножаются за пределами помещения, фитофагов на комнатных растениях (прежде всего тлей и щитовок, некоторых клещей), а также паразитов этих фитофагов, детритофагов, живущих в почве цветочных горшков и под ними (ногохвостки, некоторые мелкие двукрылые).

Общим для всей фауны отапливаемых помещений является их теплолюбивость. Часто это адвентивные (занесенные) виды тропического происхождения. Все виды, обитающие в этих условиях, не имеют облигатной диапаузы, а иногда вообще не способны диапаузировать. Кроме того, все они, за редкими исключениями, легко переносят большую сухость воздуха.

Как правило, эти насекомые размножаются тут же в жилище. Уже упомянутым исключением являются синантропные мухи, а также размножающиеся в полузаотпленных подвалах домов комары, нападающие на людей в помещениях даже в зимнее время. Постоянным источником многих кожеедов, а иногда и молей являются гнезда голубей, воробьев и других птиц, расположенные на чердаках и в других местах дома. Эти насекомые в массе развиваются, потребляя опавшие перья, трупы птиц, а иногда и остатки их пищи. Синантропные мухи и кожееды могут развиваться также на трупах крыс и мышей.

Значительно более подробный обзор фауны города, особенно жилых домов, дан М.В.Полежаевой (1984) на примере Москвы.

Относительно богата фауна парков, но и здесь заметно преобладают эвритопные, широко распространенные виды. Крупные насекомые в парках встречаются довольно редко и фауна представлена, в основном мелкими видами. Вообще чем ближе к центру города, тем меньше крупных насекомых там можно обнаружить. Среди городских насекомых нередко обнаруживаются виды, происходящие из более южных районов, что связано с более теплым климатом города, по сравнению с окружающей его местностью. В целом количество видов насекомых в центре города всегда меньше, чем на его окраине, а тем более, в сельской местности.

Культуры насекомых

Культура насекомых – искусственно созданная популяция, которая прошла в лаборатории не менее одного жизненного цикл (Н.А. Тамарина, 1981,1990). Соответственно, группу личинок насекомых, собранных в поле и содержащихся в лаборатории до завершения их развития нельзя называть культурой. Любая лабораторная или разводимая в промышленных масштабах культура представляет собой своеобразную открытую экосистему, состоящую из одного вида – разводимого насекомого, а все остальные

компоненты создаются людьми, включая постоянный приток органического вещества для питания (В.П.Приставко, 1975).

Так как при культивировании насекомых каждая культура представлена одним видом, не связанным с другими, строго говоря, нельзя принять предлагавшиеся термины "техноценоз" (А.З. Злотин, 1981) или "технобиоценоз" (Е.М.Шагов, Л.К.Новикова, 1985). Согласно определению, ценоз – это сообщество разных организмов, которое не может состоять из одного вида. Однако эти термины "прижились" и часто употребляются.

В настоящее время освоена технология разведения не менее 500–600 видов насекомых. Только в бывшем СССР в 1987 г. разводили 225 видов (В.Б.Чернышев и др., 1988). Значительную часть этих насекомых содержат для научных целей – изучения биологии, физиологии, особенностей развития и т.д. Но разведение насекомых имеет также и большое хозяйственное значение. А.З.Злотин (1989) приводит следующие примеры их практического использования:

- 1) мед, воск, лекарственные средства – медоносная пчела;
- 2) шелк – 6 видов шелкопрядов;
- 3) краски, лак, воск – кошениль, лаковый червец, восковая щитовка;
- 4) корм для рыб, птиц и других животных – сверчки, тараканы, комнатная муха и некоторые другие виды;
- 5) биоперегной (удобрение), получаемый из навоза, – комнатная муха;
- 6) корм для насекомых–энтомофагов – многие фитофаги, преимущественно бабочки;
- 7) интерферон (методами генной инженерии) – тутовый шелкопряд;
- 8) насекомые–энтомофаги, используемые в защите растений, – в основном паразитические перепончатокрылые, а также златоглазки, хищные галлицы, божьи коровки и т.д.;
- 9) насекомые–фитофаги для борьбы с сорняками, ядовитыми растениями – некоторые злаковые мухи, листоеды и другие насекомые;
- 10) опыление сельскохозяйственных культур (в основном люцерны) – мегахила, осмия и другие виды пчел;
- 11) генетическая борьба с вредными насекомыми – некоторые мухи, бабочки–плодожорки;
- 12) вирусные препараты для борьбы с насекомыми – преимущественно бабочки;
- 13) испытания химических средств защиты растений и биопрепаратов – тараканы, мухи, многие бабочки;
- 14) определение остатков пестицидов в пищевых продуктах (организмы–индикаторы) – комнатные мухи, комары, дрозофилы и т.д.;
- 15) оценка растений на устойчивость к вредителям – хлопковый долгоносик, клоп–черепашка и т.д.;
- 16) получение и испытание феромонов – преимущественно бабочки;
- 17) коллекции насекомых для любителей – преимущественно экзотические бабочки;
- 18) содержание живых насекомых в террариумах (в зоопарках и у любителей) – преимущественно экзотические тараканы, палочники, богомолы, бабочки и жуки.

Такой широкий спектр использования культур насекомых является четким доказательством того, что их разведение будет расширяться из года в год. Особое значение имеет разведение энтомофагов как надежной замены химическому методу защиты растений.

В последние годы вышло несколько книг, специально посвященных массовому разведению насекомых (А.З. Злотин, 1989; Н.А.Тамарина, 1990; А.Л.Монастырский, В.В. Горбатовский, 1991; P.Singh, R.F.Moone, 1985), а также справочник "Культуры насекомых и клещей в СССР" (В.Б. Чернышев и др., 1988). Поэтому мы вправе ограничиться здесь лишь наиболее существенными аспектами этой важной задачи.

Очевидно, что при основании культуры насекомых исключительно важно хорошо подобрать исходный материал. Самые ценные в генетическом отношении особи могут быть получены в начале вспышки массового размножения вида. Иногда это коррелирует с более темной окраской особей (А.З. Злотин, 1989). Существенным для будущей культуры может

оказаться сбор фитофагов на определенных видах растений, а паразитов на определенных хозяевах. Потомство каждой отдельной самки может заметно отличаться по своим свойствам, поэтому желателен индивидуальный подбор наиболее перспективных линий. Еще более широкий спектр признаков дает сравнение нескольких географических популяций вида. Конечно, перед разведением необходимо удалить всех больных или зараженных паразитами насекомых. Такая большая предварительная работа, безусловно, окупается в дальнейшем высоким качеством и устойчивостью культуры.

В принципе, при соблюдении технологии разведения и удачно выбранном природном материале культура насекомых может быть сохранена на протяжении любого количества поколений (М.А.Булыгинская, Н.И.Мезенкова, 1986). Однако во многих случаях без обновления через несколько поколений культуры погибают. В любом случае характеристики культуры, даже при стандартных условиях, не остаются стабильными. Обычно они колеблются с большей или меньшей амплитудой и частотой, что, по-видимому, связано со спонтанными изменениями генофонда. Именно эти колебания резко снижают возможности математической оптимизации условий производства культуры, хотя в литературе и имеются отдельные сообщения об успехах такой оптимизации (В.А. Старец, Е.М. Менчер, 1980; Н.А. Тамарина, В.Н. Максимов, 1987). Непредсказуемость изменений культуры резко затрудняет или сводит на нет возможности управления процессом культивирования. Поэтому при разведении насекомых желательно иметь несколько отдельных, изолированных друг от друга линий, что позволит обеспечить более равномерное и надежное производство живого материала.

При введении насекомых в культуру возникает также ряд относительно направленных изменений, которые можно назвать доместикацией (А.З.Злотин, 1989). При этом снижается способность к полету вплоть до полной его утраты, изменяется поведение, снижается уровень метаболизма и общая устойчивость к заболеваниям. Однако одновременно могут увеличиваться размеры насекомых и повышаться их продуктивность. Такая доместикация часто полезна для культур, где не предусматривается выпуск разводимых насекомых в природу (производство шелка, переработка навоза и т.д.). Наоборот, для биометода подобные измененные культуры уже нежелательны.

Остановимся на возможных причинах направленных изменений культур насекомых. Конечно, при основании культуры не может быть использован весь генетический "пул" природной популяции. В таких исходно малых популяциях, как лабораторные, возможен дрейф генов, который еще более обедняет генофонд. Лабораторные популяции лишены пресса энтомофагов и заболеваний, т.е. в этих популяциях ослаблен или отсутствует естественный отбор. К тому же, условия при разведении отличаются от естественных значительно большей стабильностью, что уменьшает отсев слабых особей, обладающих слишком строгими требованиями к условиям. Питание насекомых, особенно при их выращивании на несравненно более технологичных питательных средах, существенно отличается от естественного. При культивировании насекомых плотность их популяции всегда существенно выше, чем в природе. Многие насекомые реагируют на такую плотность общим стрессом, значительными изменениями поведения, снижением устойчивости к неблагоприятным воздействиям, серьезными физиологическими и даже морфологическими изменениями (Е.Н. Поливанова, 1989). Измененное питание и повышенная плотность могут быть также факторами отбора особей в нежелательном для нас направлении.

Поэтому исключительно важно постоянно контролировать качество культуры. Прежде всего под качеством культуры следует понимать ее соответствие поставленной цели. Наиболее определенный ответ здесь дают показатели общего выхода продукции при соблюдении соответствующего стандарта и экономическая оценка в сопоставлении расходов и дохода от культуры. Однако в процессе производства большое значение имеют биологические частные показатели, коррелирующие с общей экономической эффективностью. Среди них могут быть частные (результаты измерений определенных морфологических признаков, некоторые количественные характеристики поведения, плодовитость, смертность и т.д.) или же интегральные показатели, объединяющие несколько

важных признаков или математические (например, обобщенный показатель качества трихограммы – Ш.М. Гринберг, А.Ф. Руснак, 1986), или по результатам сложного поведения (В.Б. Чернышев и др., 1988).

Исключительно большое значение для создания стабильных лабораторных и промышленных культур с заданными свойствами имеет селекционно–генетическая работа (А.З. Злотин, 1989). Общие принципы селекции насекомых принципиально не отличаются от тех, которые используются в животноводстве.

Мониторинг и антропогенные воздействия

Мониторинг – система наблюдений, позволяющая оценивать состояние биоценоза и давать прогноз его развития. Постановка мониторинга приобретает сейчас особое значение в связи с мощными антропогенными воздействиями, прежде всего с загрязнением среды. В этом отношении насекомые при их широком распространении и чувствительности к изменениям среды являются перспективными объектами (Э.И. Хотько и др., 1982).

Отметим, что при разработке подобного мониторинга следует отличать изменения численности, вызванные антропогенными воздействиями, от ее естественных сезонных и многолетних колебаний.

Загрязнение среды (промышленное химическое и радиоактивное, автомобильные выбросы, использование инсектицидов, гербицидов и минеральных удобрений) заметно отражается на фауне насекомых. Большинство из этих воздействий отбрасывает биоценоз к более ранним стадиям сукцессии и обедняет видовой состав. Вместе с гибелью растений выпадают целые консорции вместе с соответствующими видами насекомых.

Промышленное загрязнение местности, как правило, довольно медленно действует на популяции насекомых. Правда, здесь многое зависит от химической природы загрязняющих веществ поллютантов, на которые насекомые реагируют по–разному. Так, в зоне загрязнения обычно происходит резкое увеличение численности сосущих фитофагов, особенно тлей. Вместе с сосущими насекомыми увеличивается численность их естественных врагов. Основная причина этого явления, скорее всего, – нарушение синтеза белков в тканях растений и как результат накопление в их жидком содержимом свободных аминокислот. Кроме того, сосущие насекомые, в отличие от листогрызущих, практически не страдают от загрязнения поверхности листьев. С ослаблением растений связывается также и увеличение численности подкорových и стволовых насекомых. Показано, например, что в зоне выброса солей тяжелых металлов возникает мощное развитие ксилофагов (Е.Н. Мозолевская, 1982).

Слишком высокие загрязнения все же подавляют насекомых, сдерживая их размножение. Поэтому в зоне среднего загрязнения часто имеет место максимум численности. Так, численность жука–долгоносика *Strophosoma capitatum* на определенном расстоянии от источника загрязнения в 25 раз выше, чем на сильно загрязненных участках и в 5 раз – чем на чистых. Подобные же оптимумы по уровню загрязнения были найдены для ряда бабочек (М.В.Козлов, 1994). Даже непарный шелкопряд – насекомое с мощным биотическим потенциалом – угнетен при большой концентрации промышленных выбросов, например, поблизости от алюминиевого завода г. Братска (Г.И.Голутвин, 1983).

Есть отдельные виды насекомых, численность которых всегда падает под влиянием загрязнений. Так, недалеко от цементных и металлургических заводов резко снижается численность некоторых жужелиц и жуков стафилинов, ряда сеноедов. Среди этих насекомых можно найти виды – индикаторы степени загрязнения местности.

Примерно также изменяется биоценоз под влиянием автомобильных выбросов, часто содержащих тяжелые металлы. Накопление твердых частиц этих выбросов вблизи от дороги приводит к снижению численности форм, обитающих в подстилке и почве, а также листогрызущих энтомофагов. Наоборот, численность получающих питание из более глубоких слоев растительных тканей сосущих фитофагов (тлей, клопов–слепняков) увеличивается. Размножению сосущих вредителей способствует также обогащение растений около шоссе азотистыми соединениями. Вслед за сосущими насекомыми возрастает

численность их энтомофагов (Р.О.Бутовский, 1987). Видами – индикаторами подобных воздействий могут быть также некоторые жужелицы и отдельные виды ногохвосток.

В загрязненной радиоактивными отходами местности больше всего страдают объекты, обитающие в подстилке и почве. Сравнительно небольшие дозы радиации могут приводить к некоторому повышению общей жизнеспособности, например, иногда наблюдается повышение процента выхода гусениц непарного шелкопряда из кладок. Более высокие дозы радиации приводят к гибели части гусениц. Однако в целом в зоне повышенной радиоактивности численность популяции непарного шелкопряда не уменьшается, так как заметно снижается зараженность гусениц паразитами. Скорее всего, это происходит потому, что паразиты окукливаются преимущественно в почве, где высока радиация, а непарный шелкопряд – в кронах. Положительно влияет на развитие непарного шелкопряда и изреживание крон из-за ослабления деревьев (Д.А.Кривоуцкий и др., 1988). Возможно, что при этом снижается и способность растения противостоять фитофагу.

Большое внимание энтомологов привлекло явление так называемого *индустриального меланизма*. Оно отмечено примерно у 100 видов бабочек. Наиболее известен полиморфизм окраски березовой пяденицы *Biston betularia* L., которая имеет две формы: обычную (f. *typica*), обладающую светлыми крыльями с темными крапинами, напоминающими поверхность ствола березы, и меланистическую (f. *carbonaria*) с равномерно черными крыльями почти без рисунка. Последняя форма была поймана впервые в промышленном районе около Манчестера. В дальнейшем таких темных бабочек находили преимущественно поблизости от крупных загрязняющих воздух и дающих копоть предприятий. Предлагалась гипотеза, что темная форма менее заметна на закопченных стволах березы, чем исходная светлая, и, следовательно, в меньшем количестве уничтожается птицами (H.V.D.Kettlewel, 1956). Наоборот, на чистых березовых стволах больше преимуществ получает исходная форма со светлыми крыльями. Однако сейчас эта гипотеза оспаривается, так как темная форма преобладает и в некоторых относительно чистых с экологической точки зрения районах. В принципе, потемнение окраски часто коррелирует с повышенной жизнеспособностью и интенсивным метаболизмом.

Помимо бабочек, индустриальный меланизм встречается у жуков (коровки *Adalia bipunctata* L), некоторых тлей и цикад. Скорее всего, этот меланизм связан с загрязнением местности. Наряду с изменениями окраски возможны и изменения размеров тела и микроструктуры его поверхности.

Насекомые принадлежат к числу индикаторов степени загрязненности воды органическими веществами. Так, личинки цветочных мух *Eristalis tenax* L., так называемые крыски, – четкий показатель наиболее загрязненного полисапробного водоема. Всем известные красные личинки хирономид типичны для мезосапробных водоемов. Большинство же других водных насекомых могут обитать только в чистых олигосапробных водах (Е.Н. Павловский, С.Г. Лепнева, 1948).

