

©1997 г. А.З. ЗЛОТИН, Н.П. ЧЕПУРНАЯ

ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ И КУЛЬТУР НАСЕКОМЫХ (ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ)

Анализ проблемы жизнеспособности популяций и культур насекомых, последние рассматриваются как искусственные популяции (Злотин, 1981, 1982, 1989; Тамарина, 1981, 1990; Чернышев 1996), представляет несомненный теоретический и практический интерес. Последний связан как с задачей массового разведения насекомых (энтомологическая промышленность), так и с вопросами охраны популяций редких и исчезающих видов насекомых (Злотин, 1981; Злотин, Бойчук, 1995; Тамарина, 1990, Яблоков, 1987; Чернышев, 1996; Singh, Moore, 1985).

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

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

В настоящее время под жизнеспособностью популяций понимают их способность сохранять существование в меняющихся условиях среды. Под жизнеспособностью культур насекомых - способность выжить до определенного отрезка жизненного цикла или полного цикла культивирования, в зависимости от целей разведения (Микитюк, Злотин, 1995).

В биологической литературе иногда отождествляют термин жизнеспособность с жизненностью (Наумов, 1963) Это ошибочная позиция. Термин жизнеспособность обозначает саму возможность организма жить или погибнуть (в технической энтомологии - способность выжить на определенной стадии или погибнуть), а применительно к популяции - её возможность выжить в меняющихся условиях и оставить потомство. Характеристика жизнеспособности всегда альтернативна - выжить или погибнуть.

Термин жизненность обозначает качество реакции особей и популяций на условия жизни, формирующееся под влиянием условий жизни в данном поколении. Он выражает степень стойкости живых организмов к изменениям окружающей среды. Характеризуется интенсивностью размножения и выживаемости потомства, конкурентоспособностью на видовом и межвидовом уровне, приспособленностью к условиям абиотической среды, величиной годичного прироста и т.д.

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

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

Жизнеспособность популяции во многом связана с адаптивными возможностями вида, его адаптивным резервом, контролируется генетическими механизмами.

Применительно к культурам насекомых в условиях техноценоза под адаптивным резервом искусственной популяции следует понимать ее способность поддерживать нормальный уровень повседневной жизнестойкости (жизнеспособности особей, фертильности и плодовитости), а также наличие генетической изменчивости, достаточной для того, чтобы посредством искусственного отбора оптимизированная культура сохраняла заданные, наследуемые признаки, а характер амплитуды колебаний основных биологических параметров популяции укладывался в пределы определенных предсказуемых интервалов.

Относительно интервалов колебаний основных биологических показателей, то, по нашему мнению, в условиях стабильного режима культивирования, они не должны достоверно превышать значений крайних отклонений в плюс и минус направлении за ряд лет наблюдений, с выживаемостью особей, близкой к средней многолетней. Выживаемость - это частный случай проявления жизнеспособности в определенной экологической ситуации (Недел, 1993).

В связи с тем, что генофонд каждого вида испытывает в природе действие естественного отбора, то в популяции из поколения в поколение все шире распространяются аллели признаков, способствующие выживанию и воспроизведению особей. В то время, как гены менее эффективные в этом смысле, будут становиться все более редкими, так как их носители будут оставлять меньше потомства.

Поэтому практически все признаки организмов в той или иной мере связаны с выживанием (жизнеспособностью) и воспроизводством вида. Условно можно выделить следующие типы адаптаций:

1. к абиотическим факторам;
2. к паразитам, хищникам, заболеваниям;
3. к добыванию пищи; местообитанию;
4. к поиску и привлечению секс-партнеров;
5. к плотности популяции;
6. к конкурирующим видам.

Весь процесс адаптации, в конечном итоге, сводится к достижению в процессе естественного отбора максимальной приспособленности к существующим условиям конкретной экологической ниши. Однако такой отбор действует лишь в рамках "разумного" до тех пор, пока эволюция данного признака способствует выживанию вида, и лишь тогда, когда дальнейшая эволюция становится биологически нецелесообразной (не способствует выживанию), отбор начинает "работать на поддержание" в пределах оптимальных для выживания вида параметров признака.

Таким образом, современный взгляд на адаптацию сводится к тому, что внешний мир ставит определенные проблемы, которые организм должен "решать", и что механизмом, создающим эти "решения", служит эволюция путем естественного отбора, в результате чего организм обеспечивает себе состояние адаптированности (Левонтин, 1981).