Естественно, что насекомые реагируют и на другие загрязнения воды, в том числе тяжелыми металлами. При длительном загрязнении меняется видовой состав, большинство насекомых погибает. Однако даже и при небольших дозах загрязняющих веществ, и при их непродолжительном воздействии определенным образом изменяется строительное поведение личинок ручейников (В. А. Непомнящих, 1989).

При воздействии на биоценоз инсектицидов резко нарушается его видовая структура, причем больше всего страдают энтомофаги. Фитофаги довольно быстро вырабатывают резистентность по отношению к этим веществам. Помимо инсектицидов на насекомых могут существенно влиять и такие употребляемые в сельском хозяйстве вещества, как гербициды, фунгициды и минеральные удобрения. Под влиянием этих веществ, как и при других загрязнениях, обедняется видовой состав и во многих случаях резко возрастает численность отдельных видов.

Охрана насекомых

Поверхность нашей планеты быстро преобразуется человеком. Естественные биоценозы на громадных пространствах превращаются в пастбища и агроценозы. Часто, особенно в тропических районах, почвы под агроценозами быстро истощаются, но после того, как эти участки забрасывают, прежний биоценоз не может на них восстановиться и они превращаются в подобие пустыни. То же происходит и в результате чрезмерного выпаса скота. Загрязнение и замусоривание земель, не пригодных для хозяйственного использования, неразумное и бесхозяйственное применение удобрений, гербицидов и инсектицидов губят еще сохраняющиеся природные биоценозы. К этому следует добавить и радиоактивное загрязнение многих районов. Масштабы гибели флоры и фауны приняли глобальный характер и сходны уже с теми катастрофическими изменениями, которые имели место в середине медового периода, когда еще однообразные покрытосеменные растения вклинились в естественные сукцессии и прервали их (Меловой биоценотический кризис, 1988).

Разрушение биоценозов приводит к исчезновению многих видов насекомых. По ориентировочной оценке Г.Н.Горностаева (1986), на нашей планете ежедневно исчезает один вид насекомого. Часто биоценотическая роль этих погибающих видов так и остается неизвестной. Помимо научной и эстетической ценности, любой вид может быть использован в качестве опылителя, источника белкового питания или еще для каких-либо других целей. Поэтому крайне важно принять все меры, чтобы сохранить многообразие насекомых (Н.И. Кочетова, 1986). Г.Н.Горностаев (1986) отмечает следующие особенности экологии насекомых, повышающие их уязвимость:

1. Узкий ареал. От хозяйственной деятельности человека в первую очередь должны страдать узкорегionalные эндемики и реликтовые виды.

2. Неспособность к миграциям. В результате деятельности человека, создания агроценозов и населенных пунктов ареал таких слабо мигрирующих насекомых превращается в большое количество мелких островков. Из-за недостаточного обмена генетической информацией, а также из-за легкости нарушения биоценоза на небольшом участке такие ранее широко распространенные виды оказываются под угрозой исчезновения. Один из наиболее ярких примеров такого вида – бабочка–аполлон.

3. Агрегационные тенденции. Скопления насекомых в одном месте в течение неблагоприятного сезона резко повышают возможность их уничтожения. Так, известно, что бабочка–монарх *Danaus plexippus* L. во время зимовки в Мексике и Калифорнии скапливается в громадных количествах (сотни тысяч особей) на отдельных деревьях. В настоящее время эти места скоплений бабочек специально охраняются. Другой пример – скопления жуков божьих коровок на склонах гор и сопок в зимнее время. Эти жуки иногда в массе погибают во время лесных пожаров, весенних палов, а также от горных выработок.

4. Приуроченность к эфемерным или редким местообитаниям. Примеры таких биотопов: горные степи, прибрежные дюны или сухие склоны с выходами известняка. В таких местах выявляется своеобразная фауна.

5. Питание на редком растении, монофагия. Возможность исчезновения такого вида не требует объяснений.

6. Водный образ жизни. Многие водные насекомые очень чувствительны к химическим загрязнениям, изменениям концентрации кислорода, температурного режима. Особенно чувствительными оказываются личинки стрекоз и веснянок.

В целом наиболее подвержены вымиранию насекомые К–стратеги, узко специализированные и приспособленные к жизни в строго определенных биотопах.

Часто высказываются соображения, что вымирание ряда преимущественно крупных и яркоокрашенных форм связано с деятельностью коллекционеров. В принципе, это маловероятно, так как громадный, по сравнению с позвоночными животными, биотический потенциал насекомых означает также заранее запрограммированную гибель 95–99% особей от самых разных причин. Эта смертность, конечно, особенно велика на ранних стадиях развития, но погибают в значительном количестве и имаго. Слишком же малая популяция,

скорее всего, обречена на гибель, независимо от коллекционеров, по генетическим причинам. "Конечно, случаи хищнического вылова насекомых до полной ликвидации популяций, с разрушением местообитаний и т.д. в принципе возможны, однако подобные действия не имеют ничего общего с коллекционерством и могут квалифицироваться только как преступление" (Т.Н. Горностаев, 1986).

Опыт ряда стран показывает, что даже при современном уровне развития промышленности и сельского хозяйства можно частично сохранить естественные биоценозы благодаря разумному хозяйствованию и природоохранительным мерам. Первым шагом на пути охраны редких и полезных видов является их инвентаризация. В Красную книгу СССР (1984) были внесены 202 вида насекомых, относящихся к 16 отрядам. Конечно, это далеко не все виды, которым грозит уничтожение. Красная книга создается не для специалистов, и в ней упоминаются преимущественно крупные и красивые насекомые, на которых может обратить внимание любой человек. Было разработано законодательство, согласно которому вылов без разрешения насекомых, занесенных в Красную книгу, наказывался денежными штрафами. Величина штрафа зависела от вида насекомого.

Одного включения, в Красную книгу редких и исчезающих видов, конечно, недостаточно для их сохранения. Прежде всего подлежат охране сами биоценозы. Заповедники нашей страны созданы для охраны ландшафтов, а также позвоночных животных, но они могут играть большую роль и в сохранении исчезающих видов насекомых. В противоположном случае возможно исчезновение редких видов и на территории заповедника, как это произошло с аполлоном в подмосковном Приокско-террасном заповеднике. К сожалению, в заповедниках СССР под реальной охраной находилось всего 7 видов насекомых (менее 4% от общего количества видов, занесенных в Красную книгу). Для сравнения: в заповедниках СССР охраняли 54% "краснокнижных" млекопитающих, 70% птиц и 67% рептилий и амфибий.

Охрана насекомых возможна и в пределах национальных парков, памятников природы и даже охотничьих хозяйств. Существенным препятствием к их охране является слабая изученность экологии и распространения многих насекомых. Поэтому необходимо привлекать к изучению редких и исчезающих видов как профессиональных энтомологов, так и квалифицированных коллекционеров. К сожалению, определение большинства насекомых невозможно без вылова и умерщвления некоторого количества особей. Вместе с сохранением видов, занесенных в Красную книгу, может быть спасено и большое количество других более невзрачных насекомых.

Особо перспективная форма сохранения редких и исчезающих видов – это создание на неудобных землях микрозаповедников (более точно, – микрозаказников) площадью 1–15 га. Честь создания первых микрозаповедников в России принадлежит В.С.Гребенникову, много лет изучавшему биологию шмелей и других опылителей.

Однако, создавая такие микрозаповедники, следует помнить, что биоценозы подвержены сукцессиям, причем каждый из видов принадлежит к ее определенному этапу. На большой территории сукцессия не может проходить строго синхронно, благодаря чему в целом сохраняется весь набор видов. На небольших же участках неприкосновенность не дает гарантии полного сохранения исходной флоры или фауны, особенно при малочисленных популяциях насекомых (В.С.Мурзин, В.Д.Кобрин, 1993). В ряде случаев сохранению фауны насекомых может способствовать частичное хозяйственное использование территории, например кошение трав на части территории или же умеренный выпас скота.

ГЛАВА 5. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ НАСЕКОМЫХ

Эволюция морфологических структур, в отличие от экологической эволюции, относительно хорошо документирована. Все морфологические признаки легко распознаются и их можно сравнивать как на современном материале, так и по ископаемым остаткам. Однако даже морфологическая эволюция во многом является предметом спора.

Экологическая же эволюция может быть представлена только как цепь более или менее спекулятивных догадок. Об образе жизни вымерших форм можно все же в какой-то мере судить по их морфологии, так как сходный образ жизни приводит к появлению относительно сходных жизненных форм.

В конце учебника по экологии насекомых целесообразно привести некоторые соображения об экологической эволюции насекомых, чтобы подвести итог всему сказанному выше и дать экологический портрет класса насекомых в динамике.

Одна из основных тенденций эволюции животного мира – переход от первичного для всего живого водного образа жизни к наземному, а для ряда групп – также и завоевание воздушной среды. У насекомых первый этап связан с появлением трахейной системы, а второй – крыльев.

1. ПРЕДКИ НАСЕКОМЫХ И ИХ МЕСТОБИТАНИЕ

Наиболее ранние остатки древних, вероятно способных к полету крылатых насекомых датируются концом нижнего карбона¹ (А.П. Расницын, 1980). Первичнобескрылые же насекомые, к которым по современной классификации относятся только отряды *Archaeognatha* и *Thysanura*, а также вымершие *Monura*, описаны из отложений верхнего карбона. Правда, в девонских отложениях найдены остатки членистоногого, которое может принадлежать к *Archaeognatha*.

У всех насекомых отсутствуют постоянные в течение всего цикла развития жабры, и дыхание осуществляется, за редкими исключениями, через трахейную систему. У водных личинок и куколок последняя может быть закрытой, и они дышат с помощью жабер. Следовательно, предками всех насекомых, скорее всего, были наземные членистоногие с приспособленной к дыханию в воздухе трахейной системой². Таким образом, между предковой формой, вышедшей из воды, и крылатыми насекомыми должен быть значительный интервал времени, за который образовалась трахейная система и появились крылья.

Вопрос об облике предков насекомых представляется спорным. В настоящее время наиболее распространены две гипотезы. Согласно одной из них предками насекомых были древние многоножки, а другой – ракообразноподобные предки (но не обязательно ракообразные!). Важное для представления об экологической эволюции насекомых, отличие первой гипотезы от второй заключается в различной исходной форме тела, а следовательно, разном исходном образе жизни. Длинное, легко изгибающееся тело многоножек дает преимущества при обитании в растительном мусоре или в ходах, уже сделанных другими животными. Более же короткое и компактное тело ракообразноподобных членистоногих приспособлено к открытой жизни в воде или на поверхности суши и лишь к временному использованию укрытий.

Представления о "многоножкообразных" предках насекомых очень широко распространены (М.С.Гиляров, 1949; V.Graber, 1891) и имеют солидную морфологическую основу.

¹ Нам представляется уместным напомнить читателю геологические эры и периоды. К палеозойской эре относятся периоды: кембрий, ордовик, силур, девон, карбон, пермь. К следующей за ней мезозойской – триас, юра, мел. К кайнозойской: палеоген, неоген, четвертичный (современный) периоды.

Однако в более поздних работах показано, что многоножки и три близких к ним отряда энтогнатных первичнобескрылых (Protura, Diplura, Collembola) существенно отличаются от насекомых, во-первых, тем, что у первых протоцеребрум сдвинут в отношении других отделов мозга назад, а у насекомых сохраняется в переднем, т.е. в примитивном положении (А.П. Расницын, 1976). Во-вторых, метатрохофоральные начальные стадии онтогенеза у этих групп принципиально различны (О.А.Мельников, 1974), что указывает на дивергенцию их предков еще во время обитания в воде.

Согласно другой гипотезе предками насекомых были древние ракообразноподобные формы (R.Snodgrass, 1956; A.G.Sharov, 1966). Перечислим основные признаки, общие у ракообразных и насекомых: во-первых, это сравнительно короткое и компактное тело, во-вторых, наличие отдельных грудного и брюшного отделов, что отсутствует у многоножек. Грудной отдел несет ходильные или плавательные конечности, брюшко же само может участвовать в плавании. Подгибание и распрямление брюшка приводит к резкому скачкообразному продвижению в воде. В-третьих, это округлое или слегка сплюснутое с боков тело. Такая конфигурация тела создает максимальные возможности для прыжка в воде с помощью резких движений брюшка. Подобным же образом ударяя брюшком о субстрат, прыгают и современные наземные Archeognatha, по-видимому, наиболее близкие к предкам всех насекомых. В-четвертых, это мандибулы, приспособленные к пережевыванию разнообразной пищи. Для ракообразных типична миксофагия, включающая питание отмершими растительными и животными остатками, а также иногда использование в пищу живых растений и животных.

Все эти признаки являются отличной предпосылкой для выхода на сушу. Действительно, среди ракообразных многие группы обитают практически все время на суше около воды (некоторые бокоплавы и крабы) или становятся полностью сухопутными (мокрицы).

Несомненно, что предки насекомых, а, может быть, уже сформировавшиеся древнейшие насекомые вышли из воды на берег моря. Однако морской берег может быть разных типов. Первый тип – вязкий берег, складывающийся из ила и песка. Здесь благодаря мелководью, далеко уходящему в море, волны гаснут, не доходя до берега. В начале палеозоя такие мелководья должны были быть очень широко распространены, так как отсутствие развитого растительного покрова суши приводило к ее мощной водной эрозии и селевым стокам вдоль побережья. На мелководье и по его краям возникали насыщенные органикой скопления водорослей и бактерий – так называемые "маты", на поверхности которых шел интенсивный фотосинтез. Именно в таких местах в конце силура появились первые высшие растения.

Второй тип – песчаный или каменистый пляж, который в штормовую погоду накрывается волнами. Такое возможно при условии, что недалеко от берега достаточно глубоко. Условия для жизни на пляже очень суровы и требуют специальных приспособлений, чтобы животное не сносило волной.

Где же обитали предки насекомых?

Вполне убедительной кажется гипотеза о выходе предков насекомых на заиленные берега, покрытые слоями водорослей и бактерий. Здесь нет прибой и много пищи. Дно на громадном пространстве таких мелководий иногда обнажалось ветром или во время отлива, что должно было способствовать появлению амфибиотических форм. Можно представить, что предки насекомых обитали в верхних слоях почвы (так называемой подстилке, состоящей в основном из опавших и начинающих гнить растительных остатков). Подстилка была достаточно рыхлой для передвижения внутри нее форм, не имеющих специализированных органов для копания. По-видимому, этот субстрат впервые начал обра-

² Кукалова–Пек (J.Kukalova-Peck, 1991) высказывает прямо противоположную точку зрения, согласно которой древнейшие насекомые обитали в воде, где и у них возникла трахейная система. Более того, крылья Pterygota она рассматривает как приобретшие новую функцию жабры. Остатки водных форм обычно хорошо сохраняются, однако современной палеонтологии не известны обитавшие в воде древнейшие насекомые в отложениях девона или же карбона.

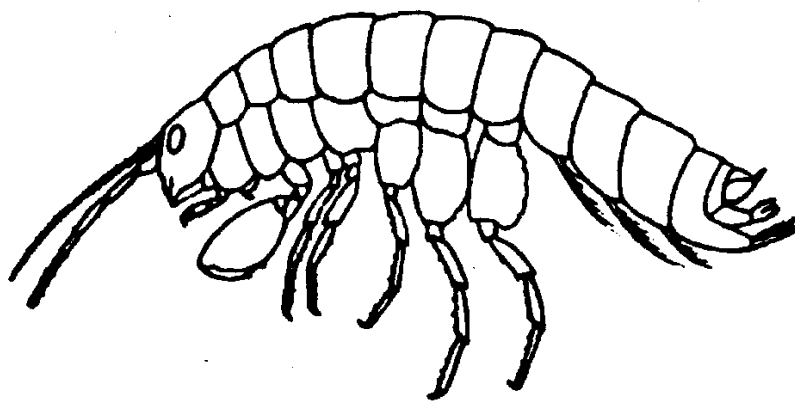
зовываться с конца девона, когда на суше появилось много различных, в том числе и древовидных, высших растений. Легко можно было бы представить себе переход древних насекомых от обитания в скоплениях прибрежной органики к жизни в подстилке из растительного спада. Такой переход к наземному существованию через амфибиотический образ жизни на заболоченных берегах, по-видимому, имел место у предков наземных хелицеровых и многоножек.