Для понимания механизмов, обеспечивающих поддержание функций организма в границах адаптивного резерва, необходимо рассмотреть понятия гомеостаза и адаптации на организменном и популяционном уровнях. Согласно О.Солбриг, Д.Солбриг (1982), организмы способны поддерживать постоянство своей внутренней среды несмотря на изменение окружающих условий. Достигается такой эффект в результате адаптивного регулирования скорости и направления биохимических реакций организма. Амплитуда колебаний факторов среды, в пределах которых возможно сохранение постоянства внутренней среды организма, определяется его адаптационными резервами. При этом высказывается мысль (Mangum, Towle, 1977), что во многих случаях поддерживается не состояние определенного постоянства, а сохранение функций организма. Скорее всего, такое состояние отмечается в пределах приграничных зон адаптивного резерва (на грани возможностей организма). Результат адаптаций во всех таких случаях - не (постоянство состояния), а скорее "энантиостаз" (поддержание функций) (Mangum, Towle, 1977).

Гомеостаз популяционный (генетический) - способность популяции поддерживать относительную стабильность и целостность генотипической структуры в изменяющихся условиях среды. Достигается путем сохранения генетического равновесия частоты аллелей при свободном скрещивании особей в популяциях, путем поддержания гетерозиготности и полиморфизма, определенного темпа и направления мутационного процесса (Яблоков, 1987). В искусственных популяциях (культурах), в связи с ограниченным объемом культур, когда закон Харди-Вайнберга не действует, происходит существенное изменение генетической структуры культур и уровня их гетерогенности, что негативно отражается на уровне жизнеспособности культуры.

Среди факторов, определяющих жизнеспособность культур насекомых, ведущая роль принадлежит генетической природе культур (Злотин, 1981, 1989). Прежде всего - степень гетерогенности культур напрямую связана с их жизнеспособностью (последнее во многом зависит и от численности культуры). Существенно влияет на уровень жизнеспособности

культуры генетический и временный дрейф системы. Негативно отражается на уровне жизнеспособности культуры отсутствие естественного отбора, так как культивирование осуществляется в зоне экологического оптимума (Злотин, 1993). Изменение характера и направленности отбора в техноценозе приводит к отсутствию стабилизирующего отбора по жизнеспособности искусственных популяций (Злотин, 1981, 1989, 1993). Негативное влияние на уровень жизнеспособности культур оказывает нарушение характера пространственной, этологической, возрастной и генетической структур популяций (первые три, скорее через снижение уровня жизнеспособности культуры) и отсутствие «сопротивления среды» (Злотин, 1989). Существенное влияние на уровень жизнеспособности культуры оказывает наличие генетического груза в культуре, наследуемой латентной инфекции и др.

На уровень жизнеспособности культур насекомых данного (и следующего за ним дочернего) поколения по каналам снижения уровня жизнеспособности культуры влияют экологические условия культивирования (уровень знаний экспериментатора - ошибки экспериментатора).

Определенная роль в жизнеспособности культур насекомых принадлежит непредсказуемости (беспричинности) исхода, когда процесс носит стохастический характер.

Из факторов, определяющих динамику численности популяции, многие носят случайный ("неопределенный") характер и относятся к 4 классам:

1. Неопределенность демографическая, обусловленная случайными событиями, связанными с выживанием и воспроизводством особей.
2. Неопределенность средовая, обусловленная случайными изменениями погоды, обилия пищи, степенью ее пригодности, воздействиями со стороны популяций конкурентов, хищников, паразитов, патогенов.
3. Неопределенность "катастрофическая", связанная с природными катастрофами или катастрофами антропогенного характера (последнее имеет наибольшее значение для культур в условиях техноценоза).
4. Неопределенность генетическая, вызванная случайными ненаправленными изменениями генетического состава популяции, связанными с "эффектом основателя", дрейфом генов или близкородственными скрещиваниями (они определяют вероятность выживания и размножения отдельных особей)

С падением численности популяций значение всех четырех факторов возрастает - влияние на динамику популяций усиливается. Кроме того, возможно их совместное действие (взаимодействие). Например, в результате эпидемии численность популяции может снизиться до такого уровня, когда дает о себе знать инбридная депрессия, в результате чего снизятся демографические показатели выживания и воспроизводства (Злотин, 1989).

Если в природных популяциях в условиях демографической неопределенности с ростом численности популяций ожидаемая продолжительность ее существования возрастает экспоненциально, что свидетельствует о том, что демографическая неопределенность всерьез угрожает существованию лишь сравнительно немногочисленным популяциям (десятки или сотни особей), то в лабораторных культурах демографическая неопределенность имеет существенное значение для моновольтинных видов с низкой плодовитостью. Вид экспоненты зависит от удельной скорости роста численности: чем выше скорость, тем быстрее наблюдается при увеличении численности популяции возрастание продолжительности ее существования. Учитывая ограниченный объем основателей и невозможность значительного роста численности (по техническим причинам) в условиях техноценоза, в большинстве случаев неопределенность генетическая представляет серьезную опасность для существования культур насекомых. Однако куда большую опасность на начальных уровнях введения культуры в техноценоз представляет неопределенность средовая. В этом случае ожидаемый срок существования популяции по мере увеличения численности возрастает, но уже не по экспоненте, а линейно. «Крутизна» возрастания сильно зависит от среднего значения удельной скорости роста и от степени ее непостоянства (обусловлено средовыми факторами).

Линейный характер зависимости среднего срока выживания от численности означает, что такого значения не существует. Однако, в условиях сочетания демографической неопределенности со средовой, распределение случайной продолжительности существования популяции подчиняется экспоненциальному закону. Следовательно, при любом уменьшении ее численности в той же самой пропорции увеличивается возможность ее вымирания. Как же обеспечить длительное существование популяции с высокой надежностью? Такое возможно при высоких средних величинах удельной скорости роста численности и прогнозируемой степени непостоянства условий ее существования. Может потребоваться очень высокая численность особей.

Но к самым неутешительным результатам приводит изучение характера действия неопределенности катастрофической. Оно показывает, что с возрастанием численности популяции средний срок ее существования возрастает лишь как логарифм численности.

Скорость возрастания этой функции зависит не только от удельной скорости роста численности, но еще и от частоты и степени опустошительности катастроф (Шаффер, 1989). В любой ситуации, чреватой катастрофами, средняя продолжительность существования популяции подчиняется закону «убывающей прибыли»: на все большие и большие добавки к численности она отзывается все меньшими и меньшими приращениями.

Учитывая то обстоятельство, что на практике все три типа неопределенности действуют практически одновременно, зачастую демографическая неопределенность бывает настолько велика, что присоединение неопределенности средовой и (или) катастрофической сколько-нибудь заметного воздействия на перспективы выживания популяции не оказывает. В иных случаях, на первый план выступает неопределенность средовая, влияние которой на выживаемость популяции более значительна, чем влияние неопределенности катастрофической. Некоторые авторы (Шаффер, 1984) высказывают мысль, что в этом плане неопределенность катастрофическую можно рассматривать как крайние проявления средовой неопределенности, что вполне логично. При изучении генетической неопределенности никакой определенной зависимости не выявлено. Связано это прежде всего с тем, что связь между генетическими факторами структуры популяции и ее выживаемостью довольно сложна. Как показали исследования (Frenkel, Soule, 1981), жизнеспособность популяции, измеряемая такими показателями как успешность выживания (жизнеспособность) и (или) воспроизводство, в целом, возрастает при увеличении гетерозиготности. Широко распространено многократно доказанное экспериментально мнение, что поддержание генетического разнообразия - важнейшее условие индивидуальной и популяционной жизнеспособности.

Для постоянной адаптации популяции с постоянно меняющимися условиями среды, сопровождающейся сиюминутным и каждодневным выживанием и вымиранием, безостановочностью эволюционных процессов и образованием новых форм, необходимы определенные "генетические минимумы" (Senner, 1980; Lehmkuhl, 1984 и др.). Связано это с опасностью близкородственных скрещиваний и дрейфом генов в малых популяциях, снижающих генетическое разнообразие, совершенно необходимое для постоянного возникновения адаптаций (Soule, 1980).

Эффективная численность популяции зависит от многих факторов и колеблется от 50 - 500 и до сотен тысяч особей. Зависит это от целого ряда обстоятельств. Прежде всего, для определения величины минимальных жизнеспособных популяций существенное значение будет иметь фактор неопределенности. Наименьшую угрозу представляет неопределенность демографическая, а наибольшую - катастрофическая (средовая неопределенность занимает промежуточное место). Важная роль в определении перспектив длительного выживания малых популяций (о чем говорилось выше) принадлежит генетической неопределенности. Единой математической модели определения эффективности численности минимальных жизнеспособных популяций нет. В каждом отдельном случае расчеты должны строиться на основе знаний особенностей биологии и популяционной динамики конкретного вида, применительно к условиям конкретной среды обитания.