М.С.Гиляров (1949) рассматривал почву как среду обитания, переходную между водной и воздушной. Подчеркнем, что здесь речь может идти только о рыхлом скоплении растительных остатков, составляющем поверхностный слой почвы. Движение в более плотных глубоких слоях почвы или ила встречает очень большое сопротивление, и поэтому возможно лишь при специальных адаптациях. Это либо очень маленькие размеры (1 мм и меньше), позволяющие передвигаться в скважинах почвы, либо тонкое змеевидное тело, либо приспособленные к рытью конечности или весь корпус. Все эти приспособления, безусловно, являются специализацией, поэтому плотная почва, подобная современной, не могла быть средой обитания предков насекомых, хотя она и является прибежищем для ряда примитивных форм.

Однако можно высказать ряд сомнений по поводу того, что предки насекомых обитали на таких заболоченных берегах, а затем заселяли первичные рыхлые почвы.

Во-первых, остатки животных в лагунных отложениях довольно хорошо сохраняются (В.В.Жерихин, 1980), но формы, которые могли бы быть предками насекомых, в них пока не обнаружены. Во-вторых, вышедшие на сушу одновременно или даже раньше хелицеровые и многоножки представляли здесь для предков насекомых мощный пресс хищников. В-третьих, есть основания предполагать, что предки насекомых, подобно современным *Archeognatha*, прыгали, пользуясь мощным ударом брюшка о субстрат. Прыгающие формы, тем более относительно крупные, обитают только на поверхности, следовательно, они не могли использовать глубокие укрытия и жить в слежавшейся почве, где микроклимат создавал условия, переходные от водного образа жизни к воздушному.

Следует упомянуть также "гравитационную" гипотезу Б.М.Мамаева (1982), согласно которой насекомые постепенно приспособивались к жизни в воздушной среде, поднимаясь по стеблям возвышавшихся из воды растений. Как мы уже упоминали, захоронение в таких мелководных водоемах должно было бы быть наиболее полным, однако остатки членистоногих, которых можно было бы принять за предков насекомых, в них отсутствуют.



Есть основания принять гипотезу, что предки насекомых начали осваивать сушу с прибойной пляжной полосы (W.B. Tshernyshev, 1990; 1994). Жизнь в прибойной зоне сопряжена с постоянной опасностью погибнуть от ударов камней или песка, которые несет волна, или же быть унесенным в море.

Рис.43. Ракообразная морская блоха *Hyalae hawaiiensis* Dana, (по А.И. Булычевой, 1957)

Предполагаемый нами современный экологический аналог предков насекомых – живущие на пляже бокоплавы (морские блохи) (рис.43). Морские блохи при приближении пенного языка резко прыгают, ударяя ногами и брюшком о твердый субстрат или о поверхность воды. Если к моменту приземления бокоплава вода еще не ушла, прыжок повторяется. Собственно говоря, этот прыжок мало чем отличается от резкого скачка в воде, типичного почти для всех ракообразных и помогающего им уйти от опасности.

Механизм этого прыжка сходен с прыжками наземных Archeognata – первичнобескрылых насекомых. Некоторые примитивные виды Archeognatha и сейчас обитают в прибрежной морской зоне и даже способны прыгать по поверхности воды подобно морским блохам. Хвостовые нити способствуют эффективности и направленности такого прыжка. Интересно, что такие же движения брюшком делают при плавании некоторые личинки поденок – явно примитивные группы, происходящие, по-видимому, от древнейших крылатых насекомых – Paolidae (А.П.Расницын, 1980), а также личинки некоторых жуков-плавунцов (Е.Н.Павловский, С.Г.Лепнева, 1948). Следует отметить, что прыжок на суше с помощью удара брюшка о субстрат возможен только при относительно компактном и не сплюсненном дорзовентрально теле. Удлиненные формы, подобные многоножкам, или сплюсненные, как тараканы, по чисто механическим причинам не способны к такому прыжку.

В прибойной зоне, в местах, куда доходит морская пена, скапливается большое количество разнообразных органических остатков. По-видимому, предки насекомых были одними из первых потребителей этого субстрата, где вместе с разлагающимися остатками оказывались еще живые морские животные и растения. В настоящее время такова пища прибрежных бокоплавов, особенно морских блох. К выводу о возможности существования предков насекомых на береговых выбросах приходит и А.П.Расницын (1980).

Очень важно отметить, что в прибойной зоне у предков насекомых должны были полностью отсутствовать конкуренты и хищники. Во всяком случае, хелицеровые и многоножки не могли обитать на концах пенных языков.

К сожалению, обитатели прибрежной прибойной зоны практически никогда не сохраняются в отложениях (В.В.Жерихин, 1980) и палеонтологическая летопись ничего о них не говорит.

2. МЕСТООБИТАНИЯ ДРЕВНЕЙШИХ НАСЕКОМЫХ НА СУШЕ

Если предки насекомых действительно могли прыгать, ударяя брюшком о субстрат, то форма сечения их тела должна была быть более или менее округлой или несколько сплюснутой латерально, как у современных Archaeognatha. Такая форма не препятствует, однако, использованию в качестве укрытий неплотно лежащих камней или других предметов. Более или менее округлое в сечении тело сохраняется исходно практически у всех прямокрылых, палочников, веснянок, сетчатокрылых, ручейников и бабочек, перепончатокрылых и представителей ряда других отрядов, хотя способность прыгать, ударяя брюшком о субстрат у них утрачена. Дорзовентрально сплюснутое тело не приспособлено к таким прыжкам, но является явной адаптацией к жизни в трещинах почвы или слежавшейся подстилки. Первыми несколько сплюснутое тело приобрели чешуйницы (Lepismatidae), хотя способность к прыжкам у них в слабой степени еще сохранилась. Эти первичнобескрылые насекомые в настоящее время заселяют даже пустыни, выходя ночью на поверхность, а днем скрываясь в норках, сделанных другими животными, или в трещинах почвы. Еще более сплюснуто сверху тело тараканов – одной из древнейших по происхождению групп насекомых. Такое строение свидетельствует о жизни в узких щелях, скорее всего, в растительной подстилке. Эту линию продолжают жуки. Само наличие у них надкрыльев является доказательством жизни в относительно плотных субстратах. Одновременно по пути уплощения тела пошли и клопы.

Таким образом, сплюсненное дорзовентрально тело, несомненно, является специализацией к использованию укрытий. Тогда необходимо признать первичным открытым образ жизни на поверхности грунта или растений с ограниченным использованием укрытий, например в рыхлой подстилке, как иногда имеет место у имаго скорпионовых мух, веснянок, вислокрылок и верблюдонок.

Наиболее существенные препятствия к открытой жизни на суше – дефицит влаги (М.С.Гиляров, 1970), а также ультрафиолетовое излучение солнца. Вредное воздействие последнего относительно легко устраняется пигментацией покровов. Что же касается устранения дефицита влаги, то здесь возможны следующие варианты: либо обитание в

местах с очень влажным климатом, либо жизнь поблизости от водоема на влажном грунте, либо получение достаточного количества влаги вместе с пищей, что особенно типично для сосущих растительноядных насекомых. Отметим, что среди древних насекомых необычно много форм с сосущим ротовым аппаратом.

С изменением климата или с переходом на более сухие участки у насекомых вырабатывается ряд приспособлений к переживанию сухости (М.С.Гиляров, 1970). В их число входят: формирование влагоустойчивых покровов (одно из древнейших таких приспособлений – чешуйки на теле), особое строение дыхательной и выделительной систем, внутреннее осеменение, клейдоичность яиц (наличие всех необходимых компонентов, включая воду), а также сумеречный и ночной образ жизни (J.L.Cloudsley–Thompson, 1958).

На протяжении громадного интервала времени от конца девона до начала перми насекомые, вероятно, вели только сухопутный образ жизни, хотя и могли при этом заселять очень влажные субстраты. Первыми в водных отложениях оказываются личинки поденок (нижняя пермь). В том же периоде обнаруживаются, по-видимому, водные личинки веснянок и гриллоблатид. Нимфы последних очень похожи либо на веснянок, либо на чешуйниц. Личинки стрекоз, имаго которых представлены в отложениях, начиная с карбона, оказываются в воде в триасе, а личинки двукрылых (*Chaoboridae*, *Chironomidae*) – лишь в юрском периоде (В.В.Жерихин, 1980).

Переход к водному образу жизни типичен для личинок представителей многих отрядов. Помимо личинок поденок, веснянок, стрекоз, в воде обитают личинки вислоккрылок, ручейников, некоторых сетчатокрылых и бабочек, а также многих двукрылых. Имаго этих насекомых мало связаны с водой и ведут воздушный образ жизни. Наоборот, имаго ряда видов жуков и клопов, крылья которых защищены плотными надкрыльями, обитают постоянно в воде, как и их личинки. Однако как жуки, так и клопы время от времени покидают воду и летают в поисках новых водоемов.

Исключительно редки случаи, когда насекомые на протяжении всей своей жизни не покидают воду. Таковы некоторые водные клопы (например, *Aphelochirus*), паразитические наездники одного из видов рода *Caraphractus* (*Mymaridae*), заражающие яйца мелких жуков–плавунцов и плавающие в толще воды при помощи крыльев. Правда, о личинке, обитающей внутри яйца другого насекомого, трудно говорить, что она ведет водный образ жизни.

Последний пример особенно удивителен, так как перепончатокрылые, за редчайшими исключениями, никак не связаны с водой. Никогда не бывают водными тараканы, богомолы, термиты, прямокрылые, уховертки, равнокрылые хоботные.

Можно предположить, что переход к водному образу жизни имел место независимо у разных насекомых и в разное время. Основным для насекомых, безусловно, является сухопутный наземный образ жизни.

Замечательно, что насекомые при их мощной экологической экспансии смогли заселить только наземные воды (реки, ручьи, озера, пруды, болота). В море можно встретить только некоторых клопов–водомеров, в прибрежных илах найти личинок *Chironomidae*, у заиленных берегов личинок мух–береговушек, в прибрежных водах иногда попадаются отдельные жуки–плавунцы. Неспособность насекомых освоить морские пространства может быть связана с тем, что более древние морские биоценозы не дают насекомым возможность внедриться в них. Кроме того, лишь немногие насекомые способны преодолеть барьер высокой солености.

Переход к жизни в почве или на ее поверхности возникал у насекомых неоднократно. Один из последних таких этапов приходится на меловой период и связан с аридизацией климата во многих регионах (В.Г. Каплин, 1994).

3. ВОЗНИКНОВЕНИЕ ПОЛЕТА И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ИМАГО И ЛИЧИНОК

Мощные прыжки, позволявшие предкам насекомых уходить от набегающих пенных языков волн, конечно, не были строго направленными. Но они были первым выходом предков насекомых в воздушную среду и могли быть основой для возникновения полета.

Трудно сказать, начали ли насекомые летать еще у береговой полосы или позже в глубине суши. А.П.Расницын (1976, 1980) выдвигает гипотезу, согласно которой предки крылатых насекомых жили на деревьях, питаясь спорангиями, а полет возник в результате прыжков с одной ветки на другую. Прыжки эти были направленными, поскольку осуществлялись с помощью ног. Признавая возможность такого возникновения полета, все же выскажем сомнения, что древесный образ жизни является исходным для всех крылатых насекомых. Примечательно, что современные щетинохвостки не заселяют деревья, хотя на стволах иногда можно найти махилид, поднимающихся, по-видимому, в поисках водорослевых и бактериальных обрастаний. Сомнительно и то, что первичной пищей для всех Pterygota были спорангии (см. разд.б).

Общепринято, что морфологической основой для эволюции крыльев были паранотальные выросты грудного отдела (Б.Н.Шванвич, 1949). Боковые выросты грудного отдела имеются и у некоторых ракообразных, особенно у бокоплавов. Скорее всего, эти выросты способствуют стабилизации тела при плавании с помощью сокращений брюшка. Не исключено, что вышедшие на сушу предки насекомых уже имели довольно большие паранотальные выросты. Однако при относительно малых размерах тела и сравнительно небольшой скорости, развиваемой животным при прыжке, аэродинамическая роль паранотальных выростов была очень незначительной (J.G.Kingsolver, M.A.R.Koehl, 1994). В частности, у прыгающих на пляжах морских блох нет достаточно развитых паранотальных выростов. Кроме того, хотя имаго и личинки явно обитали вместе и опасность уноса волнами у них была одинаковой, крылья появились только у имаго.

Поэтому появление полета способствовало не столько уходу от волны, сколько другим целям. Одна из гипотез, выдвинутых Р.Д.Александром и В.Л.Брауном (R.D.Alexander, W.L.Brown, 1963), предполагает, что мощно развитые боковые выросты груди у имаго сначала способствовали сближению полов и лишь позже привели к зависанию в воздухе, а также к активному полету. Прыжок увеличивал возможность встречи особей разного пола и был своеобразным прототипом роения. Вероятно, что эти древние насекомые имели окраску, резко контрастирующую с фоном песка и камней. Напомним, что на пляжах, заливаемых волнами, в то время не было настоящих хищников и такое "демонстративное" поведение было совершенно безопасным для насекомого.

Полет у насекомых, скорее всего, появился в конце девона – начале карбона, т.е. в то самое время, когда резко возросло содержание кислорода в атмосфере. При полете усиливается интенсивность процессов метаболизма, что всегда связано с большим потреблением кислорода.

В дальнейшем с развитием крыльев отпала необходимость в предварительном прыжке (поденки, стрекозы, вислокрылки). Брюшко приобрело дополнительные функции в связи с развитием внутреннего осеменения и откладки яиц внутри какого-либо субстрата (появление яйцеклада). При этом была полностью утрачена способность прыгать, ударяя брюшком о субстрат. Необходимость в прыжках, очевидно, ослабла также с уходом от береговой полосы. Впоследствии у некоторых насекомых снова появилась необходимость начинать полет прыжком. При жизни среди густой растительности и довольно больших размерах крыльев взлетать было возможно, только преодолев слой растительности прыжком, а затем уже расправив крылья (кузнечики, саранчовые, цикады). Однако брюшко теперь уже не годилось для прыжка и эту роль стали выполнять прыгательные ноги.

Имаго современных первичнобескрылых насекомых отличаются от личинок практически только более крупными размерами и способностью размножаться. Появление крыльев резко повышает способность имаго мигрировать. Однако у многих древних по происхождению насекомых имаго встречаются там же, где и личинки, и питание у них одно и то же. Таковы, например, тараканы, многие клопы и прямокрылые. Обычно эти насекомые во взрослом состоянии имеют хорошо защищенные от повреждений в подстилке или густой растительности крылья. Тем не менее у жуков, возникших примерно в то же время, что и полужесткокрылые, несмотря на наличие плотных надкрыльев, имаго и личинки ведут разный образ жизни и питаются разным кормом. Для большинства личинок современных

жуков характерен скрытый образ жизни. Очень часто они обитают в плотных субстратах, одновременно служащих им пищей (Б.Р.Стриганова, 1966).

Несколько иная ситуация сложилась у насекомых, которые не приобрели кожистые верхние крылья или какие-либо другие приспособления, позволяющие обитать совместно с личинками. Морские береговые выбросы редко образуют большие многослойные скопления, поэтому питающиеся ими животные часто прячутся поблизости, например, под неплотно лежащими камнями. Здесь личинки и имаго могли обитать совместно, тем более что в девонском периоде не было летающих хищников и, потому и большой необходимости в укрытиях. С переходом же к жизни в более долговечном и многослойном субстрате, каковым является лесная подстилка, появившаяся в позднем девоне, имаго с относительно мягкими крыльями не могли проникать так глубоко, как их личинки. Кроме того, появились первые летающие хищные насекомые.