Представляет несомненный интерес изучение вопроса динамики вымирания популяций. Имеющиеся экспериментальные данные свидетельствуют, что в любых популяциях постоянно и в большом числе происходят локальные вымирания, не обязательно сопровождающиеся сколько-нибудь значительными (глобальными) вымираниями. Этот факт подтверждает важность средовой неопределенности в сохранении вида в связи с неоднородностью среды обитания, а также важность численности вида в популяции и их числа в предохранении вида от полного вымирания. Прогнозирование сроков и вероятности вымирания популяций крайне затруднено, в связи с отсутствием единого подхода и эффективных моделей расчета.

Сторонники стохастизма, выдвигая концепцию «распределения риска», гласящую, что численность любой популяции (вида) в природе поддерживается на определенном уровне (в определенных границах) постольку, поскольку риск гибели особей от каких-либо неблагоприятных факторов случайно распределен во времени и в пространстве. Важнейшее условие распределения риска - это гетерогенность (неодинаковость) как конкретных местообитаний, так и самих особей (Voer, 1968).

Математическая модель концепции показала принципиальную возможность довольно длительного, то есть с малым риском вымирания, существования популяций при регуляции ее только стохастически распределенными факторами. Особенно устойчивой (практически неограниченной во времени существования популяции), модель стала тогда, когда в нее ввели зависимую от плотности популяции регуляцию (катастрофическое снижение численности при достижении ею некоторого крайне высокого порогового значения).

Генетические аспекты управления жизнеспособностью. Численность популяции - основной параметр, определяющий поддерживаемый уровень генетической изменчивости. В свою очередь, этот уровень влияет на вероятность выживания популяции в течение длительного времени, поскольку генетическая изменчивость является предпосылкой

...адаптации и выживанию средовым факторам. Поэтому основным условием обеспечения высокой жизнеспособности и длительности выживания популяций должно быть обеспечено поддержание необходимой их численности и генетической изменчивости.

Роль популяционной генетики в управлении жизнеспособностью популяций в последние годы обсуждалась в литературе (Frankel, Soule, 1981; Schonewald-Cox et. al., 1983; Злотин и др., 1995 и др.). Исследователи едины во мнении, что в решении проблемы выживания популяций и поддержания их высокой жизнеспособности важнейшими моментами являются: предотвращение вредных последствий инбридинга и осуществление эволюционных изменений, чтобы в популяции постоянно накапливались и поддерживались генетические изменения. Уровень генетической изменчивости в популяции зависит не только от ее эффективной численности, но и от характера генетической изменчивости и существующего типа отбора. Характер действия перечисленных факторов зависит от состояния популяции и носит разный характер при действии на популяции в неравновесном состоянии в течение непродолжительного временного интервала или с равновесным состоянием в течение длительного периода времени.

Применительно к культуре насекомых ограниченной численности в отсутствие естественного отбора, мутаций иммиграции и других направленных эволюционных воздействий, в результате случайного комбинирования генов в гаметах и неодинаковой плодовитости особей, обусловленной средовыми факторами, будут происходить случайные изменения частот аллелей в полиморфных локусах (явление дрейфа генов), что ведет к уменьшению генетической изменчивости и со временем к закреплению одного аллеля (гомозиготность) в каждом локусе. Гомозиготное состояние особей в культуре ведет к снижению ее жизнеспособности.

Поддержание генетической изменчивости необходимо рассматривать с точки зрения неравновесного или равновесного состояния популяции. При неравновесном подходе нас интересует за какое время произойдет утрата генетической изменчивости в связи с дрейфом генов, какова максимально допустимая скорость процесса или как быстро восстанавливается изменчивость больших популяций благодаря мутациям, после ее утраты. При равновесном подходе важнейшим является вопрос об уровне генетической изменчивости данного типа в популяциях определенной структуры и динамики. Такой подход наиболее пригоден при изучении динамики популяций за короткий временной период, особенно в тех случаях, когда динамика обусловлена значительными изменениями в структуре популяции или в окружающей среде. Равновесный подход более пригоден при изучении адаптивности популяции в течение длительного времени. Для управления популяциями используют оба подхода.