Одной из возможных реакций на это было резкое сокращение жизни имаго и его полная или частичная афагия. Пример наиболее древних афагов в имагинальном состоянии – поденки. Афагия широко распространена и в наше время у представителей многих других отрядов: веснянок, бабочек, ручейников, жуков и двукрылых. При этом у имаго остаются только функции расселения и размножения, а накопление биомассы, т.е. питание происходит только в личиночном состоянии. Напомним, что непитающиеся имаго обычно не заняты длительным поиском кормового субстрата для личинок, а откладывают яйца более или менее случайно: водные формы – в водоем, на прибрежные растения, наземные формы, например, бабочки–тонкопряды, – просто там, где они летают. Есть и исключения из этого правила. Некоторые афаги направленно ищут субстрат для питания личинок. Так, непитающиеся имаго усачей–кожевников (*Prionus*) откладывают яйца в гниющую древесину, поиск которой навряд ли занимает много времени. Широко известная афагия у оводов – гораздо более позднее явление. Здесь поиск также может быть относительно коротким, так как выплод имаго происходит поблизости от стада животного–хозяина.

Сравнительно редко у насекомых возникает другая тенденция, когда все жизненные функции выполняет только имаго, отрождающее личинку, готовую к окукливанию (например, у мух–кровососок Hippoboscidae).

У большинства насекомых имаго сохраняют способность питаться, что, соответственно, увеличивает срок их жизни и возможности поиска субстрата для откладки яиц. Так, древнейшие насекомые – стрекозы являются активными хищниками и в имагинальном, и в личиночном состоянии. Имаго охотятся в воздушной среде, а современные личинки стрекоз подстерегают добычу в воде среди растений. Первично личинки стрекоз, по–видимому, тоже были наземными. Стрекозы, подобно другим древним насекомым, не обеспечивают своих личинок кормом, откладывая яйца на водные растения или внутрь их.

Таким образом, появление крыльев привело к дифференциации образа жизни имаго и личинок. Благодаря полету имаго приобрели возможность использовать корм, практически не доступный для их личинок, и откладывать на него яйца. Летающие насекомые могут находить отдельно расположенные плодовые тела грибов, экскременты, падаль, а также цветы с их пыльцой и нектаром. Существенным является и то, что летающие имаго довольствуются очень небольшими, удаленными друг от друга порциями корма, например нектаром цветов.

Личинки же насекомых специализировались в другом направлении и приобрели возможность обитать в водной среде или в плотных слоях ила и почвы, а также внутри отмерших, а потом и живых растений, в экскрементах, в трупах и внутри живых животных.

Мало того, что имаго и личинки многих насекомых стали обитать в разных средах, питание большинства из них тоже оказалось различным. Это резко расширило спектр пищевых ресурсов вида и снизило возможность внутривидовой конкуренции за пищу. Естественно, что такое расхождение в образе жизни имаго и личинок в ходе эволюции привело к их резким морфологическим различиям. Появилась необходимость в дополнительной стадии развития, на протяжении которой происходит кардинальная

перестройка организма – куколке. Такое согласование морфологической структуры личинки и имаго в течение, как правило, покоящейся и непитающейся стадии – отличительный признак полного метаморфоза.

Важнейшая сторона экологической дифференциации имаго и преимагинальных стадий – все возрастающая забота о потомстве. Первично эта забота сводится лишь к тому, что имаго откладывает яйца в том же самом биотопе, где могут жить личинки, которые после вылупления из яиц сами себе находят корм и укрытия. В дальнейшем самка все чаще ищет кормовой субстрат для личинок (кормовое растение, кучку навоза, труп и т.д.). Следующий этап – предварительная подготовка этого субстрата, например, прогрызание маточного хода и заражение его грибами у самки жука–короеда или парализация жертвы, предназначенной в качестве корма личинкам у перепончатокрылых. Так как конкуренция за съедобный субстрат бывает очень жесткой, нередко самка прячет его, либо зарывая на месте, как жуки–могильщики, либо транспортируя добычу в специальное укрытие (шар, скатанный из навоза скарабеем, парализованное насекомое, доставляемое сфексом в заранее вырытую норку). Иногда кормовой субстрат добывается лишь маленькими порциями, недостаточными для прокорма "выводка" личинок. В этом случае либо субстрат постепенно накапливается самкой, образуя, наконец, определенные дозы, каждая из которых достаточна для прокорма одной личинки (приготовление отдельных ячеек с запасами пыльцы или меда одиночными пчелами), или же происходит регулярная доставка корма растущим личинкам (постоянная охота бембексов или общественных ос за добычей для личинок).

Забота о потомстве, которая была обнаружена у представителей 19 отрядов насекомых, не ограничивается только поиском мест, где личинки смогут найти питание, или обеспечением их провизией (А.Кaitala, J.Mappes, 1992). В нее также входят охрана отложенных яиц или личинок. Чаще всего заботится о потомстве только самка, реже – представители обоих полов (термиты, некоторые тараканы, уховертки и жуки). Наверное, единственный пример – водные клопы *Belostomatidae*, самцы которых носят кладки яиц на своей спине. Чем больше внимания уделяется личинкам, тем беспомощнее они становятся. При этом наиболее типична редукция двигательного аппарата.

При объединении усилий нескольких самок для ухода за потомством резко снижается возможность гибели "выводка". Такое объединение приводит к неизбежной специализации и разделению функций у имаго. Одни все более заняты размножением, в то время как другие добывают пропитание или защищают гнездо. После возникновения такого сложного организованного сообщества может отпадать необходимость в полете у особей–фуражиров или защитников гнезда, как это имеет место у термитов и муравьев.

Таким образом, дифференциация между имаго и личинками, возникшая в результате появления крыльев, а затем полета у имаго, приводит к постепенному усложнению жизненных схем насекомых, вплоть до появления общественного образа жизни.

4.ЭВОЛЮЦИЯ ПИТАНИЯ НАСЕКОМЫХ

Древние ракообразноподобные предки насекомых, по–видимому, как и современные ракообразные, питались разнообразной пищей. В нее входили живые и отмершие растения, трупы и остатки животных, а иногда и мелкие живые животные. Среди современных ракообразных есть виды и с более специализированным питанием. В их число входят хищники, а также формы, соскребающие водорослевые и бактериальные обрастания.

Скорее всего, предки насекомых питались смешанной пищей. В этом отношении прибойная полоса пляжей дает богатые возможности. Органические частицы, всегда имеющиеся в воде, с пеной, возникающей в зоне прибоя, выбрасываются волнами на берег. При этом определенная часть накатывающейся на берег волны фильтруется сквозь прибрежный песок. Кроме того, море выбрасывает на берег куски водорослей, останки, а иногда и живых водных животных. Все это в настоящее время является пищей морских блох (ракообразных), ногохвосток, в некоторых местах щетинохвосток (мы отмечали выше, что есть прибрежные виды *Archaeognatha*), а также уховертков и личинок мух.

На заболоченных берегах таких выбросов не было. Однако здесь были мощные водорослево–бактериальные "маты", насыщенные как самыми разнообразными многочисленными животными, так и их останками.

Таким образом, предки насекомых могли питаться остатками животных и морских водорослей, одноклеточных и многоклеточных, а также продуктами их разложения, бактериального и грибного. В среднем девоне в морских выбросах должны были практически отсутствовать любые остатки высших растений, столь обильно выносимые в настоящее время реками в море. Однако ближе к концу девона они уже составляли определенную часть береговых выбросов.

Именно такое смешанное питание, представляющее собой сочетание детритофагии, мицетофагии и хищничества, имеет место у многих современных насекомых древнего происхождения: уховертков (Б.Р.Стриганова, 1980), многих прямокрылых (сверчков, медведок, кузнечиков), у тараканосверчков (*Grylloblatidae*), личинок и имаго скорпионниц, у примитивных клопов (Ю.А.Попов, 1980). Разлагающиеся, преимущественно растительные, остатки являлись первичной пищей тараканов (Б.Р.Стриганова, 1986), жуков (А.Г.Пономаренко, 1980) и термитов (Д.Л.Жужиков, 1979).

Фактически таково же питание гусениц некоторых примитивных бабочек (Н.Я.Кузнецов, 1940), личинок ручейников и поденок, личинок многих длинноусых двукрылых, обитающих в почве и иле. Столь же разнообразна пища водных личинок – фильтраторов, как, например, личинок многих комаров и мошек.

Напомним, что в пищеварении тараканов, термитов и некоторых других насекомых большую роль играют обитающие в кишечнике симбионты: жгутиковые простейшие и бактерии, которые способны перерабатывать растительные ткани, выделяя, в частности, ферменты, расщепляющие целлюлозу (клетчатку). Бактерии могут быть симбионтами жгутиконосцев, а также их пищей. С другой стороны, бактерии, живущие в кишечнике насекомого, могут сами по себе быть его дополнительной пищей.

Совершенно очевидно, что от миксофагии легко перейти к хищничеству, являющемуся одной из самых ранних пищевых специализаций. Мы отмечали выше, что первыми хищниками среди насекомых были, вероятно, предки стрекоз, в дальнейшем к хищничеству перешли многие клопы и жуки, верблюдки, личинки ряда ручейников, веснянок, вислокрылок, комаров, мух и другие насекомые. Возможно, что хищничество лежало в основе происхождения паразитизма.

Значительно сложнее вопрос о происхождении фитофагии. Питание морскими водорослями после ухода от морского берега исключалось. Питание же гниющими растительными остатками не может быть названо настоящей фитофагией, поскольку гораздо лучше, чем собственные ткани растений, усваиваются продукты их разложения бактериями и грибами, а также сами бактерии и грибы.

Как среди морских выбросов, так и во влажной подстилке всегда имеются различные одноклеточные водоросли, бактерии и грибы. Питание ими также одна из древнейших пищевых специализаций. Возможности такого питания в девоне и карбоне были, поистине, неограниченными. Высшие растения тогда занимали только небольшие заболоченные участки суши. Вся остальная поверхность суши представляла собой каменистую, песчаную или глинистую пустыню, однако было бы неверным предполагать ее полностью безжизненной. В качестве автотрофных организмов здесь могли быть многие бактерии и водоросли (сине–зеленые, а также зеленые и диатомовые), образующие пленки на поверхности камней и грунта. Подобные пленки и сейчас можно найти на глинистых такырах в пустынях. Не следует думать, что они вырабатывают слишком ничтожное количество органического вещества, в пустынях оно достигает 500 кг и выше сухой массы на гектар.

Сине–зеленые водоросли известны уже в докембрийских водных отложениях. Есть основания предполагать, что еще до девона они могли образовывать пленки на поверхностях вне воды.

Наземные обрастания, состоящие из водорослей, бактерий и гифов грибов являются основной пищей современных первичнобескрылых щетинохвосток (*Archaeognatha* и *Thysanura*). Некоторые щетинохвостки могут употреблять в пищу и лишайники, представляющие собой, как известно, симбиоз грибов и водорослей. Однако, по палеонтологическим данным, лишайники обнаруживаются лишь в триасе, может быть, с конца перми. Грибами, водорослями и лишайниками, нарастающими на различных поверхностях, питаются сеноеды, впервые появляющиеся в отложениях пермского периода. Та же пища у большинства широко распространенных и известных начиная с девона ногохвосток, которые, впрочем, ближе к многоножкам, чем к насекомым.

Питание водорослями, бактериями и грибами все же трудно назвать истинной фитофагией. Переход к питанию высшими растениями у насекомых растянулся на очень длительный срок. Первые небольшие растения, относящиеся к риниевым, появились на суше или на мелководье еще с конца силура. Относящиеся к той же группе псилофиты обнаружены в геологических отложениях раннего девона, предки папоротников – в среднем девоне, плауновые и хвощевидные, включая и древесные формы, – только в позднедевонских отложениях.

Первые же повреждения растений – проколы – были обнаружены на семязачатках древнейших голосеменных, семенных папоротников и кордаитов. Не без оснований предполагается, что семязачатки были проколоты и высосаны насекомыми карбона *Palaeodictyoptera*, обладавшими довольно толстым и мощным хоботком (А.Г.Шаров, 1973). Моховидные, плауновидные, хвощевидные и папоротникообразные растения тоже, вероятно, использовались древними насекомыми, особенно сосущими, однако прямые доказательства этого отсутствуют. Во всяком случае, многие папоротники обладают совершеннейшей химической защитой от насекомых, что навряд ли могло появиться без взаимодействия насекомых и этих растений. Современные споровые растения, хотя редко, но все же повреждаются насекомыми, в частности, личинки некоторых пилильщиков питаются папоротниками и хвощами, гусеницы примитивных молей (*Micropteryx*), личинки некоторых двукрылых поедают печеночные мхи.

Пыльца голосеменных и покрытосеменных растений широко используется в пищу многими насекомыми. Пыльца богата питательными веществами, она вырабатывается растениями, особенно ветроопыляемыми, в громадных количествах. Всем известно, что во время цветения наших хвойных поверхность почвы местами окрашена в желтый цвет покрывающей ее пылью, а по краям луж возникают желтые ободки. Пыльца включается в диету многих детритофагов. По наблюдениям С.И.Мальшева (1966), личинки скорпионницы *Panorpa communis* L. охотно поедают свежую пыльцу сосны.

Естественно, что к питанию пылью прежде всего приспособились имаго многих насекомых. Богатые пылью стробилы голосеменных были хорошо заметны и на них, по-видимому, начиная с пермского периода, питались некоторые жуки, сетчатокрылые, ручейники, а также ряд других вымерших в настоящее время насекомых. Бабочки произошли от ручейни-кообразных форм и примечательно, что наиболее древние по происхождению моли *Micropterygidae* питаются во взрослом состоянии также пылью, которую раздавливают своими специально приспособленными мандибулами. Представители этой группы обнаружены в отложениях верхней юры.

Начиная с триаса, к этим насекомым присоединились примитивные пилильщики *Xyelidae*. Однако в отличие от насекомых, перечисленных выше, эти сохранившиеся и в настоящее время перепончатокрылые откладывают яйца в стробилы голосеменных и личинки развиваются за счет генеративных органов растения. Правда, выдвинуты предположения, что в пермском периоде некоторые равнокрылые насекомые откладывали яйца внутрь еще не раскрывшихся стробилов (Е.Э.Беккер–Мигдисова, 1972), в триасе стробилы подобным же образом использовались древними жуками–долгоносиками (В.В.Жерихин, 1980).

Нектар, служащий для привлечения насекомых, появился в цветках покрытосеменных растений не раньше мелового периода, примерно в то время, когда покрытосеменные резко

потеснили всю остальную флору в пределах планеты. Нектар не является полноценным питанием, так как содержит в основном сахара и некоторые вещества гормональной природы. Аминокислоты, столь обильные в пыльце, в нем отсутствуют. Следовательно, нектар как углеводная пища является прежде всего энергетическим ресурсом, способствуя удлинению жизни имаго и миграциям насекомых. Выделение нектара необязательно связано с цветками. Так, нектарники имеются, например, на листьях хлопчатника, черешни, вики и некоторых других растений.

Однако еще до появления нектарников на растениях многие насекомые питались сахаристыми жидкостями – падами, являющимися выделениями тлей и других сосущих насекомых. Тли появились уже в триасе, в их выделениях помимо сахаров могут быть и аминокислоты. Падь используется прежде всего потребителями нектара – перепончатокрылыми, двукрылыми, бабочками. Широко известен возникший на основе потребления пади симбиоз муравьев и тлей.

Питание органами растений явно началось с освоения их жидкого содержимого. Сосущие насекомые либо проникают хоботком внутрь клеток паренхимы, высасывая из них содержимое, либо как бы "подключаются" к проводящей системе растения – флоеме, транспортирующей продукты фотосинтеза от листьев ко всему растению (Э.К.Гринфельд, 1978). При этом насекомое получает практически полный набор питательных веществ, включая аминокислоты. В частности, содержание аминокислот в пище имеет большое значение для жизнедеятельности тлей. Плодовитость последних заметно возрастает при несбалансированности метаболизма в растении при преобладании процесса гидролиза белков над синтезом (В.М.Афоница, 1970). Отметим также, что при сосании в растение попадает некоторое количество слюны насекомого, которая содержит карбогидразу, разлагающую сложные сахара.

Гораздо более сложным для насекомого оказалось включение в питание фотосинтезирующих и опорных тканей, т.е. живых листьев и древесины. Существенно облегчало это задачу то, что растительные ткани внутри насекомого переваривались не столько самими насекомыми, сколько их внутрикишечными симбионтами. В некоторых же случаях пищей насекомых являются не сами растительные ткани, а мицелий и конидии грибов, растущих на этих тканях.

Первыми насекомыми, грызущими листья, были, скорее всего, примитивные палочники триасового периода. Позже к ним присоединились прямокрылые. В юрском периоде, как предполагает В.В.Жерихин (1980), личинки пилильщиков перешли от питания в стробилах к поеданию хвои, а также к жизни и питанию внутри растительных тканей: в стеблях и стволах.

Жуки переходят к питанию листьями значительно позже. Сначала питаться таким кормом могут лишь имаго, позже филлофагами становятся и личинки (жуки–листоеды). Вероятно, исходной формой здесь было также поедание генеративных органов растения или только палинофагия (питание пыльцой). Обитание же личинок жуков в древесине отмечается несколько раньше – в меловом периоде. До этого, по–видимому, жили в разрушающейся древесине, питаясь мицелием грибов. И в настоящее время некоторые жуки–короеды специально заражают выгрызенный для потомства маточный ход под корой дерева грибами. Эти грибы за время развития яиц разрастаются под корой и вылупившиеся личинки питаются мицелием. Самки этих жуков имеют даже специальные приспособления для переноса конидиев грибов. Заражение древесины грибами производят не только жуки–короеды, но также и усачи, среди перепончатокрылых – рогохвосты.

Аналогичным образом широко известны тропические муравьи–листорезы питаются конидиями грибов, вырастающих на тщательно пережеванных этими муравьями листьях, помещенных в специальные камеры в муравейнике. Муравьи–листорезы кормят конидиями также и личинок. При вылете из гнезда молодые самки всегда несут с собой кусочки грибницы с конидиями для будущего муравейника.

Подобные же "грибные сады" известны у некоторых высших термитов. Обычная плесень, а иногда специально разводимые грибы растут на экскрементах термитов,

смешанных с кусочками растительных тканей. Грибы расщепляют химически устойчивые соединения, усваивают их, а затем служат пищей термитам.

Примерно ту же роль играют кишечные симбионты. Так, личинки жуков–бронзовок, питающиеся сухой хвоей, богатой клетчаткой, переваривают эту пищу не сами, а с помощью бактерий и жгутиконосцев, обильно заселяющих выросты их кишечника. Фактически они питаются бактериями и жгутиконосцами, а не тем, что они пережевывают и проглатывают (Б.Н.Шванвич, 1949). Как мы отмечали выше, расщепление целлюлозы (клетчатки) с помощью находящихся в кишечнике жгутиконосцев и бактерий широко распространено у термитов (Д.П.Жужиков, 1979). Благодаря жгутиконосцам, термиты могут жить, даже питаясь чистой ватой.

Следует отметить, что иногда насекомые все же способны переваривать столь "трудную" пищу, как клетчатка, без помощи симбионтов. Таковы, например, личинки некоторых усачей. С другой стороны, живущая в древесине гусеница *Cossus* не может сама переваривать клетчатку и не имеет приспособленных к этому симбионтов. В древесине кроме клетчатки имеются и другие, более питательные вещества, хотя и в очень малых количествах. Поэтому гусеница данной бабочки развивается не менее трех лет, пропуская сквозь кишечник громадное количество древесины.

Предполагается, что от питания мицелием к фитофагии перешли такие крупные группы как двукрылые и бабочки. Так, для галлиц (*Cecidomyiidae*) показано, что от первичной детритофагии в почве личинки могли перейти к фитофагии, попадая вместе с проникающим в отмирающие растительные ткани мицелием внутрь растения (Б.М.Мамаев, 1968). Такой же переход к фитофагии может иметь место у личинок некоторых видов *Syrphidae*, *Helomyiidae* и *Drosophilidae* (Н.П.Кривошеина, А.И.Зайцев, 1989).

Возможен и переход к фитофагии путем заселения личинками мягких сочных частей растения: конусов роста, формирующихся плодов. В целом для личинок высших двукрылых характерно обитание в жидкой среде, богатой питательными веществами.

У бабочек, согласно Н.Я.Кузнецову (1941), исходным типом питания также была детритофагия. В частности, именно полусгнившей листвой питаются молодые гусеницы *Phassus schamil* Chr. Позже они переходят, подобно другим тонкопрядам, на питание корнями растений снаружи или внутри них. Трудно сказать, играет ли мицелий грибов какую–либо роль в питании тонкопрядов. Однако моли *Oecophoridae*, живущие под корой гниющих деревьев, явно потребляют в пищу растущие там грибы. Питание мицелием отмечено также у ряда огневок. Моли рода *Scardia* (*Tineidae*) питаются плодовыми телами грибов–трутовиков. Не исключено, что какой–то из этих типов питания послужил основой для потребления древесины древоточцами (*Cossidae*). Гусеницы стеклянниц (*Aegeriidae*) младших возрастов вгрызаются в молодые побеги или даже черешки листьев и лишь позже переходят к жизни внутри ветвей.

Гусеницы многих молей минируют листья разных растений. Интересно, что, согласно И.Д.Сукачевой (1980), в отложениях верхнего мела и палеогена обнаружены только те бабочки, которые в настоящее время являются детритофагами или минерами листьев. К ним прибавляются также гусеницы с переносными чехликами (*Psychidae*, *Coleophoridae*). Бабочки, у которых гусеницы живут открыто, появляются только в олигоцене. По–видимому, переход к открытой жизни на листве мог проходить и через сооружение укрытий из свернутых листьев, подобных тем, что делают гусеницы многих листовертков.

Столь же разнообразными путями насекомые могли переходить к гематофагии. Наиболее очевидный путь – переход от детритофагии к обитанию в укрытиях и норах, где скапливается большое количество остатков животного происхождения. Самые древние кровососы (блохи?) известны с нижнего мела (В.В.Жерихин, 1980). Не исключено, что они питались на птерозаврах (А.Г.Пономаренко, 1976). Современные пухоеды в какой–то мере способны питаться кровью на расчесах, возможно, что это один из путей перехода к кровососанию.

В основе кровососания у длинноусых двукрылых (комаров, мошек, мокрецов и москитов), а также слепней, по–видимому, лежит хищничество (Н.А.Тамарина, 1987).

Действительно, например, мокрецы одних видов питаются кровью высших теплокровных животных, в том числе и человека, а другие – гемолимфой различных насекомых, часто гусениц. Среди современных moskitov распространено питание на рептилиях.

Таково же происхождение кровососания у клопов (*Cimicidae*, *Reduviidae* – *Triatominae*). Представители последнего семейства сохранили хищничество наряду с кровососанием.

Высшие мухи (*Cyclorhapha*) переходят к кровососанию (мухи–жигалки *Stomoxys*, мухи цеце *Glossina*), по–видимому, на основе широко распространенного среди них питания любыми жидкостями, содержащими большое количество органики, в частности, слезной жидкостью, слизистыми выделениями организма, выделениями потовых желез.

5. КОЭВОЛЮЦИЯ НАСЕКОМЫХ И РАСТЕНИЙ

Высшие растения появились на суше не намного раньше насекомых. Однако на протяжении миллионов лет их прямая взаимосвязь в биоценозах была, по–видимому, не очень существенной. Нет прямых доказательств питания насекомых древними моховидными, плауновидными, хвощевидными и папоротникообразными (см. выше). Важный для растительности перенос насекомыми микроэлементов из водоемов на водоразделы стал возможен только с переходом некоторых личинок к водному образу жизни, т.е. не раньше триаса или даже юры.

Однако появление и развитие растительного покрова играло большую косвенную роль в жизни насекомых. После береговых выбросов растительный перегнивающий мусор мог быть первым субстратом на суше, заселенным насекомыми. Перемешивая, размельчая этот субстрат, а возможно отчасти его переваривая, насекомые способствовали более быстрому круговороту веществ в биоценозе и интенсивному развитию растительности. Растительность же, по которой могли ползать насекомые, во много раз увеличивала реальную площадь поверхности для их жизнедеятельности.

Эволюция насекомых и растений тесно взаимосвязана, прежде всего по следующим причинам: во–первых, насекомые потребляют в пищу практически все живые и мертвые части растений (поедание насекомых растениями – относительно редкий случай, не играющий большой роли в эволюции ни самих растений, ни насекомых), во–вторых, насекомые – главные агенты в опылении растений, без чего многие растения вообще не могут размножаться.

Хотя голосеменные растения могли сильно повреждаться насекомыми, взаимосвязь насекомых и растений резко усилилась с выходом на жизненную сцену покрытосеменных растений. Известно, что начиная со среднего мела покрытосеменные существенно потеснили древнюю флору. Нельзя сказать, действительно ли антофилия, т.е. приспособление насекомых к переносу пыльцы, сыграла здесь решающую роль. Но именно насекомые повлияли на формирование основных морфологических структур покрытосеменных, прежде всего цветка (А.Л.Тахтаджян, 1970).

Насекомые–фитофаги, как правило, специализированы по питанию на определенных тканях растений, поэтому даже при массовых размножениях какого–либо насекомого–фитофага растение редко погибает. Исключением здесь является поедание проростков семян, ведущее к их гибели, но поскольку росток развивается очень быстро, растения обычно уходят от опасности. Правда, после интенсивного повреждения растение бывает ослаблено, его защитные барьеры снижаются, что способствует повреждениям его и другими насекомыми и, наконец, гибели. Однако в плане всей экосистемы выпадение наиболее слабых растений полезно, так как подавляет внутривидовую конкуренцию у растений, способствуя сохранению наиболее сильных.

Как голосеменные, так и покрытосеменные почти всегда в той или иной степени повреждаются насекомыми. Однако способы защиты у растений достигают большого совершенства, ограничивают круг повреждающих его насекомых и обеспечивают

минимальные потери. Основные категории способов защиты самих растений могут быть поделены на временные, физические и химические.

Очень быстро развивающиеся растения–эфемеры в большинстве случаев успевают "ускользнуть" от фитофагов (P.Feeny, 1975). На древесных же растениях имеются запасные "спящие" почки, являющиеся резервом. Так, дубы после объедания весенней листвы зеленой дубовой листоверткой заново покрываются листвой за счет этих почек. Эта новая листва появляется уже после окукливания листовертки и не может быть повреждена ее гусеницами.

Физические способы защиты существенно ограничивают круг фитофагов. Так, листья растений бывают иногда покрыты обильными волосками или слоем воска, что препятствует не только их поеданию, но и откладке яиц. Кроме того, отложенные яйца обычно плохо держатся на такой поверхности. Иногда с растения отшелушивается кора вместе с имеющимися на ней кладками яиц. Нередко вокруг находящихся внутри тканей насекомых возникают ограничивающие их передвижение галлы. Семена часто обладают очень твердыми и толстыми оболочками и доступны лишь ограниченному кругу насекомых.

Часто физическое воздействие на насекомых могут оказывать смолы и другие вязкие жидкости, выделяемые растением. В смоле может потонуть целое насекомое, она существенно препятствует работе челюстей и ног, а также яйцеклада при откладке яиц на растение.

Наиболее разнообразны химические способы защиты самих растений. В процессе метаболизма в растении возникает ряд побочных соединений, иногда являющихся отходами, но чаще все же косвенно участвующих в метаболизме. Такие вещества называют вторичными соединениями. В растениях обнаружено более тысячи таких веществ (J.Napover, 1975). Среди них встречаются фенольные соединения, танины, алкалоиды, терпены и другие вещества. Далеко не все они ядовиты, часто они способны только задержать развитие питающихся на растении насекомых. Так, гусеницы зимней пяденицы, поедающие в природе дубовые листья, существенно медленнее развиваются при добавлении танина в искусственную пищевую среду (P.Feeny, 1968). Поскольку молодые листья дуба содержат значительно меньше танина, то фенология большинства фитофагов на нем такова, что повреждается только весенняя листва, потери которой потом компенсируются.

Ядовитые вещества чаще встречаются в травянистых растениях, жизнь которых более подвержена опасности. Так, в зеленых частях пасленовых, в том числе картофеля, содержится соланин, в растениях табака – никотин, беладонны – атропин, а в ромашках некоторых видов – один из перспективных инсектицидов – пиретрин. Часто химическая защита растений ограничивается эфирными маслами и другими веществами, которые делают их несъедобными для ряда насекомых. Именно насекомым мы, по–видимому, обязаны своеобразным вкусом ряда растений, особенно используемым нами в качестве пряностей.

Некоторые же растения содержат в себе, фактически, уже готовые гормоны насекомых, в результате чего поедание таких растений приводит к нарушению развития насекомых. Так, некоторые хвойные способны вырабатывать ювенильный гормон, а в отдельных папоротниках обнаружен экдизон.

Лишь отдельные виды насекомых способны нейтрализовать эти вредные для них химические вещества, затрачивая при этом немалую дозу энергии. Пути к освоению ядовитых и малосъедобных растений могут быть различными. Иногда это биохимические способы нейтрализации, иногда использование симбионтов. Некоторые сосущие насекомые способны обходить при прокалывании хоботком запасы вредных для них веществ в тканях растения. Зато насекомые, освоившие такие растения, получают ряд преимуществ. Во-первых, устраняется их конкуренция за пищу с другими близкими видами. Во-вторых, существенно облегчается поиск кормового растения по его запаху и вкусу. В-третьих, насекомые нередко сами становятся ядовитыми и несъедобными, что часто выражается в появлении яркой предупреждающей окраски (P.Price, 1984). Иногда насекомые способны сохранять выделения растений в специальных резервуарах и использовать их при обороне. Так, ложногусеницы пилильщиков, питающиеся на хвойных деревьях, при нападении хищника или паразита отпрыгивают в больших количествах смолу дерева.

Небольшие повреждения растения фитофагами часто стимулируют растение и приводят к его большей продуктивности. У растения возникает резкое усиление фотосинтеза оставшейся листовой поверхности (А.Т.Мокроносов, П.М.Рафес, 1975), эта поверхность стремится, по возможности, разрастись. При массовом же нападении какого-либо фитофага происходят определенные изменения растения, заметно снижающие его пищевые качества. На повышение такого иммунитета против фитофага обычно расходуется определенная энергия, что отражается на численности и качестве семян. Вообще иммунные свойства растения значительно меняются в пределах популяции. При отсутствии пресса фитофага больше представлены малоиммунные к нему растения, при большом же количестве фитофага популяция сохраняется за счет высокоиммунных растений. Использование человеком естественного иммунитета растений к насекомым – один из наиболее перспективных путей в современной защите растений (И.Д.Шапиро, Н.А.Вилкова, 1972).

Не менее яркие взаимные приспособления выработались у насекомых и растений в связи с развитием питания насекомых на цветках и перекрестного опыления, являющегося наиболее прогрессивным. Приспособление насекомых к питанию на цветах и их опылению называют *антофилией*, а встречные приспособления растений – *энтомофилией*.

Как мы отмечали выше, насекомые еще в начале своей эволюции приспособились к такой богатой питательными веществами пище, как пыльца голосеменных растений. Пока мужские и женские соцветия были разобщены, одни насекомые питались пыльцой на мужских соцветиях (стробилах), а другие поедали женские соцветия (семяпочки) и, может быть за редчайшими исключениями перекрестное опыление осуществлялось только ветром. Естественно, что вероятность попадания пыльцы с мужского соцветия на женское в этом случае ничтожна и растению приходится "вырабатывать" громадное количество пыльцы.

С конца перми или сначала триаса среди растений появляются новые голосеменные, так называемые бенетиттовые. Внешне эти растения были сходны с современными саговниками. Стробилы у бенетиттовых были обоеполюми, но, что более важно, они, по-видимому, всегда были закрыты покровами и никогда полностью не раскрывались. Ветроопыление у таких соцветий было невозможным. На сочных семяложе и микроспорофиллах иногда можно видеть повреждения, нанесенные, скорее всего, жуками. Следовательно, есть основания подозревать, что эти растения опылялись насекомыми.

Впрочем, раздельнополюе саговниковые с открытыми мужскими и женскими шишками могли также опыляться насекомыми. Во всяком случае у пермских саговниковых на одной оси с семяпочками обнаруживаются образования, внешне сходные с нектарниками. Один из современных саговников, по-видимому, опыляется жуками-долгоносиками, переходящими от мужских соцветий к женским на другом растении.

Первыми опылителями голосеменных в триасе могли быть не только жуки, но и низшие перепончатокрылые, сетчатокрылые, скорпионовые мухи, ручейники и некоторые примитивные двукрылые. К меловому периоду на цветах появляется уже много различных перепончатокрылых и двукрылых, а к концу мела к ним присоединяются и бабочки (В.В.Жерихин, 1980).