Тип отбора и генетическая изменчивость популяций. Наличие отбора в популяции и его тип или его (отбора) отсутствие играют определяющую роль в поддержании генетического разнообразия. Если эффективная численность популяции достаточно мала для того, чтобы дрейф генов превысил влияние отбора, возможен случай селективной нейтральности, позволяющий прогнозировать эволюционные последствия отбора ("малочисленность популяции" в этом смысле зависит от типа генетической изменчивости, а также типа и интенсивности отбора).

Направленный отбор ведет в сторону увеличения числа особей с крайними значениями признака и при достаточном уровне генетической изменчивости к многолетнему изменению частот аллелей или среднего значения количественного признака. Уравновешивающий и стабилизирующий отбор благоприятствует особям с промежуточными значениями признака; при этом, в связи с преимуществом гетерозигот поддерживается устойчивый полиморфизм по моногенному признаку. Однако, стабилизирующий отбор сопряжен с уменьшением генетической изменчивости количественных признаков (Waddington, 1960; Wright, 1969; Злотин, 1989 и др.).

В настоящее время получены убедительные данные, позволяющие утверждать, что индивидуальная изменчивость внутри популяции также может быть объяснена в значительной мере не только комбинациями унаследованных предпосылок, но и условиями развития. Изменчивость жизнеспособности популяции - одна из форм адаптации. Благодаря ей обеспечивается внутривидовое разнообразие, необходимое для поддержания жизни. Общую жизнеспособность популяции определяют не только средние показатели состояния ее особей, но и разнообразие данной популяции; чем оно больше, тем жизнеспособней популяция (Поляков, 1964; Калабухов, 1960; Злотин, 1966, 1981, 1989; Головки и др., 1995). Именно через изменчивость жизнеспособности проявляется экологическая пластичность вида, его способность максимально использовать конкретные экологические условия для своего существования, роста его численности и широкого распространения.

Диапазон изменения жизнеспособности популяций, также как и факторы, их вызывающие, не трафаретны, а находятся в соответствии со степенью адаптации вида к существованию в конкретном ареале, и даже у отдельных популяций существенно отличается

(Поляков, 1964; Злотин, 1965, 1966, 1989). В связи с тем, что жизнеспособность популяции во многом определяется ее генетической природой, целесообразно остановиться более подробно на генетических аспектах жизнеспособности популяций.

Имеются данные, позволяющие считать, что главные фенотипические изменения в ходе эволюции происходят в основном благодаря накоплению изменчивости по количественным полигенным признакам, а не за счет отдельных мутаций, сопровождающихся большим фенотипическим эффектом (Wright, 1969; Coyne, 1983). Большая часть мутаций с большим фенотипическим эффектом вредна для вида из-за их основного проявления и плейотропных эффектов в отношении других признаков. Вероятность того, что они будут иметь адаптивную ценность крайне невелика (Fisher, 1958). Последнее подтверждено в лабораторных исследованиях (Wright, 1969; Coyne, 1983), когда в лабораторных популяциях дрозофилы, несущих мутации с большим фенотипическим эффектом, отмечена тенденция к постепенному возвращению к дикому типу под давлением естественного отбора.

Исследования показывают, что кроме общей численности популяции, важен также характер пространственного распределения особей и динамика процессов обмена особями между пригодными для обитания участками (иммиграция). Неоднородность пространственного распределения влияет на все генетические и демографические свойства популяции, имеющие отношение к проблеме минимальной жизнеспособной популяции.

Расчлененность популяции обостряет проблему инбридинга. "пятнистость" пространственного распределения с частыми вымираниями локальных субпопуляций и повторное заселение могут значительно снижать эффективную численность, внося свой вклад в утрату генетической изменчивости всей популяции. Если динамическое взаимодействие между вымиранием и повторным заселением "пятен" не сбалансировано, это может привести к вымиранию всей метапопуляции (Гилпин, 1989).

Анализируя генетические возможности экспериментальных популяций при разведении, необходимо учитывать два решающих момента:

1. зависимость генетической однородности культуры от объема взятого для разведения биоматериала и гетерогенности родительской популяции;
2. изменение характера отбора в условиях разведения.

Рассмотрим оба положения подробнее.