Энтомофилия неразрывно связана с эволюцией покрытосеменных растений, по-видимому, с самого начала их расцвета в меловом периоде. В настоящее время в современной флоре Европы насчитывается до 80% видов этих растений, опыляемых насекомыми.

Мощный дополнительный фактор привлечения насекомых – это нектар. Среди наиболее примитивных цветков, например лютиковых или магнолиевых, многие имеют только пыльцу. Появление нектара у растений заметно сокращает количество вырабатываемой пыльцы. С нектаром связано широко распространенное сейчас опыление цветков двукрылыми и бабочками, которые, как правило, не способны потреблять пыльцу. Цветок – продукт сопряженной эволюции насекомых и растений. Если он предназначен для опыления летающими насекомыми, он обладает окраской, контрастирующей с окружающим фоном, и обычно ароматом (Э.К.Гринфельд, 1978).

Запах цветка, однако, не всегда приятен. Иногда он имитирует запах разлагающегося белка, привлекая таким образом некрофилов, или, например, запах кожи животных. В последнем случае цветки опыляются кровососущими самками мошек. Возможно также выделение цветками веществ, аналогичных половым феромонам некоторых насекомых. К числу таких растений принадлежат орхидеи, цветок которых поразительно похож на самок некоторых перепончатокрылых. Цветок имитирует не только общую форму и окраску тела, но также глаза и антенны.

Очевидно, что для растения было важно как-то защищаться от слишком разнообразных опылителей, поскольку они могли переносить пыльцу на цветки других растений или же расхищать пыльцу. Поэтому во многих семействах покрытосеменных стали формироваться цветки с длинной и узкой формой венчика. Соответственно уменьшилось количество видов насекомых, опыляющих эти растения, но возросла вероятность перекрестного опыления. Вместе с трубкой венчика увеличивалась и длина хоботка насекомых. Известно, что по вновь открытым видам тропических растений, обладающих цветками с исключительно длинной трубкой венчика было предсказано существование в этом географическом районе бражников с особенно длинным хоботком. Действительно, в Юго-Восточной Африке и на Мадагаскаре был позже обнаружен бражник Моргана длина хоботка которого достигала 35 см.

Многие бобовые имеют цветок, открывающийся только, когда на него садится довольно крупное и тяжелое насекомое, например шмель. В остальное время цветок закрыт, что препятствует "воровству" нектара муравьями.

Самые примитивные опылители просто облепляются пыльцой. По мере эволюции опыления точность переноса пыльцы в пределах цветка все более увеличивается. Особенной точности достигает этот процесс у ряда орхидей, где поллинии (комочки пыльцы) прилипают к покровам насекомого специальной ножкой, причем располагаются так, чтобы точно попасть на рыльце при посещении следующего цветка.

Крайний пример коэволюции представляют собой цветки инжира и особые осы сем. Agaonidae, опыляющие их. У инжира как мужские, так и женские соцветия расположены внутри ложного плода. Женские соцветия зацветают раньше, плод при этом немного приоткрывается, и в него проникают прилетевшие самки ос. Затем самки теряют крылья, а плод закрывается. Проникшие в плод самки несут в специальных "кармашках" на теле пыльцу. Самка сначала заражает некоторые женские цветки с помощью яйцеклада, а затем специально распределяет принесенную ею пыльцу на рыльца не зараженных женских цветков и, таким образом, их опыляет. Зараженные цветки превращаются в галлы, внутри которых развиваются личинки ос. Самцы появляются раньше самок, проникают в галлы с самками и оплодотворяют их внутри галла. Затем самцы прогрызают стенки плода и уходят. Самки выходят из галлов к тому времени, когда уже зацветают мужские соцветия. После сбора пыльцы на этих соцветиях самки вылетают наружу через крохотные отверстия, сделанные самцами, и летают в поисках новых ложных плодов.

В условиях, неблагоприятных для летающих насекомых, складываются другие приспособления. Так, у копытня *Asarum europaeum*, растущего под густым покровом леса, цветки опыляются муравьями. Эти цветки не имеют яркой окраски и почти не поднимаются из-под лесной подстилки (Т.К.Горышина, 1979). Под покровом же темнохвойной тайги многие растения переходят к самоопылению или вегетативному размножению.

Очерк о коэволюции насекомых и растений будет неполным, если не упомянуть о так называемой *мирмекофории*, т.е. о переносе семян муравьями. У ряда преимущественно лесных насекомых семена имеют специальные богатые маслом выросты (элайсомы). Муравьи собирают эти семена, поедают съедобные для них выросты, оставшуюся же основную часть семени выбрасывают. Показано, что муравьи способны переносить семена таких растений, в число которых входят копытень, пролеска, ряд фиалок, на несколько десятков метров. Аналогичным образом муравьи разносят споры некоторых тропических папоротников.

ОСНОВНАЯ ЛИТЕРАТУРА

Абдинбекова А.А., Ахмедов Б.А. Экспериментальный анализ фототермических реакций бахчевой и люцерновой тлей.// Мат-лы Закавказ. коорд. совещ. по защите растений. 1980. С. 351–353.

Алексеев Ю.И., Даричева М.А. и др. К фауне членистоногих хлопкового поля Мургабского оазиса. Ашхабад, 1976. С. 5–18.

*Андреанова Н.С. Экология насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1970, 157 с.

Арнольди К.В., Арнольди Л.В. О биоценозе как одном из основных понятий экологии, его структуре и объеме.// Зоол. журн. 1963. Т.42, вып. 2. С. 161–183.

Афоница В.М. Привлекательность и пищевая ценность, растений для тлей. Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: МГУ, 1970.

Ашофф Ю. Обзор биологических ритмов. // Биологические ритмы. М.: Мир, 1984. С. 12–21.

Барбье М. Введение в химическую экологию. М.: Мир, 1978. 222 с.

Бей-Биенко Г.Я. Смена местообитаний насекомыми как экологический принцип.// Журн.общ.биол. 1966. Т.27, вып.1. С. 5–21.

Беклемишев В.Н. Основные понятия биоценологии в приложении к животным компонентам наземных сообществ.// Тр. Ин-та защиты растений. Т.1, вып.2. 1940.

Беклемишев В.Н. О сравнительном изучении жизненных схем кровососущих членистоногих. Мед. паразитол. Т. 11, вып.3. С.39–44.

Беклемишев В.Н. Пространственная и функциональная структура популяций.// Бюл. МОИП. Отд. биологии, 1960. Т. 65, вып.2. С.41–50.

Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Наука, 1952. 666с.

*Беклемишев В.Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука, 1952, 502 с.

Бенкевич В.И. Массовые появления непарного шелкопряда в Европейской части СССР. М.: Наука, 1984. 143 с.

Бобинская С.Г., Григорьева Т.Г., Персии С.А. Проволочники и меры борьбы с ними. Л.: Колос, 1965. 222 с.

Богданова Т.П., Виноградова Е.Б., Заславский В.А. Соотношение реакций, определяющих диапаузу и материнское влияние у *Calliphora vicina* R.-D.// Фотопериодические реакции насекомых/ Тр. ЗИН АН СССР. 1978. Т.69. С. 62–79.

*Бондаренко Н.В. Биологическая защита растений. М.: Агропромиздат, 1986.259с.

Булыгинская М.А., Мезенкова Н.И. Влияние длительного разведения яблонной плодовой мушки *Laspeyresia pomonella* L. на ее биологические особенности. //Тез. докл. 1 Всесоюз. конф. по промышл. разведению насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1986. С.63.

*Звездочкой отмечены публикации, которые можно рекомендовать студентам для дополнительного чтения.

Бутовский Р.О. Действие выбросов автотранспорта на энтомофауну: Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: МГУ, 1987. Вызова Ю.Б. Дыхание почвенных беспозвоночных.// Экология почвенных беспозвоночных. М.: Наука, 1972. С. 3–39.

*Варли Дж.К., Градуелл Дж.Р., Хасселл М.П. Экология популяций насекомых (аналитический подход). М.: Колос, 1978. 219с. Викторов Г.А. Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черепашки. М.: Наука, 1967,271 с.

*Викторов Г.А. Экология паразитов-энтомофагов. М: Наука, 1976,27 с.

*Виноградова Е.Б. Мясная муха *Calliphora vicina* – модельный объект физиологических и экологических исследований // Тр.ЗИН АН СССР. 1984. Т.118,203с.

*Звездочкой отмечены публикации, которые можно рекомендовать студентам для дополнительного чтения.

*Виноградова Е.Б. Диапауза мух и ее регуляция. СПб: Наука, 1991. 218 с.

*Волкович Т.А. Экологическая роль постепенных изменений длины дня в регуляции развития диапаузы. /Яр. ВЭО. 1986. Т.68. С. 99–102.

*Воронцов А.И., Голубев А.В., Мозолевская Е.Г. Современные методы учета и прогноза хвое- и листогрызущих насекомых// Лесная энтомология/ Тр. ВЭО. 1983. Т. 65. С. 4–19.

Геиспиц К.Ф., Заранкина А.И. Особенности фотопериодической реакции шерстолапки плодовой *Dasychira pudibunda* L. (Lepidoptera, Orgyidae). //Энтомол. обрзр., 1963. Т.42. С. 29–38.

*Гиляров А.М. Индекс разнообразия и экологическая сукцессия.// Журн. общ. биол. 1969. Т.30, вып.6. С. 652–657.

Гиляров А.М. Популяционная экология. М.: Изд-во МГУ, 1990, 191с. Гиляров М.С. Основные особенности вредных насекомых, приспособляющихся к полевым севооборотам.// ДАН СССР. 1945. Т.47, вып. 3. С. 217–220.

Гиляров М.С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 264 с. Гиляров М.С. Вид, популяция и биоценоз.// Зоол. журн. 1954. Т.33, вып. 4. С. 769–778.

*Гиляров М.С. Закономерности формирования комплексов насекомых при освоении целинных земель. // Журн. общ. биол., 1955. Т. 16, вып.6. С.444– 457. Гиляров М.С. Современные представления о вторичных биоценозах. Пятое совещ. ВЭО. Ташкент, 1963. С. 14–15.

Гиляров М.С. Эволюция насекомых при переходе к пассивному расселению и принцип обратной связи в филогенетическом развитии.// Зоол. журн. 1966. Т.45, вып. 1.

*Гиляров М.С. Закономерности приспособлений насекомых к жизни на суше. М.: Наука, 1970. 275 с.

Гиляров М.С. Учет крупных почвенных беспозвоночных (мезофауны).// Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. С. 12–29.

Гиляров М.С. Экологическое значение партеногенеза.// Усп.совр.биол., 1982. Т.93, вып. 1.С. 10–22.

Голиков В.И. Разведение диких пчел местных видов, гнездящихся в готовых полостях. // Тез. докл. 11 Всесоюз. конф. по промышл. разведению насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1989. С.110.

*Голубев А.В., Инсаров Г.Э., Страхов В.В. Математические методы в лесозащите. М.: Лесная пром-сть, 1980. 97 с.

*Горностаев Г.Н. Введение в этологию насекомых-фотоксенов (лет насекомых на искусственные источники света)// Тр. ВЭО. 1984. Т.66. С. 101– 167.

*Горностаев Г.Н. Проблема охраны исчезающих насекомых// Итоги науки и техники: ВИНТИ/ Энтомология. 1986. т.6. С. 116–204.

Городков К.Б. Трехмерная климатическая модель потенциального ареала и некоторые ее свойства. Энтомол. обозр. 1986. Т.65, вып.1. С. 81–95.

Горышин Н.И. Экологический анализ сезонного цикла развития хлопковой совки (*Chloridea obsoleta* F.) в северных районах ее распространения.// Уч. зап. ЛГУ. 1958. Т.240. С.3–20.

Горышин Н.И., Тыщенко В.П. Физиологические механизмы фотопериодической реакции и проблемы эндогенных ритмов.// Фотопериодические адаптации у насекомых и клещей. 1968.

Гребенников В.С. Заповедники и заказники для полезных насекомых (совхоз "Лесной" Омской области).// Защита растений. 1976. Вып.1. С. 8–9.

Гребенников В.С. Тайны мира насекомых. Новосибирск, 1990, 270 с.

Гречаный Г.В. Эколого-генетические основы контроля динамики численности животных (на примере дрозофилы и дафнии). Дис. д-ра биол. наук в форме научного доклада. Л.: ЛГУ, 1990.

- Гринберг Ш.М., Менчер Е.М., Подберезская Л.В. Методика по определению качества трихограммы. Кишинев, 1979. 15 с.
- *Гринфельд Э.К. Происхождение антофилии у насекомых. Л.: 1962. 185 с.
- Григорьева Т.Г. Возникновение процесса саморегуляции в агробиоценозе при длительной монокультуре.// Энт. обозр., 1970. Т.49, вып.1. С. 10–22.
- *Д а ж о Р. Основы экологии. М.: Прогресс, 1975. 412 с.
- *Данилевский А.С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л: Изд-во ЛГУ, 1% 1.243 с.
- Данилевский А.С., Кузнецова И.А. Внутривидовые адаптации насекомых к климатической зональности.// Фотопериодические адаптации у насекомых и клещей. Л.: Изд-во ЛГУ, 1968. С. 5–51.
- Д а х и я А.С. Некоторые экологические аспекты поведения трихограммы *Trichogramma evanescens* Westw: Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: МГУ, 1991.
- *Длусский Г.М. Муравьи пустынь. М.: Наука, 1981. 230 с.
- *Добровольский Б.В. Фенология насекомых. М.: Высшая школа, 1969. 219с.
- Досжанов Т.Н. Особенности биологии гиппобосцид (Diptera, Hippoboscidae).// Тр. Ин-та зоол, АН КазССР. 1982. Т.40. С.119–133.
- *Еськов Е.К. Микроклимат пчелиного улья и его регулирование. М.: Россельхозиздат, 1978. 78 с.
- Еськов Е.К., Сапожников А.М. Статическое электричество как одно из средств связи у пчел.// Групповое поведение животных. М.: Наука, 1976. С. 110–112.
- Ж а н т и е в Р.Д. Об экологии кожеедов (Coleoptera, Dermestidae) Средней Азии. //Зоол. журн. 1963. Т.42, вып.7. С. 1052–1063.
- Жантиев Р.Д. Таксономический и экологический анализ семейства Dermestidae (Coleoptera). Автореф. дис. биол. наук. М.: МГУ, 1965.
- Жерихин В.В. Насекомые в экосистемах суши.// Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980. С. 189–223.
- Жерихин В.В. Особенности захоронения насекомых.// Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980. С. 7–18.
- Жужиков Д.П. Термиты СССР. М.: Изд-во МГУ, 1979. 194 с.
- Заславский В.А. Индуктивные и спонтанные процессы в фотопериодизме насекомых.// Фотопериодические реакции насекомых.// Тр. ЗИН АН СССР. 1978. С. 5–61.
- *Заславский В.А. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. Л.: Наука, 1984, 178 с.
- Захаров А.А., Мелецис В.П. и др. Использование статистических методов в почвенной зоологии.// Количественные методы в почвенной зоологии. М.: Наука, 1987. С. 186–263.
- Захваткин Ю.А. Курс общей энтомологии. М.: Агропромиздат, 1986. 306 с.
- Злотин А.З. Теоретическое обоснование массового разведения насекомых.// Энт. обозр. 1981. Т.60, вып. 3. С.494–510.
- *Злотин А. З. Техническая энтомология (справочное пособие). Киев, 1989, 148с.
- Злотин А.З. Селекция насекомых.// Итоги науки и техники. Энтомология.1990. Т. 10. С.96–167.
- Зотов В.А. Суточный ритм активности жука-чернотелки *Trigonoscelis gigas*Reitt. (Coleoptera, Tenebrionidae) и его регуляция светом и температурой.//Зоол. журн. Т.59, вып.2. С.217–224.
- Зотов В.А., Чернышев В.Б. и др. О разведении насекомых при постоянной температуре. Тез. докл. 11 Всесоюзн. конф. по промышл. разведению насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1989. С. 16.
- Ижевский С.С. Состояние и задачи интродукции и акклиматизации энтомофагов карантинных и особо опасных вредителей.// Защита растений.1983. С.35–37.
- *Исаев А.С.и др. Динамика численности лесных насекомых. Новосибирск, 1984.224с.
- *Историческое развитие класса насекомых// Тр. ПИН АН СССР. 1980. Т. 175. С. 223.