Чем меньше начальное количество особей, взятых для разведения, и выше гетерогенность родительской популяции, тем больше шансов получить экотип, генетически отличный от исходной популяции (Maskauer, 1972, 1976). Обусловлено это тем, что значение для популяций отдельного генотипа определяется в основном свойствами общего генофонда популяции в целом. Чем больше гетерогенность популяции и меньше число исходных особей, взятых для разведения, тем больше шансов, что для основания культуры могут быть взяты особи, не в полной мере отражающие соотношение гомо- и гетерозигот в популяции, что приведет к образованию нового типа в культуре, отличного от исходной популяции (Dobzhansky, Levine, 1955). Последнее возможно потому, что закон Харди-Вайнберга действует лишь в очень больших популяциях, где отсутствует отбор по жизнеспособности (Джефферс, 1981). В культурах же частота аллелей постоянно меняется (Грант, 1980). В ряде случаев это приводит к возникновению нового экотипа (Boller, 1972 и др.).

Исходная популяция (популяция основателей) подвержена действию факторов среды как абиотических, так и биотических, которые постоянно изменяют и ее генетические характеристики. Искусственно созданная популяция из открытой превращается в малочисленную закрытую, потерявшую связь с родительской и лишенную притока генов извне. Такие изменения, в свою очередь, значительно изменяют роль тех или иных генотипов в популяции (Майр, 1974) и также могут привести к возникновению нового экотипа (Boller, 1972).

Анализ многочисленных данных показал крайне высокую чувствительность генотипа к условиям среды как фактору отбора (Dobzhansky, Levine, 1955; Майр, 1974; Джефферс, 1981, и др.).

Доказательством влияния экологических факторов на динамику генетической структуры экспериментальных популяций могут служить опыты с дрозофилой (Савченко и др., 1985). Путем скрещивания линий дрозофилы, гомозиготных по F4S-аллелям локуса алкогольдегидрогеназа (Adh), были созданы исходные популяции с равной частотой обоих аллелей ($p=q=0,50$). Изучение генетической структуры экспериментальной популяции на протяжении 60 поколений при содержании при пониженной (16 - 17°C), стандартной (25°C) и повышенной (30°C) температурах показало, что температурный режим влияет на характер динамики генетической структуры популяций. Установлена разная селективная ценность аллелей F и S, показана зависимость интенсивности естественного отбора и характера его действия от температуры. При 30°C к 20-му поколению частота F-аллеля повысилась с 0,50 до 0,64 и сохранялась на этом уровне. Естественный отбор ответствен за полиморфизм

популяции дрозофилы по локусу Adh.

Характер генетических изменений в культуре зависит также от биологических особенностей вида, главными из которых являются: скорость развития, вольтинизм, соотношение полов, склонность имаго к полигамии, гетерогенность. Участие ослабленных особей в воспроизведении потомства ведет к снижению жизнеспособности культуры. Отсутствие притока новых генов исключает гетерозис как фактор повышения жизнеспособности и создает предпосылки к снижению гетерогенности популяции, а в некоторых случаях - и к проявлению инбридинга, особенно при небольшой численности насекомых и длительном разведении.

Изменение характера среды обитания вызывает необходимость адаптации к новым условиям, которую можно рассматривать как вид географической изменчивости (Майр, 1974), явно нежелательный при программах выпуска насекомых в среду в связи с потребностью в дополнительной адаптации (Маскавер, 1976 и др.). В свою очередь, при разведении могут исчезнуть другие виды географической изменчивости, например, сезонная, и адаптации к субстрату, что также нежелательно при осуществлении ряда программ. Сезонная изменчивость и адаптации к субстрату - результат действия временного дрейфа генов (Тамарина, 1981).

В связи с потенциальной возможностью попадания с пищей или по другим каналам микродоз биологически активных веществ, являющихся мутагенами, не исключено появление и закрепление в культуре нежелательных мутаций, для которых поддерживаемый экологический оптимум оказывается благоприятным.

Таким образом, генетические изменения в культурах насекомых при разведении носят довольно сложный характер, при этом возникают тенденции к изменению экотипа насекомых и к общему снижению жизнеспособности популяции.