- *Каплин В.Г. Комплексы членистоногих животных, обитающих в тканях растений песчаных пустынь (на примере Каракумов). Ашхабад, 1981. 347 с.
- Катаев О.А. Особенности размножения стволовых насекомых в ельниках. Тр. ВЭО, 1983. Т.65. С.54–108.
- *Кауфман Б.З. Преферентное поведение беспозвоночных. Петрозаводск, 1995, 175 с.
- Кипятков В.Е. Обнаружение фотопериодической реакции у муравьев рода *Murmysa* (Hymenoptera, Formicidae). ДАН СССР, 1972. Т.205. С.251–253.
- *Кипятков В.Е. Мир общественных насекомых. Л.: Изд-во ЛГУ, 1991. С. 397.276
- *Кожанчиков И.В. Методы исследования экологии насекомых. М.: Высшая школа, 1961. 284 с.
- Козаржевская Э.Ф., Мамаев Б.М. Сукцессия насекомых и других беспозвоночных в древесине ели и их роль в разрушении валежа и порубочных остатков.// Изв. АН СССР. Сер. биол. 1962. Вып.3. С.449–454.
- Козлов А.Т. О градации жизненных форм личинок ручейников.// ДАН СССР. 1986. Т.290, вып.4. С. 1020–1024.
- *Козлов М.В. Влияние антропогенных факторов на популяции наземных насекомых.// Итоги науки и техники: ВИНТИ/ Энтомология. 1990. Т. 13, 166с.
- *Количественные методы в почвенной зоологии. М.: Наука, 1987. 286 с.
- Кондаков Ю.П. Закономерности массовых размножений сибирского шелкопряда.// Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск, 1974. С.206–265.
- Кочетова Н.И., Акимовкина М.И., Дыхнов В.И. Редкие беспозвоночные животные. М.: Агропромиздат, 1986. 206 с.
- Кравченко В. Д. Взаимосвязь между летом на свет и подвижностью хлопковой совки (*Helicoverpa armigera*).// Зоол. журн. 198.1. Т.60, вып.86. С. 1267–1269.
- Креславский А.Г., Михеев А.В. и др. Генетический обмен и изолирующие механизмы у симпатрических рас *Lochmaea carrea* L. (Coleoptera, Chrysomelidae).//Зоол. журн. 1981. Т.60, вып.1. С.62–68.
- Креславский А.Г. Неслучайная миграция. Последствия для изменчивости количественных признаков. Ж. общ. биол., 1987. Т.48, вып.5. С. 602–613.
- Криволицкий Д.А., Тихомиров Ф.А. и др. Действие ионизирующей радиации на биогеоценоз. М.: Наука, 1988. 225 с.
- *Кривошейка Н.П. О некоторых морфоэкологических типах личинок двукрылых.// Журн. общ. биол., 1959. Т.20, вып. 5. 1959.
- *Кривошеина Н.П., Зайцев А. И. Филогенез и эволюционная экология двукрылых насекомых.// Итоги науки и техники: ВИНТИ/ Энтомология. 1989. Т.9, 136с.
- Кудрин А.И. Об усовершенствовании учетов численности способом исчерпывания при помощи ловушек.// Зоол. журн. 1971. Т.50, вып.9. С. 1388–1400.
- Ланге А.Б. Популяционный портрет в биотехнологии.// 1 Всесоюз. совещ. по пробл. зоокультуры: Тез. 1986. Ч.3. С. 187–188.
- Леб Ж.. Вынужденные движения, тропизмы и поведение животных. М., 1924 186с.
- Линдеман Г.В. Потенциал влаги в лубе как показатель влагообеспеченности и устойчивости дерева к нападению насекомых–ксилофагов в засушливых условиях.// Лесоведение. 1988. Вып.5. С. 20–29.
- *Лопатин И.К. Основы зоогеографии. Минск, 1980. 199 с.
- *Любищев А.А. К методике количественного учета и районирования насекомых. Фрунзе, 1958, 164 с.
- Мазохин–Поршняков Г.А. Основные приспособительные типы чешуекрылых (Lepidoptera).// Зоол. журн. 1954. Т.33. Вып.4.
- Мазохин–Поршняков Г.А. Почему насекомые летят на свет?// Энтотомол. обзор. 1960. Т.39. С.52–58.
- *Мазохин – Поршняков Г.А. Зрение насекомых. М.: Наука, 1965. С.259.
- *Макфедьен Э. Экология животных. Цели и методы. М.: Мир, 1965. 315 с.

- Мальшев С.И. Становление перепончатокрылых и фазы их эволюции. М.; Л.: Наука, 1966. 302с.
- Мамаев Б.М. Экологическая оценка стадий естественного разложения древесины.// Изв. АН СССР. Сер. биол. 1960. Вып.3.
- Мамаев Б.М. Эволюция галлообразующих насекомых–галлиц. Л.: Наука, 1968. 157с.
- Мамаев Б.М. Гравитационная гипотеза происхождения насекомых.// Энт. обозр. 1975. Т.54, вып.3. С.499–506.
- Марков В.А. Многолетняя эмбриональная диапауза шелкопряда–монашенки (*Lymantria monacha* L.).// Зоол. журн. 1989. Т.68, вып.1. С.52–59.
- Масленникова В.А. Регуляция сезонного развития паразитических насекомых.// Фотопериодические адаптации у насекомых и клещей. Л.: Изд–во ЛГУ, 1968. С. 129–152.
- Медведев Г. С. Эколого–морфологические типы жуков–чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Средней Азии.// Фауна и экология насекомых Средней Азии. Душанбе, 1970. С.26–44.
- Медведев Л.Н. К методике определения абсолютной численности беспозвоночных.// Биоценологические исследования в широколиственно–еловых лесах. М.: Наука, 1971.
- Медведев С.И. Основные черты изменения энтомофауны Украины в связи с формированием культурного ландшафта.// Зоол. журн. 1959. Т.38, вып.1. С. 54–68.
- * Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука, 1988. С.230.
- Мельников О.А. К вопросу о числе передних ларвальных сегментов тела членистоногих в связи с проморфологией и морфологической эволюцией этих животных.// Журн. общ. биол. 1974. Т.35, вып.6. С. 858–873.
- *Методы почвенно–зоологических исследований. М.: Наука, 1975. 275 с.
- Михеев А.В., Креславский А.Г. Взаимоотношения ивовой и березовой рас *Lochmaea carrea* L. (Coleoptera, Chrysomelidae).// Зоол. журн. 1981. Т.60, вып.2. С.200–204.
- Мозолевская Е.Г. Влияние состояния насаждений на динамику численности короедов.// Чтения памяти Н.А.Холодковского. Л., 1982. С. 3–24.
- *Мозолевская Е.Г. Анализ популяции сосновых лубоедов//Лесная энтомология/Тр.ВЭО. 1983. Т.65. С. 19–40.
- Мокронос А.Т., Рафес П.М. Реакция фотосинтетического аппарата на повреждение листогрызущими насекомыми.// Проблемы онкологии и тератологии растений. Л.: Наука, 1975. С.173–177.
- *Монастырский А.Л., Горбатовский В.В. Массовое разведение насекомых для биологической защиты растений. ВО Агропромиздат, 1991. 320с.
- *Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 166с.
- *Наумов Н.П. Экология животных. М.: Сов. наука, 1965, 311с.
- Нейман Д. Приливные и лунные ритмы.// Биологические ритмы. М.: Мир, 1984. Т.2. С.5-43.
- *Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- *Орлов В.М. Насекомые и электрические поля. Томск, 1990. 111с.
- *Павловский Е.Н., Лепнева С.Г. Очерки из жизни пресноводных животных. М.: 1948. 435 с. Пала Рам. Внутривидовая изменчивость трихограммы *Trichogramma evanescens* Westw.: Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: МГУ, 1990.
- Панфилов Д.В. Исследование состава пчелиных по музейным коллекциям.// Исследования по фауне Советского Союза (насекомые). М.: Изд–во МГУ, 1976.
- *Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Петрова–Никитина А.Д., Желтикова Т.М., Бержец В.М. Задачи культивирования и диагностика состояния культуры аллергенных клещей домашней пыли.// 1 Всесоюз. совещ. по пробл. зоокультуры. Тез. 1986. 4.3. С.228–230.
- *Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.

Поливанова Е.Н. Морфофизиологические механизмы, обуславливающие уровень поисковых реакций насекомых, и оптимизация способов массового разведения насекомых.// Тез. докл. 11 Всесоюз. конф. по промыслу, разведению насекомых. М.: МГУ, 1989. С.21–22.

Пономаренко А.Г. Новое насекомое из мела Прибайкалья – возможный паразит летающих ящеров.//Палеонтол. журн. 1976. Вып.3. С.102–106.

Пономаренко А.Г., Жерихин В.В. Отряд Scarabaeida. Жесткокрылые или жуки.// Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980. С.76–83.

Попов К.И. Биологические основы выносливости сельскохозяйственных растений к повреждениям листогрызущими насекомыми. Тез. докл. IV съезда ВЭО. М.; Л., 1959.

Попов Ю.А. Надотряд Cimicidea. Отряд Citnicida.// Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980. С.58–68.

Правдин Ф.Н. Растительноядные насекомые как паразиты.// Усп.совр. биол. 1950. Т. 29, вып.1. С.121–129.

Правдин Ф.Н. Жизненные формы у животных и принципы их классификации.// Доклады МОИП Зоол. и бот., 1967–1968 гг. М.: Изд-во МГУ, 1971.

Приставке В.П. Массовое разведение насекомых как открытая система (на примере яблонной плодовой Laspeyresia pomonella). Журн. общ. биол. 1975. Т.36, вып.2. С.212–220.

*Приставке В.П. Принципы и методы экспериментальной энтомологии. Минск, 1979. 133 с.

Приставке В.П., Семьянова Н.Э. Суточный ритм радиочувствительности бабочек яблонной плодовой Laspeyresia pomonella L. (Lepidoptera, Tortricidae).//Радиобиология. Т. 13, вып.2. С.286–289.

Притыкина Л.Н. Материалы к морфоэкологической классификации личинок стрекоз.// Энт. обзор. 1965. Т.37, вып.2.

Разумова А.П. Эндогенный околгодовой ритм изменений фотопериодической реакции у боярышничкового клеща.// Зоол. журн. 1978. Т.57, вып.4. С.530–539.

Расницын А.П. О ранней эволюции насекомых и происхождении Pterygota. Журн. общ. биол. Т.37, вып.4. С.543–555.

Расницын А.П. Происхождение и объем класса насекомых.// Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980. С. 19–20.

Расницын С.П. Некоторые критерии оценки методов количественного учета животных.//Зоол. журн. 1978. Т.57, вып.1. С. 124–131.

*Рафес П.М. Биоценологические исследования растительноядных лесных насекомых. М.: Наука, 1970. 156 с.

Рожков А.С. Массовое размножение сибирского шелкопряда и меры борьбы с ним. М.: Наука, 1965. 180 с.

Салманова Л.М., Чернышев В.Б. и др. Изменения трихограммы при ее лабораторном разведении (на примере Trichogramma evanescens Westw.: Hymenoptera, Trichogrammatidae).// Зоол. журн. 1992. Т.71, вып. 10. С.90–96.

Самков М.Н. Лет на свет и летная активность насекомых. Автореф. дис. канд. биол. наук. М.:МГУ, 1984.

С а м к о в М.Н. Возможности сбора насекомых на искусственный свет в дневное время. Зоол. журн. 1989. Т.68, вып.4. С.110–113.

Самков М.Н., Чернышев В.Б. Оконные ловушки и возможность их использования в энтомологии. Зоол. журн. Т.62, вып. 10. С. 1571–1574.

*Северцев С.А. Проблемы экологии животных. М.: Изд-во АН СССР, 1951, 250с.

Семевский Ф.Н. Прогноз в защите леса. М.: Лесная про-сть, 1971. 70 с.

*Семевский Ф.Н., Семенов С.М.. Математическое моделирование экологических процессов. Л.: Гидрометиздат, 1982. 275 с.

Семьянов В.П. Эстивация у кокцинелл. Тр. ВЭО, 1986. Т.68. С. 111–114.

Славгородская–Курпиева Л.Е. Экологические основы и принципы построения системы мероприятий по защите яблони от вредителей в интенсивных садах Крыма. Автореф. дис. докт. биол. наук. Киев, 1990.

- Смирнов Е.С. Наследование приобретенной ритмики размножения у *Neomyzus circumflexus* Vuct, (Aphididae). Ж. общ. биол., 1961. Т.22, вып.3.
- Смуров А.В. Статистические методы в исследовании пространственного размещения организмов.// Методы почвенно–зоологических исследований. М.: Наука, 1975. С.217–240.
- *Смуров А.В., Полищук Л.В. Количественные методы оценки основных популяционных показателей: статический и динамический аспекты. М.: Изд–во МГУ, 1989,208с.
- Соболева–Докучаева И.И. Использование серологического метода для определения роли жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в агробиоценозах. Журн. общ. биол., 1975. Т.36, вып.5. С.749–760.
- Солдатова Т.А., Соболева–Докучаева И.И., Черезова Л.Б. Пространственно–временная структура комплекса хищных почвенных жесткокрылых (Carabidae, Staphilinidae) одного агроценоза (на примере посева кукурузы).// Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской области. М., 1983. С. 130–137.
- Соломатин В.М., Креславский А.Г. и др. Ассортативное скрещивание в природных популяциях листоеда *Chrysochloa casaliae* Schrnk. Генетика, 1976. Т, 12, вып.3. С. 160–162.
- Сорокина А.П. Пищевые связи некоторых видов рода *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae).// Бюл. ВПС МОЕ. 1987. Вып. 19. С.25– 35.
- Стадницкий Г.В. Характеристика шишек ели европейской (*Picea abies* [L.] Karst.) как станции обитания населяющего их энтомокомплекса. Энтотол. обзор. 1971.Т.50.С.85–93.
- Старец В.А., Менчер Е.М. Метод оптимизации рецептов полусинтетических питательных сред для разведения насекомых–фитофагов.// Зоол. журн. 1980. Т.59, вып. 5. С. 771–776.
- С т е б а е в И.В. Жизненные формы и половой диморфизм саранчовых Тувы и Юго–восточного Алтая.// Зоол. журн. 1970. Т.49, вып. 3.
- Стрельников И.Д. Значение теплопродукции при движении и под действием солнечной радиации в экологии дневных высокогорных насекомых.// Зоол. журн. 1940. Т.19, вып.3. С.387–399.
- *Стриганова Б.Р. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука, 1980,216 с.
- Сукачева И.Д. Отряд Papilionida. Чешуекрылые или бабочки.// Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980. С.110–111.
- Тамарина Н.А. Культивирование насекомых как новая отрасль энтомологии – техническая энтомология.// Зоол. журн. 1981. Т.60, вып.11. С.1605– 1613.
- Тамарина Н.А. Пути становления гонотрофических отношений у кровососущих двукрылых.// Паразитология, 1987. Т.21, вып.2.
- *Тамарина Н.А. Основы технической энтомологии. М.: Изд–во МГУ, 1990. 202 с.
- Тамарина Н.А., Максимов В.Н. Оптимизация лабораторной культуры насекомых.// Журн. общ. биол., 1978. Т.39, вып.1. С.111–122.
- *Танский В.И. Экологические основы вредоносности насекомых. М.: Агро–промиздат, 1988. 181 с.
- Терсков И.А., Коломиец Н.Г. Световые ловушки и их использование в защите растений. М., 1966. 146 с.
- *Тишлер В. Сельскохозяйственная экология. М.: Колос, 1971, 433 с. Томе С.В. Терморегуляционное поведение некоторых среднеазиатских клопов–щитников (Heteroptera, Pentatomidae).// Зоол. журн. 1981. Т. 60, вып.Ю. С. 1494–1498.
- *Тыщенко В.П. Физиология фотопериодизма насекомых.// Тр. ВЭО, 1977. Т.59. 152с.
- *Ушатинская Р.С. Основы холодостойкости насекомых. М.: Изд–во АН СССР, 1957,314с.
- *Ушатинская Р.С. Скрытая жизнь и анабиоз. М.: Наука, 1990,180 с.
- *Францевич Л.И. Пространственная ориентация животных. Киев, 1986, 196с.
- *Фотопериодические адаптации у насекомых и клещей. Л.: Изд–во ЛГУ, 1968. С.269.
- *Фридрикс К. Экологические основы прикладной экологии и энтомологии. Л.; М.: 1932.348с.