Мнение ряда авторов о том, что культуры насекомых не подвержены вырождению (Шагов, Новиков, 1985), противоречат законам генетики, в частности закону генетико-автоматических процессов в малых замкнутых популяциях - случайному генетическому дрейфу генов по Райту (Дубинин, Глембоцкий, 1967; Тамарина, 1987), а также практике разведения насекомых (Злотин, 1981). По теории вероятности в ограниченных популяциях концентрация аллелей меняется в порядке математического ожидания с плюс- или минус-отклонениями, и тот или иной уровень становится базовым для дальнейшего движения аллелей. В результате, несмотря на случайный характер процессов, на протяжении большого числа поколений (в зависимости от генетических особенностей вида и исходной популяции) данный ген утверждается во всей популяции или элиминируется даже при отсутствии отбора и мутаций или миграции. Это ведет к гомозиготности, потере изменчивости и ослаблению и вырождению культур (Злотин, 1981). Отсюда необходимость постоянной оптимизации культур по жизнеспособности и продуктивности, как "компенсация" за нарушение обратной связи в системе (Злотин, 1981).

Анализ воздействия всего комплекса экологических факторов на лабораторную культуру насекомых показал изменение физиологического состояния особей, характера их эндокринных процессов и генетической структуры культуры, а в целом - тенденцию к общему снижению жизнеспособности и продуктивности. Этот вывод косвенно подтверждается и исследованиями по математической теории борьбы за существование, на математических моделях показавшими, что чем меньше численность изолированной популяции (вида), больше флуктуации и шире размах противоположных случайных возмущений, тем скорее происходит вырождение популяции (вида).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гилпин М.Е. Пространственная структура и жизнеспособность популяции. В кн. Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. Пер с англ., М.: Мир, 1989, С. 15 - 75.
- Головко В.А., Чепурная Н.П., Злотин А.З. Селекция и контроль качества культур насекомых, Харьков: РИП "Оригинал", 1995, 176 с.
- Грант В. Эволюция организмов, М.: Мир, 1980, 407 с.
- Джефферс Дж. Введение в системный анализ: Применение в экологии, М.: Мир, 1981, 252 с.
- Дубинин Н.П., Глембоцкий Я.Г. Генетика популяций и селекция, М.: Наука, 1967, 283 с.
- Злотин А.З. Влияние плотности популяции и химической обработки корма на развитие *Oscneria dispar* L. при лабораторном разведении // Зоол. Журнал, 1965, 44, 12, С. 1820 - 1823.
- Злотин А.З. Экспериментальное обоснование методики круглогодичного разведения непарного шелкопряда и рекомендации по использованию в прикладной энтомологии: Автореф. дисс. канд. биол. наук, Харьков: ХГУ, 1966, 22 с.
- Злотин А.З. Теоретическое обоснование массового разведения насекомых // Энтомол. обозрение, 1981, 60, 3, С. 494 - 510.

- Злотин А.З. Разработка и биологическое обоснование приемов повышения жизнеспособности и продуктивности насекомых при разведении на примере *Bombyx mori* L., *Ocneria dispar* L., *Sitotroga cerealella* Oliv.: Автореф. докт. дисс., Л., 1982, 43 с.
- Злотин А.З. Техническая энтомология, К.: Наукова думка, 1989, 183 с.
- Злотин А.З. Селекция насекомых. В кн. Генетика и селекция насекомых. Итоги науки и техники.- М., ВИНТИ, сер. Энтомология, Т.10, 990, 96 - 179.
- Злотин А.З., Бойчук Ю.Д. Состояние природных популяций насекомых как показатель общего состояния окружающей среды // Экологич. Проблемы Харьковской обл, Тезисы докл. обл. научн.-практич. конф., 25 - 27 декабря 1995 г., Харьков, 995, 35 - 37.
- Злотин А.З., Чепурная Н.П., Общие принципы контроля качества культур насекомых //Энтомолог. обозрение. 1994, 63, 4, С. 121 - 125.
- Калабухов Н.И., Возникновение эколого-физиологических особенностей близких форм животных как начальный этап дивергенции. Сб. Экология физиол. функций. Изд. АН СССР, Л, 1960, С.43 - 69.
- Левонтин Р. Адаптация // В кн. Эволюция, М.: Мир, 1981, 241 - 264.
- Майр Э. Популяция, вид и эволюция, М.: Мир, 1974, 460 с.
- Микитюк О.М., Злотин О.З., Словник з екології: українсько - російський - англійський - німецький - французький, Харків: ХДПУ, 1995, 668 с.
- Наумов Н.П. Экология животных, М.:Высш. школа, 1963, 43 - 69.
- Недел Б. Наука об окружающей среде, М.: Мир, 1993, 420 с.
- Поляков И.Я. Прогноз распространения вредителей сельскохозяйственных культур, Л.: Колос, 1964, 326 с.
- Савченко В.Н., Касинская С.И., Михайлова М.Е. Динамика генетической культуры экспериментальной популяции дрозофилы по локусу *Adh* при различной температуре // Генетика, 1985, 21, № 8, С.1306-1312.
- Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция, М.: Мир, 1982, 488 с.
- Сулея М. Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. Пер. с англ., М.: Мир, 1989, 224 с.
- Тамарина Н.А. Культивирование насекомых как новая отрасль энтомологии - техническая энтомология // Зоол. журнал, 1981, Т.60, В. 11, С.1605 - 1613.
- Тамарина Н.А. Техническая энтомология, М.: ВИНТИ, 1987, 145 с.
- Тамарина Н.А. Основы технической энтомологии. М.: Изд-во МГУ, 1990, 202 с.
- Чернышев В.Б. Экология насекомых. Учебник, М.: Изд-во МГУ, 1996, 304 с.
- Шагов Е.М., Новикова Л.К. Особенности формирования культур насекомых с заданными биологическими свойствами в условиях технобиоценоза // С.-х. Биология, 1985, 6, С.86 - 89.
- Яблоков А.В. Популяционная биология, М.: Высшая школа, 1987, 303 с.
- Boer P.J. der. Spreading of risk and stabilization of animal numbers // Acta Biotheor. Ser. A., 1968, V.8, N 1 (4), P.165 - 194.
- Boller E. Genetic aspects of insect populations // Entomophaga, 1972, 17, P. 9 - 17.
- Coyne J.A. Genetical basis of differences in genital morphology among three sibling species of *Drosophila*. Evolution, 1983, 37, P. 1101 - 1118.
- Dobzhansky Th., Levine H. Genetics of natural populations. XXIV // Genetics, 1955, 40, P. 312 - 316.
- Fisher R.A. The genetical theory of natural selection. 2 end ed., Dover, New York, 1958, 267 p.
- Frankel O.H., Soule M.E. Conservation and Evolution. Cambr. univer. Press, Cambridge, 1981, 86 p.
- Lehmkuhl J.F. Determining size and dispersion of minimum viable populations of land management planning and species conservation. Environ Manage, 1984, 8 (2), P. 167 - 176.
- Leppla N.S., Ashley F.R. Quality control in insect mass production: a review and model // Bull. Entomol. Soc. of Amer., 1989, v. 34, N 4, P. 33 - 44.
- Mackauer M. Genetic aspects of insect production // Entomophaga, 1972, 17, P. 27 - 48.
- Mackauer M. Genetic problems in the production of biological agents // Ann. Rev. Entomol., 1976, 21, P. 368 - 385.
- Mangum C.P., Torole D.W. Physiological adaptation to unstable environments // Amer. Sci, 1977, 65, P. 67 - 75.
- Schonewald-coxc., Chambers S.M., Mc Bryde B., Tomas W.L. Genetics and conservation. Menlo Park, Calif., 1983, P. 33 - 46.
- Senner J.W. Inbreeding depression and the survival of zoo populations // In M.E. Soule, B.A. Wilcox eds., pp. 209 - 244, Conservation Biology. Sunderland, Mass, 1980.
- Singh P., Moore R.F. (ed). Handbook of insect rearing, 1985, V. 1, 488 p.
- Soule M.E. Thresholds for survival: maintaining fitness evolutionary potential // M.E. Soule, BA Wilcox eds., pp.151 - 170, Conservation Biology. Sunderland, Mass., 1980.
- Waddington C.H. Experiments of canalizing selection. Genet. Research, 1960, 1, P. 140 - 150.
- Wright S. Evolution and genetics of populations: Vol. 2. The Univer. of Chicago Press, Chicago and

London, 1969, 186 p.

Zlotin A.Z., Chepuraya N.P. General principles of quality control of the insect culture // Entomological Review, 1994, V.73, N 9, P. 161 - 165.

*Харьковский государственный
педагогический университет им.
Г.С. Сковороды*

A.Z. ZLOTIN, N.P. CHEPURNAYA

Kharkov State Teachers University

VIABILITY OF INSECT POPULATIONS AND CULTURES
(THEORETICAL ASPECTS)

S U M M A R Y

Mechanisms determining the viability of insect populations and cultures are considered in the article. The factors influencing the viability of natural and artificial populations have been found out and some ways of control over the viability have been outlined.