- Харченко Н.А., Свешников В.А. и др. Система жизненных форм и эторморф строящихся личинок лесных насекомых.// ДАН СССР, 1989. Т.309, вып.6. С. 1510–1514.
- Харченко Н.А., Царалупа В.В. Некоторые особенности межвидовых отношений зеленой дубовой и сопутствующих ей видов листоверток в условиях массового размножения.// Тез. докл. Всесоюзн. совещания "Система мониторинга в защите леса". Красноярск, 1985. С.111–113.
- *Хотько Э.И., Ветрова С.Н., Матвеевко А.А., Чумаков Л.С. Почвенные беспозвоночные и промышленные загрязнения. Минск, 1982. 264 с.
- Чернов Ю.И. Основные синэкологические характеристики почвенных беспозвоночных и методы их анализа.// Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. С. 160–216.
- *Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 220с.
- Чернов Ю.И. Флора и фауна, растительность и животное население. Журн. общ. биол. 1984. Т.45, вып.6. С.732–748.
- *Чернова Н.М. Экологические сукцессии при разложении растительных остатков. М.: Наука, 1977. 198 с.
- *Чернова Н.М., Былова А.М. Экология. М.: Просвещение, 1988, 272 с.
- Чернова О.А. Поденки (Ephemeroptera) бассейна Амура и прилегающих вод и их роль в питании амурских рыб.// Тр.Амур, ихтиол, эксп., 1945–1949 гг. 1952. Т.3.
- Черныш С.И., Гирфанова Ф.К., Тыщенко В.П. Состояние неспецифической резистентности при диапаузе насекомых.// Тр. ВЭО. 1986. Т.68. С.92–95.
- Чернышев В.Б. Реакции некоторых видов насекомых на различные участки спектра.//Зоол. журн. 1959. Т.38. С.713–718.
- Чернышев В.Б. Психологические ошибки при определении ориентации живых объектов.// Журн. общ. биол. 1970. Т.31, вып.6. С.742–749.
- Чернышев В.Б. Поиск оптимальных условий и ориентация насекомых во времени и пространстве.// Итоги науки Бионика: ВИНТИ. 1973. С.86– 125.
- *Чернышев В.Б. Суточные ритмы активности насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1984^ 216с.
- Чернышев В.Б. Экологическая защита растений.// Защита растений. 1994. Вып. 8. С.46–47.
- Чернышев В.Б., Афонина В.М. Влияние слабых низкочастотных магнитных полей на некоторых насекомых.// Реакции биологических систем на слабые магнитные поля. М.: 1973. С. 16–19.
- Чернышев В.Б., Афонина В.М. Влияние электрических полей на поведение дрозофил.// Изв. АН СССР. Сер. биол. 1978. Вып.5. С.723–731.
- Чернышев В.Б., Богущ П.П. Влияние погоды на лет насекомых на свет в Средней Азии.// Зоол. журн. 1973. Т.52, вып.5. С.723–731.
- Чернышев В.Б., Девяткин А.Л., Ахатов А.К. (составители). Культуры насекомых и клещей в СССР. М., МГУ. 1988. 181 с. (Деп. в ВИНТИ 22.11.88, номер 8234–В88).
- Чернышев В.Б., Ниязов О.Д., Мярцева Е.А. Суточные миграции большой хлопковой тли (*Acyrtosiphon gossypii*) и ее учет на хлопчатнике.// Зоол. журн. 1981. Т.60, вып. 6. С.935–937.
- Чернышев В.Б., Самков М.Н., Афонина В.М. Лет насекомых на свет во время полного солнечного затмения 31 июля 1981 т.П Зоол. журн. 1985. Т. 62, вып.9. С. 1431–1433.
- Чернышев В.Б., Семевский Ф.Н., Гринберг Ш.М. Математическая модель миграционного распространения и поиска яиц хозяина трихограммами.// Зоол. журн. 1988. Т. 67, вып.7. С.48–58.
- Черняховский М.Е. Морфофункциональные особенности жизненных форм саранчовых.// Докл. МОИП Зоол. и бот. 1967–1968 гг. М.: Изд-во МГУ, 1971.
- Чикатунов В.И. Некоторые особенности суточной активности насекомых в высокогорьях Таджикистана.// Энтотомол. обзор. 1979. Т.58, вып.1. С.39–41.

Шагов Е.М., Новикова Л.К. Особенности формирования культур насекомых с заданными биологическими свойствами в условиях техноценоза.// С.-х. биология. 1985. вып.6. С.86–89.

Шапиро И.Д., В и л к о в а Н.А. Устойчивость сельскохозяйственных культур к вредителям. М.: МСХ ВНИИТСИСХ, 1973. С.3–64.

Шапошников Г.Х. Возникновение и утрата репродуктивной изоляции и критерий вида.// Энтомол. обозр. 1966. Т.45, вып.1. С.30–95.

Шаров А.А. Принципы анализа взаимодействующих факторов динамики численности насекомых.// Журн. общ. биол., 1985. Т.40, вып.5. С.590–595.

*Шаров А.А. Моделирование динамики численности популяций насекомых// Итоги науки и техники: ВИНТИ. Энтомология. 1986. Т.6. С.3–115.

Шаров А.А. Жизненная система популяций – новые возможности старой концепции.//Журн. общ. биол., 1989. Т.50, вып.3. С.293–303.

Шаров А.Г. Морфологические особенности и образ жизни палеодиктиоптер: Докл. 24 чтения памяти Н.А.Холодковского. Л., 1973. С.49–63.

*Шарова И.Х. Жизненные формы жужелиц (Coleoptera, Carabidae). М.: Наука, 1981. 360с.

*Шарова И.Х. Экологическая морфология животных (методические указания). М.: МГПИ им. Ленина, 1987. 68 с.

Шмидт–Ниельсен К. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир, 1987. 255с.

Щербиновский Н.С. Циклическая активность солнца и обусловленные ею ритмы массовых размножений организмов.// Земля во Вселенной. М.: Мысль, 1964. С. 400–^117.

*Яхонтов В.В. Экология насекомых (2–е изд.). М.: Высшая школа, 1969. С.488.

Clark L.R., Geier P.W. et al. The ecology of insect populations in theory and practice. London: Methuen, 1967. 232 p.

Danthanarayana W. (ed.) Insect Flight. Dispersal and Migration. Berlin, Heidelberg, 1986,280p.

F e e n у P. Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores.// Coevolution of animals and plants. Austin; London: Univ. Texas Press, 1975. P.3–19.

Gould J.L., Kirschvink J.L. et al. Bees have magnetic remanence.// Science, 1978. Vol.201, №4360. P.1026–1028.

Hanover J.W. Physiology of tree resistance to insects.// Ann. Rev. Entomol. 1975. Vol.20. P.75–95.

Hinton H.E. A fly larva that tolerates dehydration and temperatures of –270 to +102° C.//Nature, 1960. Vol.188, №4747. P.336–337.

Hodek I. Role of temperature in diapause of *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera).//Vest. Cs. spol. zool. 1978. Vol.42, № 3. P.172–187.

Lewis T., Taylor L.R. Diurnal periodicity of flight by insects.// Trans. R. Ent. Soc. London. 1965. Vol.116, № 15. P.393^79.

Lindauer M., Martin H. Die Schwereorientierung der Bienen unter dem Einfluss des Erdmagnetfeldes.// Z. vergl. Physiol.,1968. Bd 60. S.219–243.

Matthews E.G. Insect Ecology. Univ. of Queensland Press, 1976. 185 p.

М 1 e t z k o H.G., М 1 e t z k o I. Orientierungsrhythmik von Carabidae (Coleoptera). III. Orientierungsleistungen ausseroptischer Bezugsgrossen.// Zool. Anz., 1974. Bd 193, H.1–2. S.51–62.

Morris R.F. Single-factor analysis in population dynamics.// Ecology. 1959.Vol.40, № 4. P.580–588.

Plant R.E., Mangel M. et al. Multiseasonal management of an agricultural pest. II. The economic optimization problem.// J. Environ. and Manag. 1985. Vol.12,№1.P.43–61.

Price P. Insect Ecology. A Wiley–Intersci. publ., 1984. 510 p. Ram P., Tshernyshev W.B. et al. Studies on strains of *Trichogramma evanescens* Westwood from different regions of Eurasia.// Biocontrol Sci. and Technol., 1995. Vol.5. P.329–338.

Singh P. Moore R.F. (ed.). Handbook of insect rearing. 1985. Vol.1. 488 p. Vol.2. 514 p.

Southwood T.R.E. Ecological methods with particular reference to the study of insect populations. L., 1966.

Tauber M.J., Tauber C.A., Masaki S.. Seasonal adaptations of insects.Oxford Univ. Press, 1986. 247 p.

Tshernyshev W.B. Effect of external disturbance and time of day on the light reactions in some insects.// Ann. entomol. fenn. 1970. Vol.36, № 1. P.30–35.

Tshernyshev W.B. The catches of insects by light trap and the solar activity.// Zool. Anz. 1972. Bd.188, H.5–6. S.174–184.

Tshernyshev W.B. Ecological pest management (EPM): general approaches.// J. Appl. Entomol. 1995. Vol.119. P. 379–381.

Оглавление

ПРЕДИСЛОВИЕ	2
ВВЕДЕНИЕ	2
Предмет экологии насекомых	2
Экология насекомых и современное человечество	3
Насекомые полезные и вредные	3
Насекомые – вершина эволюции животного мира	4
Факторы, ограничивающие размеры насекомых	5
Преимущества и недостатки мелких размеров	6
Другие особенности насекомых, приведшие к их расцвету	7
ГЛАВА 1. АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ СРЕДЫ И НАСЕКОМЫЕ	9
1. ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ АУТЭКОЛОГИИ НАСЕКОМЫХ	9
Абиотические и биотические факторы среды	9
Макро, мезо– и микроклимат	9
Основные принципы воздействия абиотических факторов	9
Реакции насекомых на неблагоприятные условия	12
2. СВЕТ	19
Общая характеристика фактора, его источники и измерение	12
Воздействие света на насекомых	13
Предпочитаемая освещенность	14
Лет насекомых на искусственный свет	17
Практическое использование лета насекомых на свет	21
Роль ультрафиолетового излучения в жизни насекомых	23
Роль инфракрасного излучения в жизни насекомых	24
Роль света в пространственной ориентации насекомых	24
3. ТЕМПЕРАТУРА	25
Общая характеристика фактора	25
Измерения температуры и термостатирование	25
Влияние температуры на поведение насекомых	26
Влияние на насекомых низких и высоких температур	28
Влияние температуры на развитие насекомых	30
Влияние температуры на морфологию и окраску	33
Термопреферendum	34
4. ВЛАЖНОСТЬ	35
Общая характеристика фактора и его измерение	35
Влияние влажности на насекомых	36
5. ОСАДКИ	39
6. АТМОСФЕРНОЕ ДАВЛЕНИЕ	40
7. ВЕТЕР	40
8. СИЛА ТЯЖЕСТИ	41
9. ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ	42
10. ГЕОМАГНИТНОЕ ПОЛЕ	44
11. ЭЛЕКТРОМАГНИТНЫЕ КОЛЕБАНИЯ	46
12. ГЕОМАГНИТНЫЕ БУРИ	47
ГЛАВА 2. БИОЛОГИЧЕСКИЕ РИТМЫ	48
1. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ	48
2. СУТОЧНЫЕ РИТМЫ	48
Суточная периодичность среды и активность насекомых	48
Методы изучения суточных ритмов	49
Распределение активности во времени суток	51
Сравнение ритмов разных видов подвижности и активности	53
Вариации ритмов активности	54
3. ЭНДОГЕННЫЙ СУТОЧНЫЙ РИТМ	56

Проявления эндогенного ритма в природе и лаборатории	56
Экологическое значение эндогенного ритма	57
Суточный ритм чувствительности организма насекомого	58
Факторы среды – датчики времени	59
Время потенциальной готовности	61
Циркадианные ритмы	63
4. СЕЗОННЫЕ РИТМЫ	64
Согласование жизнедеятельности насекомых с сезоном	64
Сезонные миграции насекомых	64
Сезонный покой	65
Диапауза	66
Индукция диапаузы внешними факторами	67
Фотопериодическая реакция (ФПР)	69
Стадия развития, чувствительная к фотопериоду	73
Фотопериодическая реакция и температура	74
Географическая изменчивость ФПР	75
Реактивация	76
Сезонные изменения чувствительности к фотопериоду	78
Количественные и качественные ФПР	79
Другие проявления сезонности у насекомых.....	80
Сезонные адаптации паразитов и общественных насекомых	80
Сезонная периодичность – практические приложения	81
5. ЛУННЫЕ И ПРИЛИВНЫЕ РИТМЫ	83
ГЛАВА 3. ПОПУЛЯЦИИ НАСЕКОМЫХ.....	84
1. ПОПУЛЯЦИИ В ПРЕДЕЛАХ АРЕАЛА, ИХ ПОЛИМОРФИЗМ И ГЕНОФОНД.....	84
Границы между популяциями, иерархия популяций	84
Географическая популяция – аллопатрическая дивергенция	85
Экологические расы – парапатрическая дивергенция	86
Сезонные расы – симпатрическая дивергенция	86
Биологические расы – симпатрическая дивергенция	86
Полиморфизм в популяциях	87
Основание культуры насекомых	88
Изменения генофонда популяций	89
Популяции насекомых при смене корма	90
2. ХАРАКТЕР РАЗМЕЩЕНИЯ НАСЕКОМЫХ НА МЕСТНОСТИ	91
Равномерное размещение	92
Случайное размещение	93
Агрегированное размещение	93
3. УЧЕТ ЧИСЛЕННОСТИ НАСЕКОМЫХ	97
Простейшие методы учета численности	98
Учет численности популяций с помощью проб	100
Учет с фиксированным уровнем точности и метод обратного биномиального выбора.....	103
Метод последовательного учета	104
Метод корреляционных функций	105
Методы учета относительной численности	105
4. ВОЗРАСТНАЯ И ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ	106
Возрастной состав популяции	106
Таблицы выживания	107
Половой состав популяции	109
Партеногенез	110
5. ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ	112

Биотический потенциал насекомых	113
Роль абиотических факторов среды	115
Конкуренция между особями одного вида	118
Конкуренция между видами	122
Взаимодействия насекомого–фитофага и растения	124
Влияние хищников и паразитов	126
Эпизоотии	130
Модифицирующее и регулирующее воздействие факторов	131
Фазовый портрет динамики численности	132
Принцип ультрастабильности	134
Типы динамики численности	136
Модели динамики численности	136
Управление популяциями	139
ГЛАВА 4. НАСЕКОМЫЕ В ЭКОСИСТЕМАХ	140
1. ИЗУЧЕНИЕ ВИДОВОГО СОСТАВА	141
2. БИОМАССА И ПОТОК ЭНЕРГИИ	144
3. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ И ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ	145
Экологические ниши	145
Жизненные формы	147
4. ВЗАИМОСВЯЗИ В ЭКОСИСТЕМАХ	150
Негативные и позитивные взаимодействия в популяциях	151
Потребности и взаимодействия в экосистемах	154
5. СУКЦЕССИИ	155
Конструктивные сукцессии	155
Деструктивные сукцессии	156
6. АНТРОПОГЕННЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ	157
Агробиоценозы	158
Насекомые города	162
Культуры насекомых	163
Мониторинг и антропогенные воздействия	166
Охрана насекомых	168
ГЛАВА 5. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ НАСЕКОМЫХ	170
1. ПРЕДКИ НАСЕКОМЫХ И ИХ МЕСТОБИТАНИЕ	170
2. МЕСТООБИТАНИЯ ДРЕВНЕЙШИХ НАСЕКОМЫХ НА СУШЕ	173
3. ВОЗНИКНОВЕНИЕ ИОЛЕТА И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ИМАГО И ЛИЧИНОК	174
4. ЭВОЛЮЦИЯ ПИТАНИЯ НАСЕКОМЫХ	177
5. КОЭВОЛЮЦИЯ НАСЕКОМЫХ И РАСТЕНИЙ	182
ОСНОВНАЯ ЛИТЕРАТУРА	186
ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ	195